

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

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

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ**
том 169



Редакционная коллегия

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

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

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2012

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

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ. Т. 169. СПб.: ВИР, 2012. С. 309

Представлены результаты развития идей Н.И. Вавилова и его научных направлений работы с мировыми генетическими ресурсами культурных растений и их диких родичей на современном этапе. Обобщены данные по мобилизации и формированию коллекций генетического разнообразия растительных ресурсов, их всестороннему изучению (генетическому, ботаническому, генеалогическому, агробиологическому, эколого-географическому, биохимическому и др.) для выявления потенциала наследственной изменчивости. Приведены сведения о созданных генетических коллекциях, источниках и донорах ценных аллелей, генов и полигенных систем для практического использования в селекции. Рассмотрены роль и возможности гербарных коллекций ВИР в решении проблем сбора, сохранения, изучения и систематики культурных растений и диких родичей. Показана актуальность сохранения мировых генетических ресурсов растений в условиях *ex situ*, оценены методы и технологии долгосрочного хранения семян в условиях низких температур, а также технологии *in vitro* хранения и криоконсервации вегетативно размножаемых культур. Табл. 60, рис. 39, библиогр. 988 назв.

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

Рекомендовано к печати Ученым советом ГНУ ВИР Россельхозакадемии (протокол №10 от 12.12.12)

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING. V. 169. SPb: VIR, 2012. 309 page.

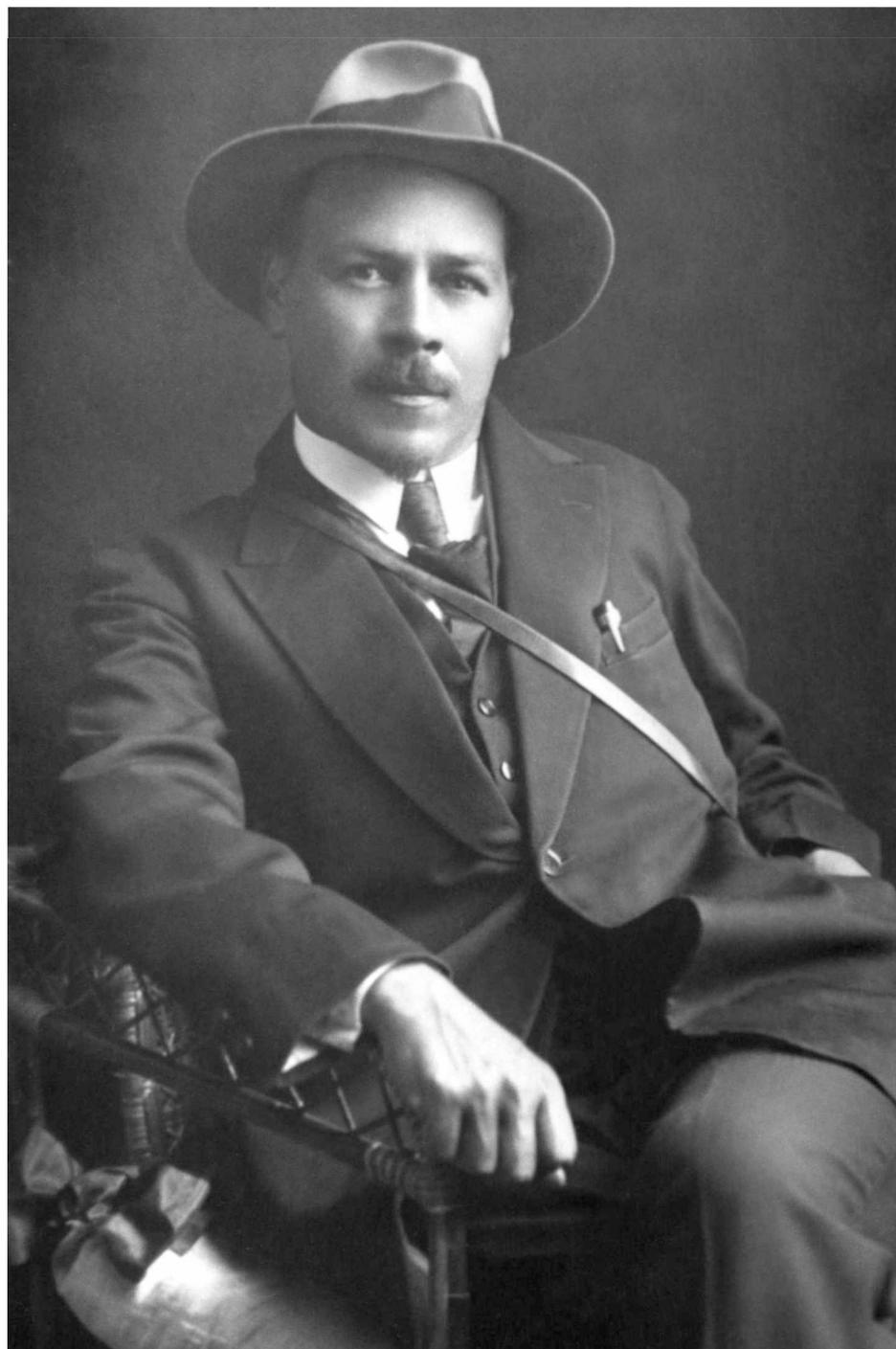
Results of the development of N.I.Vavilov's ideas and his scientific directions of work on global genetic resources of cultivated plants and their wild relatives at the modern stage were represented. Data on mobilization and establishment of PGR collections, their comprehensive study (genetic, botanical, genealogical, agrobiological, eco-geographical, biochemical and etc) was summarized to identify potential of genetic variability. Information on established genetic collections, sources and donors of valuable alleles, genes and polygenic systems were given to be applied in practice. The role and opportunities for establishment of VIR's herbarium collections so as to address issues of collection, preservation, study and classification of cultivated plants and their wild relatives were considered. The timeliness for preservation of global plant genetic resources in *ex situ* was stressed, methods and technologies for long-term storage of seeds at low temperatures, as well as *in vitro* technologies and cryopreservation of vegetatively propagated crops were evaluated. Tabl. 60, fig. 39, bibl. 988.

For general specialists, geneticists, breeders, university lecturers specializing in biology and agriculture.

Recommended for publication by the Scientific Council of the Vavilov Institute of Plant Industry (minutes No 10 of 12/12/12)

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

**125 летию со дня рождения
Николая Ивановича Вавилова
посвящается**



«Для того, чтобы идти дальше, для того, чтобы работу вести вглубь, надо время от времени ее подытоживать, надо критически охватывать опыт, оглядываться назад, для того, чтобы лучше видеть, что нужно делать впереди».

Н.И. Вавилов, 1933 г.

КОЛЛЕКЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ ВИР: ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

УДК: 631.523(092)

ВАВИЛОВСКАЯ СТРАТЕГИЯ ПОПОЛНЕНИЯ, СОХРАНЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Н. И. Дзюбенко

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

Резюме

Н. И. Вавилов был первым ученым, который осознал исключительную важность и потенциальную ценность для человеческого сообщества сбора по всему миру и сохранения в живом виде культурных и родственных им диких видов растений. Впоследствии его взгляды утвердились как международное направление научной мысли, а деятельность по формированию коллекций стала рассматриваться в качестве модели. Анализируется мировое состояние существующих коллекций генетических ресурсов, рассматривается необходимость нормативно-правового обеспечения сохранения и использования коллекций культурных растений.

Ключевые слова: Вавилов, культурные растения, коллекции генетических ресурсов растений.

VAVILOV STRATEGY OF COLLECTING, MAINTAINING AND RATIONAL UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

N. I. Dzyubenko

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

Summary

N. I. Vavilov was the first scientist who realized the exclusive importance and potential value for mankind the collection of world plant genetic resources and their conservation. Vavilov's ideas later were recognized at international level, and his activity on collection of plant genetic resources is considered as a model. Analyses of modern state of existing plant genetic collections and necessity of law support of activity in the area of plant genetic resources are under discussion in the paper.

Key words: Vavilov, cultivated plants, collections of plant genetic resources.

Введение

Генетические ресурсы культурных растений и их диких родичей (ГРР) являются одним из важнейших компонентов растительного биологического разнообразия (биоразнообразия), т. к. имеют фактическую или потенциальную ценность для производства продуктов питания, устойчивого развития экологически безопасного сельского хозяйства, создания сырья для промышленности. Именно поэтому проблемы сбора, сохранения, изучения и рационального использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей являются государственными, стратегически важными и непосредственно связаны с обеспечением как национальной, так и глобальной продовольственной, биоресурсной и экологической безопасности.

У истоков национальной и мировой стратегии сохранения, обогащения и рационального использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей стоял выдающийся российский ученый Н. И. Вавилов. Он впервые привлек внимание мирового научного сообщества к огромному разнообразию селекционно-важных генов, имеющих в популяциях диких и сорных видов, у сортов народной и профессиональной селекции. Международно признанные биологические законы Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений и гомологических рядах в наследственной изменчивости легли в основу учения о мобилизации, сохранении, изучении и использовании мирового растительного разнообразия.

Н. И. Вавилов был первым ученым, кто осознал крайнюю важность и потенциальную ценность для человеческого сообщества сбора по всему миру и сохранения в живом виде семян культурных и родственных им диких видов растений. Впоследствии его взгляды утвердились как международное направление научной мысли, а деятельность по формированию коллекций стала рассматриваться в качестве модели.

Интенсивное развитие сельского хозяйства в Российской Империи в 70-80 гг. XIX столетия привело к повышенному интересу к агрономическим знаниям и сельскохозяйственной науке в целом. В растениеводстве этот интерес преследовал чисто практические задачи, связанные с описанием, сохранением, распространением и наилучшим использованием популяций и рас местных сортов возделываемых культур. Ботаники, изучая растительный мир и жизнь растений, останавливали свое внимание почти исключительно на диких видах; культурные растения большей частью оставались неизученными. Первый исследователь культурных растений России профессор А. Ф. Баталин, столкнувшись с колоссальным внутривидовым богатством материала, неоднократно высказывал мысль о создании специальной прикладной ботанической лаборатории для всестороннего изучения русской культурной флоры. Эту идею поддержали и другие исследователи, в частности профессора А. Н. Бекетов, А. С. Фаминцын и И. П. Бородин (Фляксбергер, 1922). Для реализации этих идей 27 октября 1984 г. при Ученом Комитете Министерства Земледелия и Государственных Имуществ Российской Империи было учреждено Бюро по Прикладной Ботанике – будущий Государственный научный центр РФ «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова» (ГНУ ВИР Россельхозакадемии) (Регель, 1915; Лоскутов, 2009).

К 1901 г. коллекция культурных растений была представлена 301 образцом (табл. 1), а уже в 1906 г. сама коллекция основных местных сортов российских ячменей (257 образцов в колосьях и 345 – в зерне) и труды по ее сравнительно-систематической обработке были удостоены самой высшей награды – «Почетного Диплома» (Diplomed'honneur) на Всемирной выставке в Милане (Мальцев, 1908).

В феврале 1920 г. временно исполняющим обязанности заведующего Отделом по прикладной ботанике Сельскохозяйственного ученого комитета Наркомзема РСФСР заочно и единогласно был избран молодой профессор Саратовского сельскохозяйственного института Н. И. Вавилов. В 1923 г. Н. Вавилов избирается членом-корреспондентом АН СССР. С 1924 по 1940 г. он беспрерывно руководил Всесоюзным институтом прикладной ботаники и новых культур (с 1930 г. – Всесоюзным институтом растениеводства) (Есаков, 2008).

Научная программа Н. И. Вавилова (1917-1940 гг.)

В научном наследии ученого принято выделять, прежде всего, новые факты, которые ему удалось установить и ввести в научный оборот, выдвинутые им плодотворные гипотезы, открытые законы и построенные стройные теории. Значительно реже отдается должное тем ученым, которые оказались способными создать широкие программы научных исследований на годы и десятилетия, предопределившие направления научного поиска. Программа Н. И. Вавилова сложилась не сразу. В ее развитии можно выделить два этапа. Первый (1917–1929 гг.) – мобилизация и изучение генофонда культурных растений и их диких ро-

дичей на Земном шаре, второй (1929–1940 гг.) – осуществление широкого научного синтеза, построение теоретических основ биологии и селекции. Еще в 1917 г. Н. Вавилов отметил, что процесс выбора возделываемых культурных растений в мировом земледелии все еще остается «процессом почти стихийным, неупорядоченным». Он так определял задачи растениеводства: 1) исследование существующей культурной флоры в мировом масштабе в целях рационального использования растительных ресурсов Земного шара; 2) использование дикой флоры (диких родичей), в смысле использования ее для введения в культуру новых ценных видов растений; 3) сбор всех существующих сортов главнейших полевых культур и описание их – мировая перепись сортов, и создание хранилищ этих природных и культурных богатств и 4) овладение синтезом органических форм (Вавилов, 1917). В 1922 г. Н. Вавилов высказал убеждение, что будущее принадлежит дифференциальной систематике и исследователи перейдут от морфологических признаков к популяционно-экологическому изучению физиологических и биохимических свойств (Вавилов, 1967). В 1926 г. Н. Вавилов четко определил конечную цель программы: решить проблему видообразования и овладеть процессом эволюции в интересах практики. Средством достижения своей основной цели Вавилов считал путь эволюционного синтеза (Вавилов, 1965). Работая с огромным напряжением сил, Вавиловская научная школа в течение десяти лет (1925–1935 гг.) продвинулась в реализации научной программы настолько, что Н. Вавилов уже в 1936 г. мог сказать: «В ближайшее время, в течение полутора лет, мы попытаемся сделать синтез работы, проведенной коллективом Всесоюзного института растениеводства по эволюции культурных растений, на основе учета огромного фактического материала и новейших генетических концепций» (Мирзоян, 2007; Дзюбенко, 2011).

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (1920 г.). Руководствуясь законом, Н. Вавилов и его сотрудники сотни раз предугадывали существование в природе тех или иных форм, а затем и обнаруживали их. В 1923 г., значительно раздвигая границы закона, Вавилов констатировал, что «общие ряды изменчивости свойственны иногда и очень отдаленным, генетически не связанным семействам» и «параллелизм изменчивости проходит широко по всему растительному и животному миру» (Вавилов, 1923).

Линнеевский вид как система (1930 г.). Рассматривая вид как сложную систему экотипов, т. е. группы биотипов, объединенной рядом константных признаков и приспособленной к данным условиям местообитания, Н. Вавилов следующим образом представлял себе возникновение видов в пространстве и во времени. Основной потенциал вида, подчиняясь действию естественного отбора, дифференцируется в пространстве, обособляет группы наследственных форм, соответствующих данной среде. Вид, как сложная система, находится в постоянной связи со средой; среда способна содействовать развитию системы вида или, наоборот, разрушить ее (Вавилов, 1931). Наше знакомство с огромным разнообразием культурных растений и их родичей, группы растений, где, казалось бы, хаос разнообразия бесконечен и где нередки переходные формы, приводит, наоборот, к понятию видов **как закономерных, действительно существующих реальных комплексов, подвижных систем, которые могут охватывать категории разного объема и в своем историческом развитии связаны со средой и ареалом.** Вид как понятие нужен не только ради удобства, а ради действительного познания сущности эволюционного процесса (Вавилов, 1931).

Теория происхождения и эволюции культурных растений. В отличие от своих предшественников Н. Вавилов подошел к проблеме происхождения и эволюции культурных форм «прежде всего как экспериментатор, как инженер». «Мы считаем решенной задачу происхождения, – отмечает Вавилов, – когда исследователь действительно овладеет всем материалом для создания форм, для создания видов культурных организмов». «...Проблему происхождения культурных организмов мы ставим ныне, – не только историческую, но и как динамическую, пытаюсь прежде всего овладеть ею экспериментально». Только при этом условии наука могла предложить практике надежный ориентир. «Без решения этих трудных теоретических задач практический селекционер принужден работать, в значительной мере рассчитывая на случайные счастливые сочетания» (Вавилов, 1965). Общеизвестно, что, на-

копив колоссальные знания, Вавилов сумел «осветить вопрос о происхождении ряда культурных растений и наметить пути исторического развития отдельных культур на всех материках земного шара». Опираясь на свой дифференциальный ботанико-географический метод, Н. Вавилов установил географические центры происхождения культурных растений, или основные области формообразования. При этом он дифференцировал растения на линнеевские виды и генетические группы, используя морфолого-систематический, гибридологический, цитологический и иммунологический анализы; устанавливал ареалы этих видов в отдаленные периоды; детально определял состав ботанических разновидностей и распределение каждого вида; выяснял распределение наследственного разнообразия форм данного вида по областям и странам. Ему удалось показать, что «к периферии основного древнего ареала вида культурного растения, а также при пространственной изоляции, выделяются и формируются преимущественно рецессивные формы, в результате инцухта (инбридинга) и мутаций». Сравнительное изучение колоссального нового и разнообразного сортового и видового материала позволило Вавилову в окончательной редакции выделить 20 кратеров (очагов) формообразования, которых объединяют 7 самостоятельных центров или областей происхождения. При этом только 3% известных видов культурных растений формировались за пределами границ выделенных центров происхождения (рис. 1).

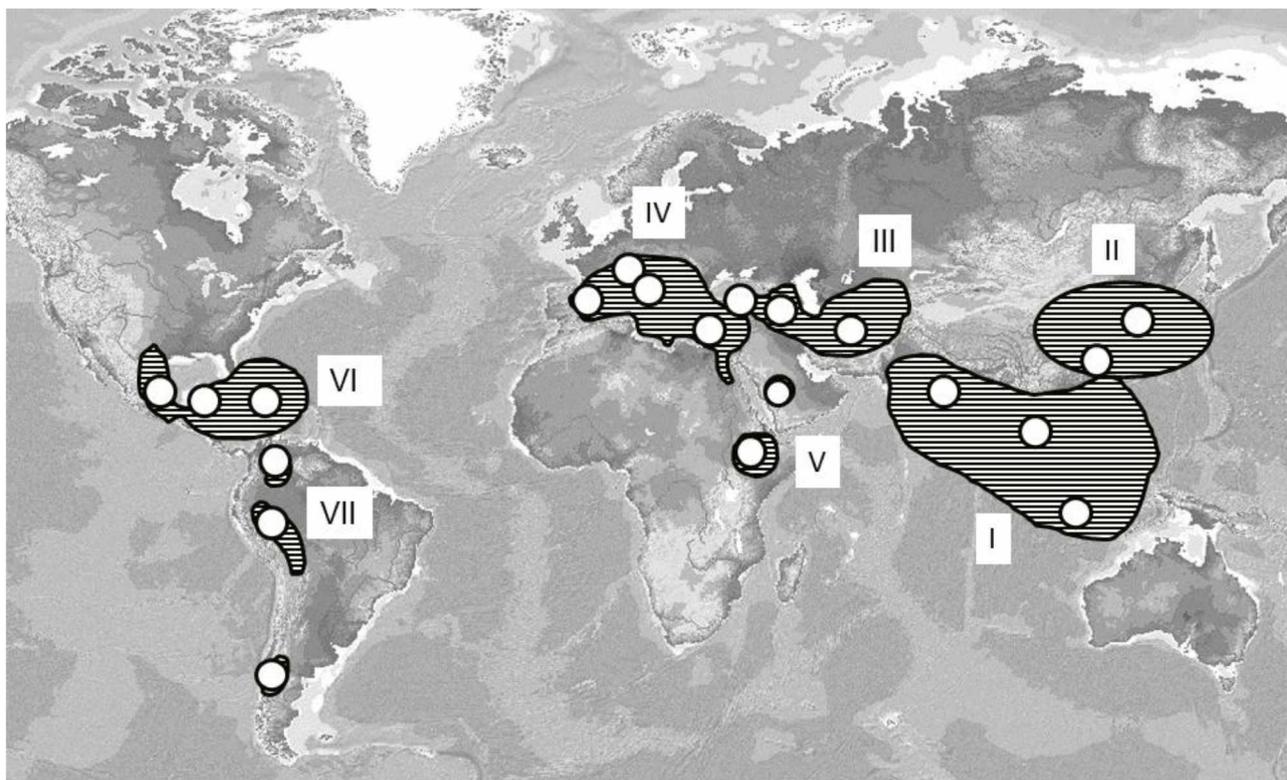


Рис. 1. Центры происхождения и видообразования культурных растений
(Н. И. Вавилов, 1940)

Весьма важным Вавилов считал тот факт, что ряд культур, например, пшеница, картофель, овес, хлопчатник, плодовые деревья ведут свое начало из нескольких очагов и что при этом «отдельным очагам, или центрам свойственны различные линнеевские виды, нередко отличающиеся ясно выраженной физиологической обособленностью и числами хромосом». Эндемичный материал, обнаруженный в перечисленных центрах (очагах) происхождения, должен быть, по мысли Вавилова, «широко использован для селекционной работы...» (Вавилов, 1940).

Н. И. Вавилов многократно подчеркивал необходимость при вовлечении в селекцию наиболее ценного исходного материала использования эколого-географических групп в пре-

делах данного вида, обязательность для селекционера широкого ботанико-географического кругозора, что «решающим моментом в успехе селекции является широкий географический подход в выборе исходного материала ...». Поскольку на пути такого подхода стояла теория климатических аналогов, то Вавилов специально остановился на ее соотношении с теорией интродукции. Считая, что при подборе видов и сортов следует руководствоваться климатическими и почвенными данными, Вавилов одновременно отметил, что «не приходится в то же время преувеличивать значения климатических аналогов» и больше того, прямые полевые исследования убедили его в необходимости соблюдения «большой осторожности в применении теории климатических аналогов для интродукции растений».

Е. В. Вульфом был проведен глобальный анализ численности культурных растений по флористическим областям мира. Эти исследования проводились им в 30-ые годы, но не были завершены, так как в 1941 г. учёный был убит осколком снаряда в блокадном Ленинграде. И только в 1987 г. при помощи сотрудников ВИР эти данные были доработаны, систематизированы и опубликованы (рис. 2).

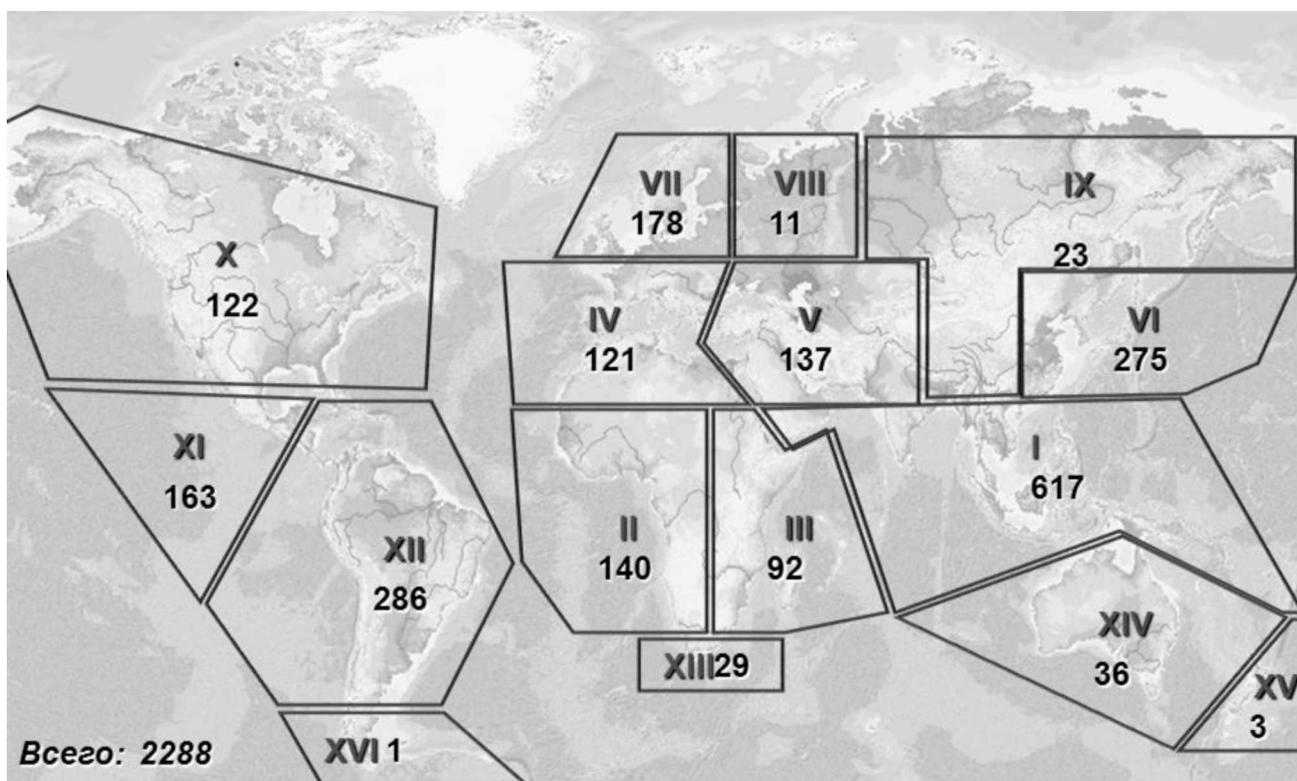


Рис. 2. Культурная флора Земного шара (Е. В. Вульф, 1932, 1987)

Е. Н. Синская выделила 5 географических областей исторического развития культурной флоры. Она ввела новое понятие – **область влияния**, которая определяла уровень массового распространения культурных растений в соседние и отдаленные страны (рис. 3).

П. М. Жуковский далее развил Вавиловскую концепцию, дал трактовку понятий первичных и вторичных центров происхождения. Он объединил в мегацентры центры происхождения и центры видообразования диких родичей культурных растений (рис. 4).

При этом им было выделено 101 микрогенцентров – мест вхождения в культуру узкоэндемичных видов и даже форм (рис. 5).

В развитие идей Н. И. Вавилова английским экологом Мэрсом с соавторами (2000) было выделены 25 «горячих точек», так называемых «hotspots» – мест максимальной концентрации генетического разнообразия и видового эндемизма сосудистых растений, требующих статуса сохранения (рис. 6).

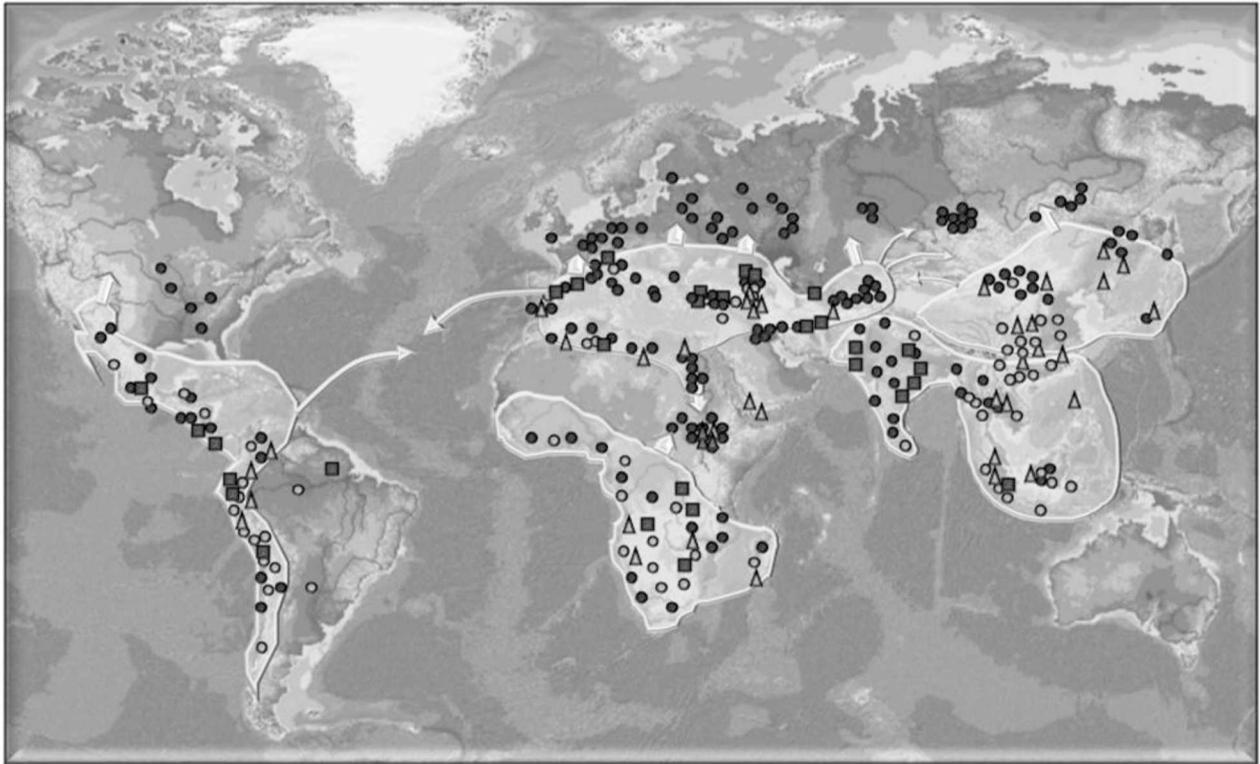


Рис. 3. Географические области исторического развития культурной флоры
(Е. Н. Синская, 1969)

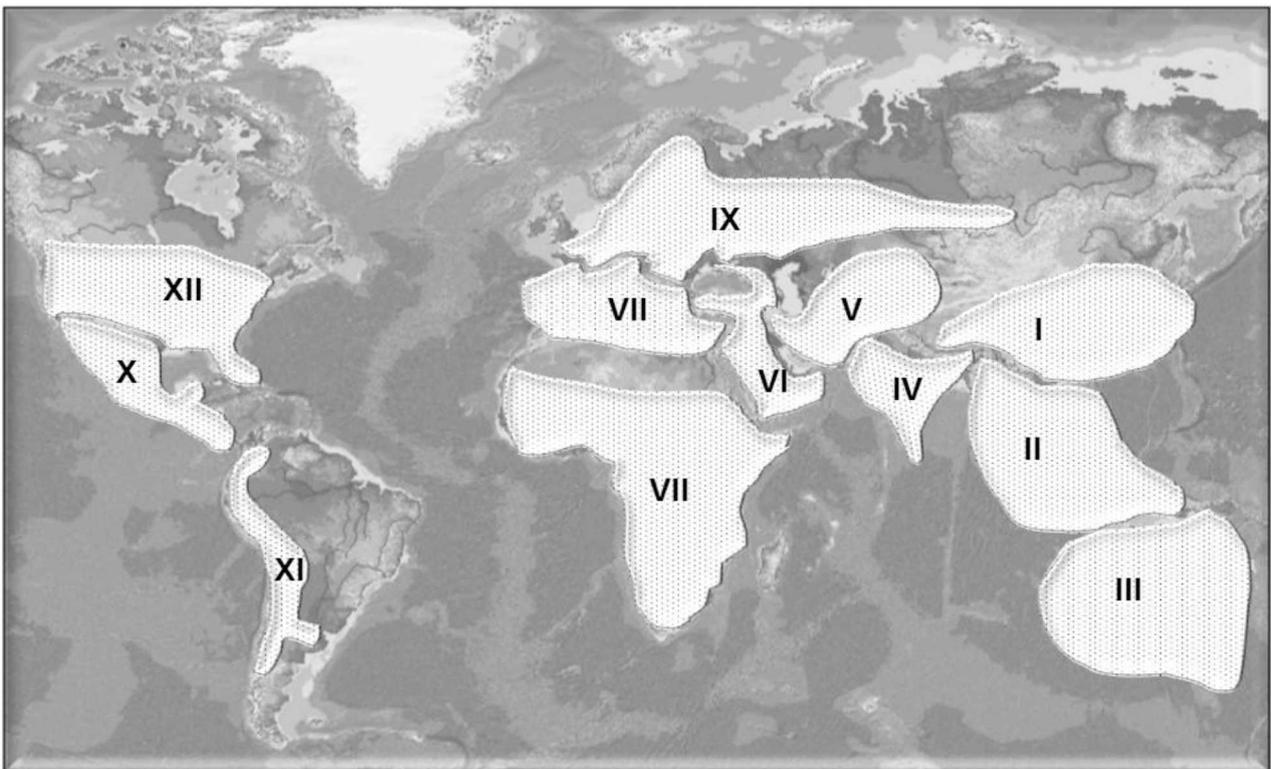


Рис. 4. Мегагенцентры видового разнообразия растений (П. М. Жуковский, 1970)

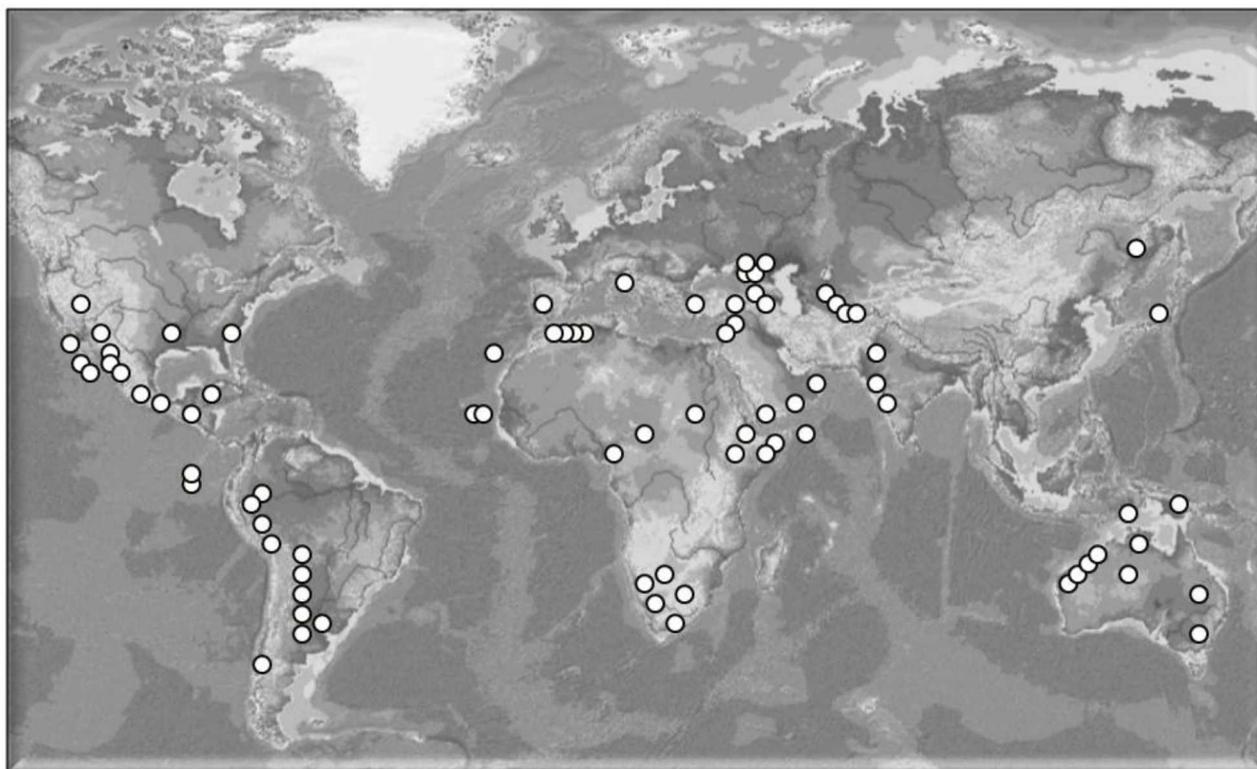


Рис. 5. Эндемичные микрогенцентры ДРКР
(П. М. Жуковский, 1985)

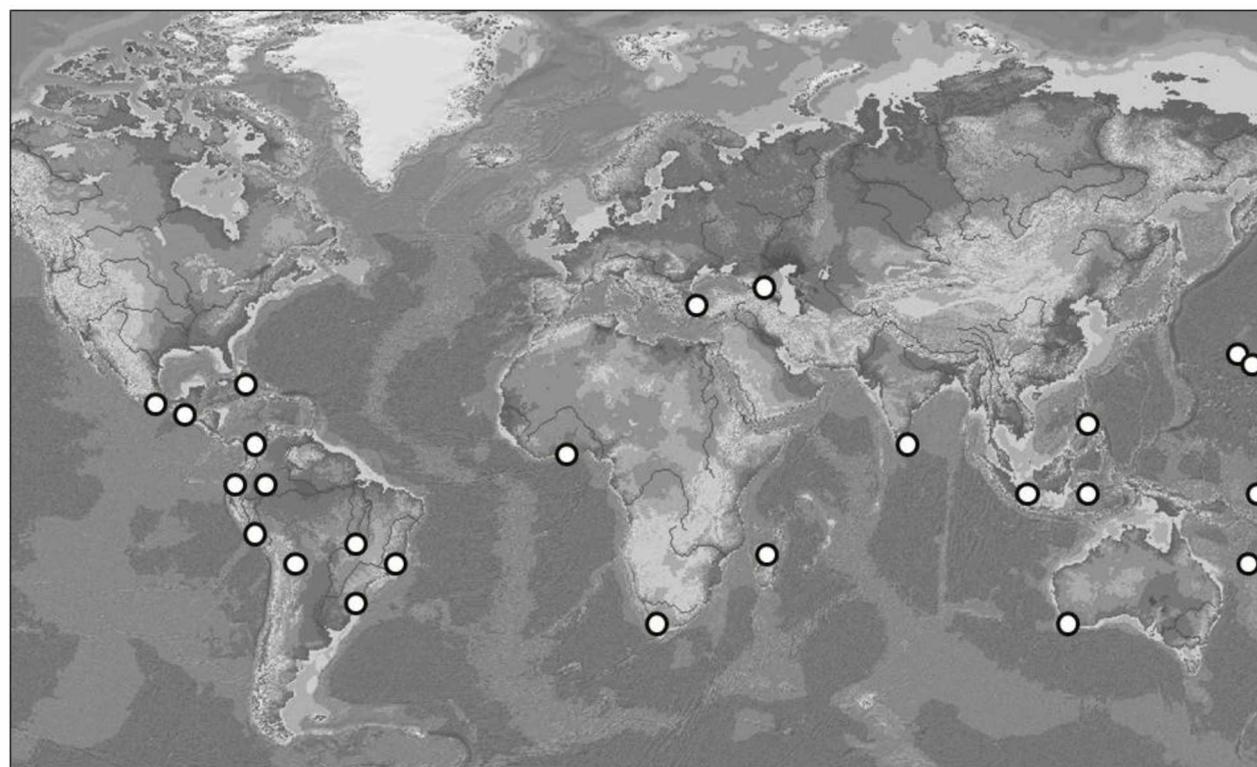


Рис. 6. «Горячие точки» (hotspots) видовой разнообразия растений
(Myers et al., 2000)

Одним из критиков Вавиловской концепции центров происхождения культурных видов был американский ученый Харлан, который выделил 3 маленьких по территории центра доместикации растений и 3 огромных «нецентра», где человеческая деятельность осуществлялась в масштабах 5-7 тыс. км² и поэтому определить их реальные границы нельзя. На основании этих положений автор предложил не Вавиловскую дискретную, а свою «диффузную теорию происхождения культурных растений» (рис. 7).

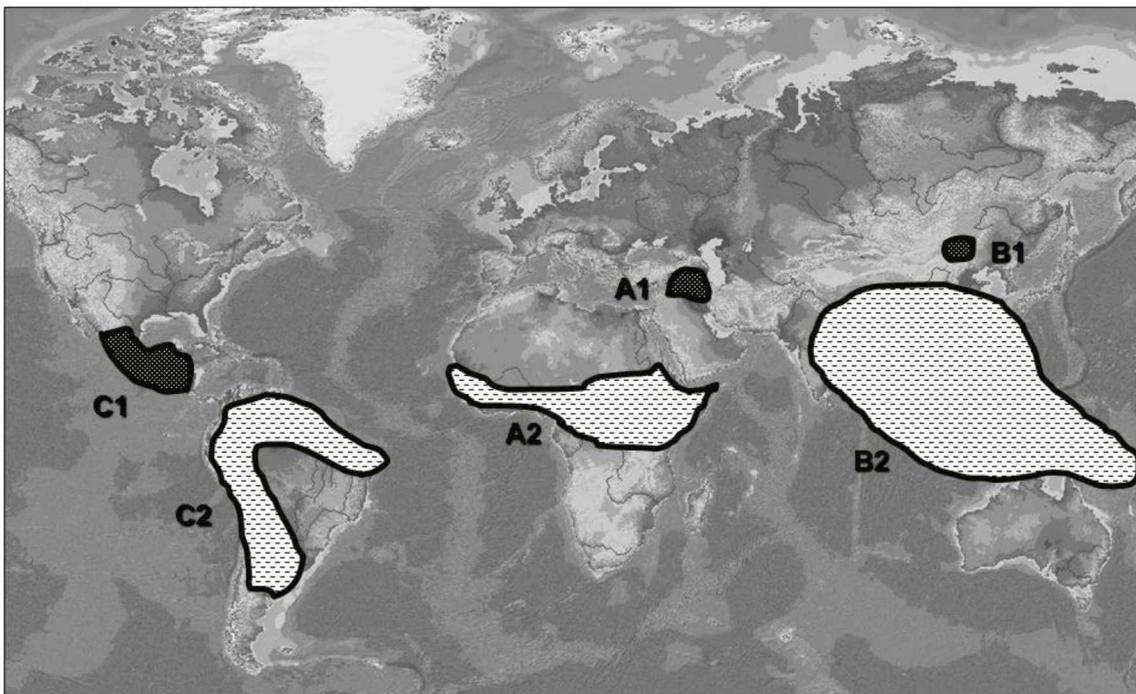


Рис.7. Центры и нецентры происхождения сельскохозяйственных культур (Harlan, 1975)

Ярким примером признания мировым сообществом Вавиловской концепции является размещение Международных центров ГРП КГ (CGIAR), находящихся под эгидой ФАО, которое в основном совпадает с центрами происхождения культурных растений (рис. 8).

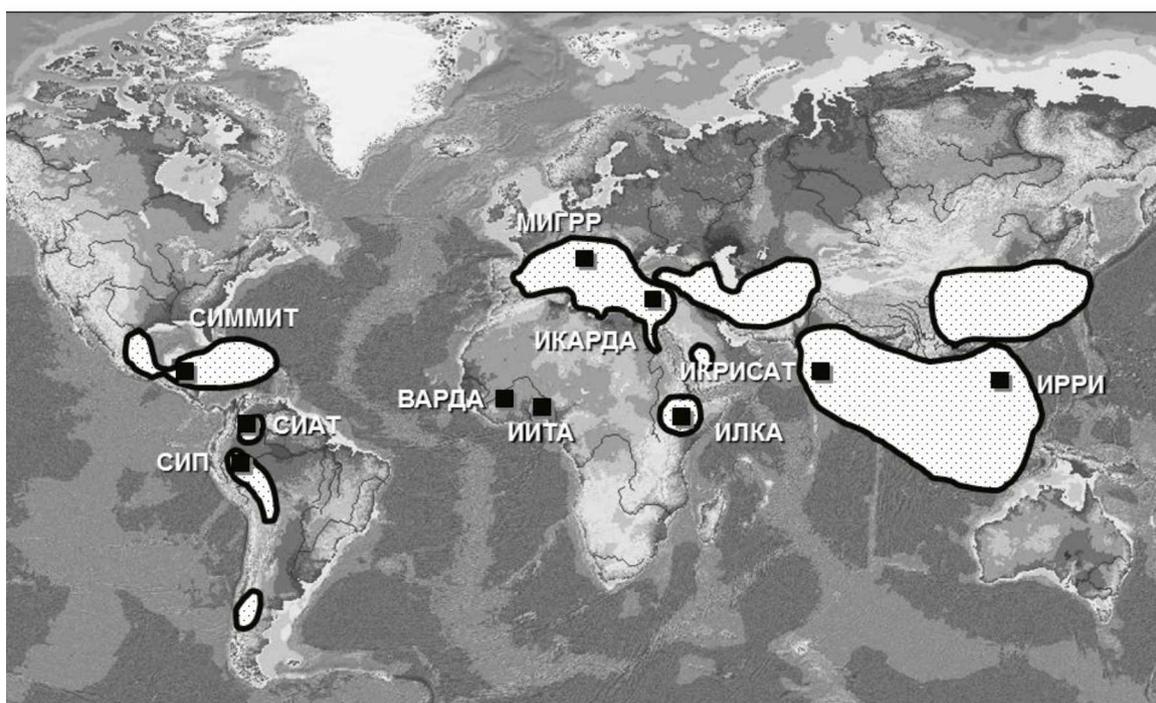


Рис. 8. Международные центры ГРП (CGIAR)

Стратегия мобилизации генетических ресурсов растений (ГРР)

До 1917 г. коллекция института насчитывала 30212 образцов (точнее, единиц учета и хранения), к 1927 г. их количество удвоилось (табл. 1). Одной из важнейших задач научной программы Н. И. Вавилов считал ускоренную мобилизацию мирового генофонда культурных растений и их диких родичей.

Таблица 1. Динамика численности *ex situ* коллекции института до 1927 г.

Подразделение	Поступило, кол-во образцов			Всего
	До 1917 г.	1917–1924 гг.	1925–1927 гг.	
Отдел полевых культур	29708	34286	36812	100806
Отдел генетики и селекции	504	3386	6014	9904
Отдел плодовых и огородных культур	–	314	15086	15400
Отдел натурализации	–	–	1544	1552
Отдел культурной флоры	–	–	12707	12707
Бюро интродукции и информации				
Элитный фонд	–	–	2956	4004
Интродукционный фонд	–	–	1048	
Итого	30212	37986	74167	144373

В течение 1920–1940 гг. по инициативе Н. И. Вавилова и, как правило, под его руководством и при его участии было проведено 140 экспедиционных обследований на территории бывшего СССР и 40 – на территории зарубежных стран. Итог – создана уникальная Вавиловская коллекция мировых генетических ресурсов культурных растений Всесоюзного института растениеводства, насчитывающая к 1940 г. более 250 тысяч различных сортов и образцов (вернее, единиц хранения) (рис. 9).

Таким образом, в течение 110 лет коллектив ВИРа, по образному выражению Н. И. Вавилова, «стоя на глобусе» создал уникальнейшую мировую коллекцию культурных растений с непростой исторической судьбой, динамика численности и качество которой пропорционально зависело от отношения государства к генетическим ресурсам растений. Был взлет численности образцов и качества коллекции в Вавиловский период, когда государство не жалело финансов, в том числе валютных. Затем было и резкое падение численности образцов коллекции в военный (особенно блокадный) и непростой послевоенный периоды (за эти периоды коллекция сократилась более чем в 2 раза). Был и резкий подъем (практически в 3 раза) в течение 1950–1990 гг. (Дзюбенко, 2011). Также было потеряно более 24

тыс. образцов коллекции для института и шесть его опытных станций в драматическое время распада (развала) Советского Союза (рис. 9).

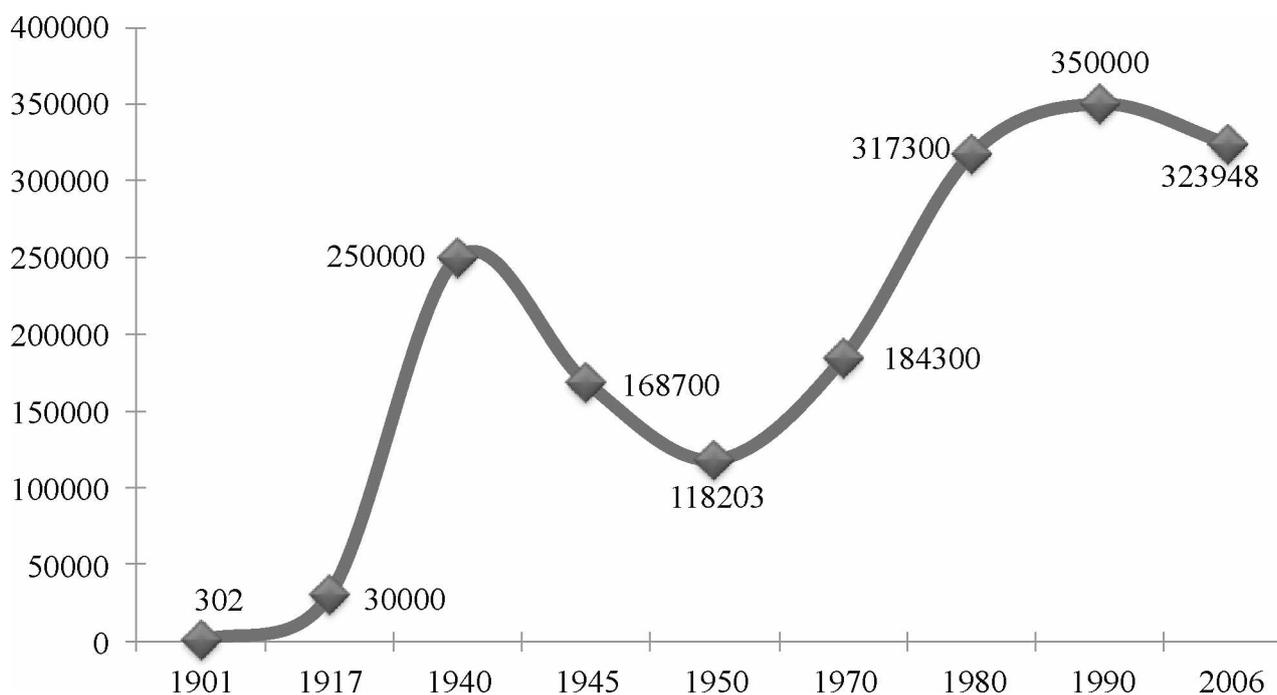


Рис.9. Динамика численности коллекции ВИР

Сегодня, когда человечество с тревогой взвешивает биологические ресурсы планеты, научная программа Н. И. Вавилова приобретает глубокий смысл, она может и должна послужить теоретической опорой усилиям, направленным на сохранение генофонда живого мира и вовлечение новых форм растений и животных в сферу плодотворной деятельности человека. Достигнутое Н. И. Вавиловым понимание культурных растений как видов со всей очевидностью показало, что сбору и поддержанию в жизнеспособном состоянии должны подлежать не просто ценные, с точки зрения практики, образцы, а видовые дифференцированные «сложные морфофизиологические системы, в своем историческом развитии связанные с определенной средой и ареалом» (Вавилов, 1920; 1927; 1931; 1935; 1964). Это положение не утратило научной значимости и в настоящее время. На нем базируются работы по пополнению коллекций, их дальнейшему более глубокому изучению и, в целом, формированию. Проблема мобилизации растительных ресурсов особенно остро стоит в неблагоприятных по почвенно-климатическим и погодным условиям сельскохозяйственных зонах. Именно здесь выдвигаются на первый план такие показатели адаптивного потенциала культивируемых растений, как их конститутивная и приспособительная устойчивость к действию температурных, водных, эдафических и биотических стрессоров, средообразующие, в том числе почвозащитные, почвоулучшающие и ресурсовосстанавливающие возможности, способность эффективно утилизировать природные и антропогенные ресурсы, т. е. биоэнергетическая эффективность. Напомним, что даже из используемых в настоящее время в сельском хозяйстве мира земель, а это лучшее из того, чем располагает человечество, большая часть (около 76%) подвержена температурному, водному и минеральному стрессам (Жученко, 1980, 1988).

В настоящее время современный алгоритм мобилизации генетического разнообразия растений позволяет проведение аналитической оценки состояния ГРР и состоит из следующих основных позиций:

- анализ и оценка мирового генетического разнообразия растений в природе и генбанках;
- систематическая инвентаризация (ревизия) и оценка генетического разнообразия коллекционного материала в своем генбанке;
- выявление дефицитов «брешей» в имеющихся в генбанке коллекциях;
- систематический анализ национальных селекционных программ, выявление и прогнозирование потребностей этих программ в исходном генетическом материале;
- оценка генетической эрозии и генетической уязвимости образцов коллекций экономически значимых культурных растений и их диких родичей.

Эффективность реализации аналитической оценки состояния ГРП в значительной степени зависит от прогностического анализа мобилизации нового генетического разнообразия, при котором необходимо учитывать:

- процессы осеверения и опустынивания растениеводства в Российской Федерации;
- оптимизацию и рациональное размещение экономически значимых сельскохозяйственных культур;
- совершенствование структуры и размещения селекционно-семеноводческих учреждений на территории Российской Федерации;
- мировые тенденции развития пищевых технологий третьего поколения;
- генресурсы как новые источники для био- и химических технологий (альтернативные виды топлива и др.);
- перспективы и последствия глобальных изменений климата.

Реализация прогностического анализа мобилизации нового культурного и природного генетического разнообразия упрощается за счет использования новейших методов и технологий, таких как геоинформационные технологии, GAP-анализ (рис. 10), современных методик поиска и сбора ГРП (рис. 11).

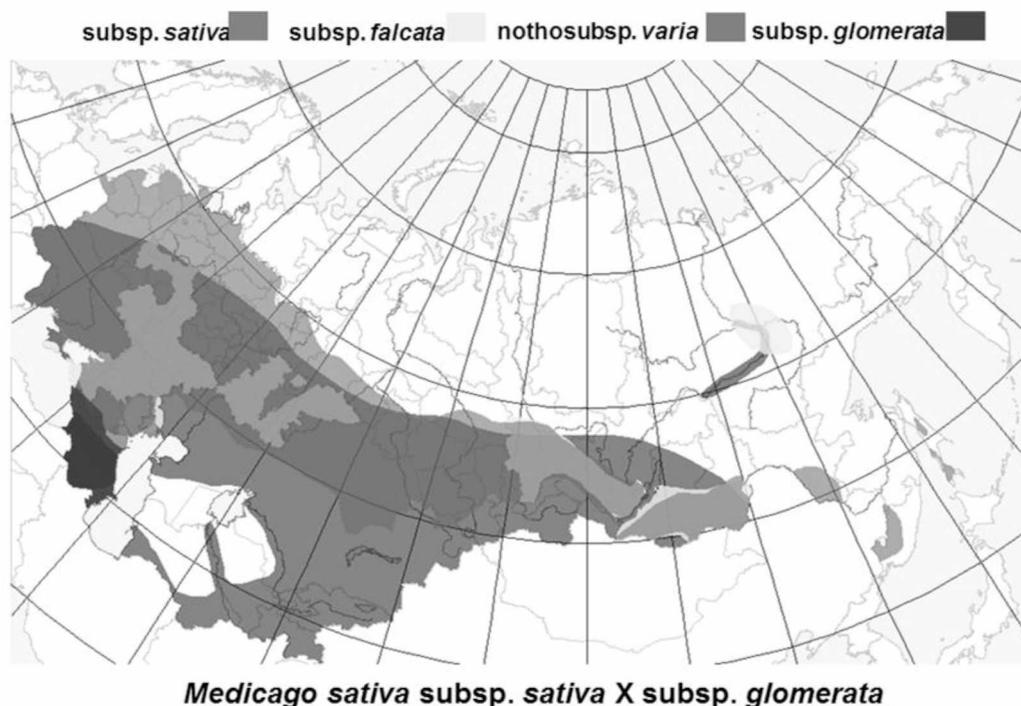


Рис. 10. Использование GAP анализа в мобилизации и сохранении ГРП

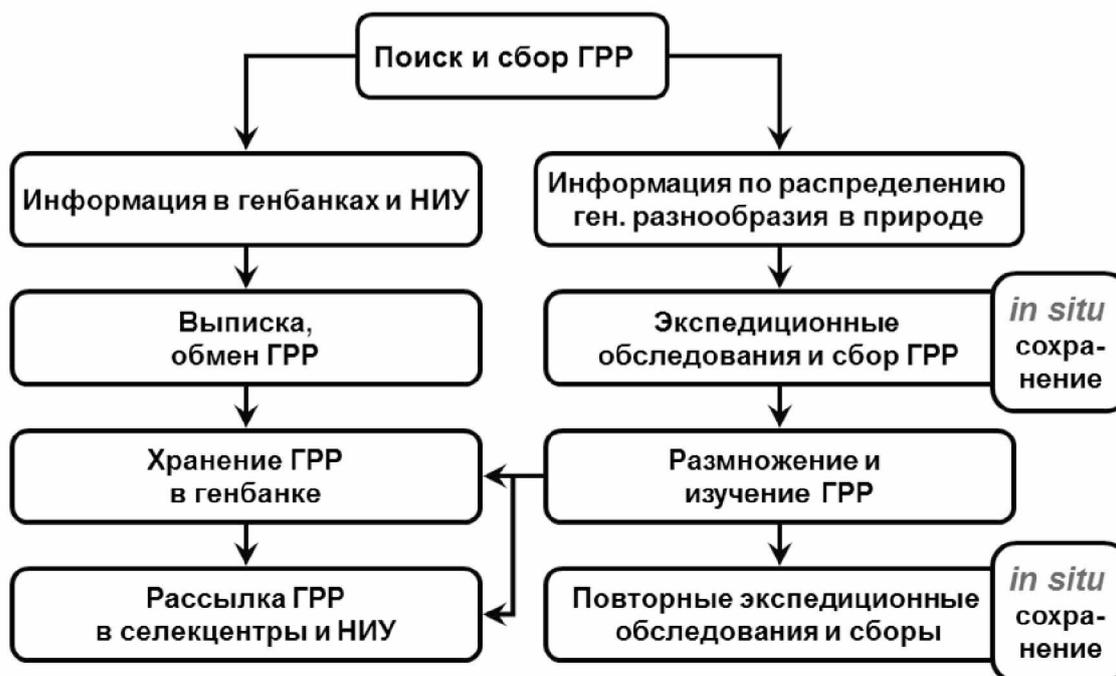


Рис. 11. Схема поиска и сбора ГРР

За последние 90 лет институтом было организовано и проведено 1556 экспедиций на территории бывшего СССР (рис. 12) и 282 экспедиции на территории дальнего зарубежья (рис. 13). Только за последние два года проведено 22 экспедиционных обследования на территории СНГ (рис. 14) и 4 экспедиции на территории дальнего зарубежья – Китай, Италия, Канада и Эфиопия.



Рис. 12. Экспедиции ВИР на территории бывшего СССР (1908-2012 гг.)

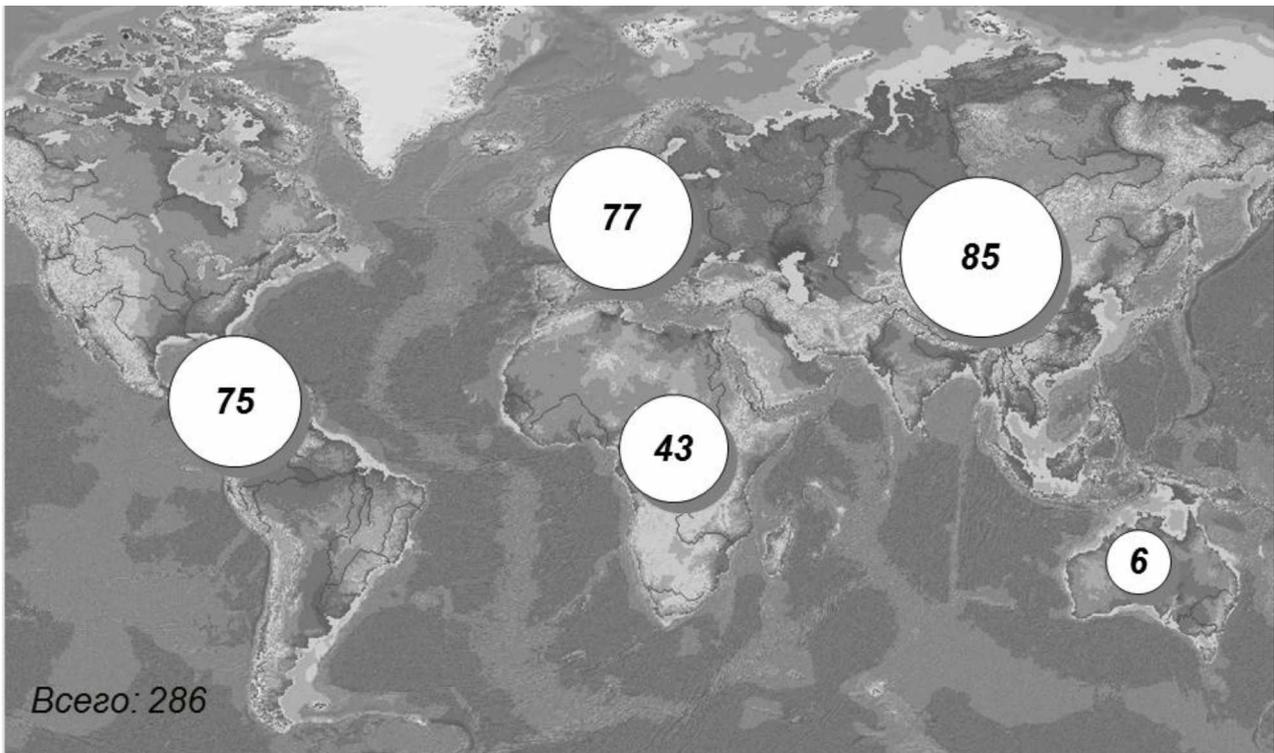


Рис. 13. Зарубежные экспедиции ВИР (1908–2012 гг.)

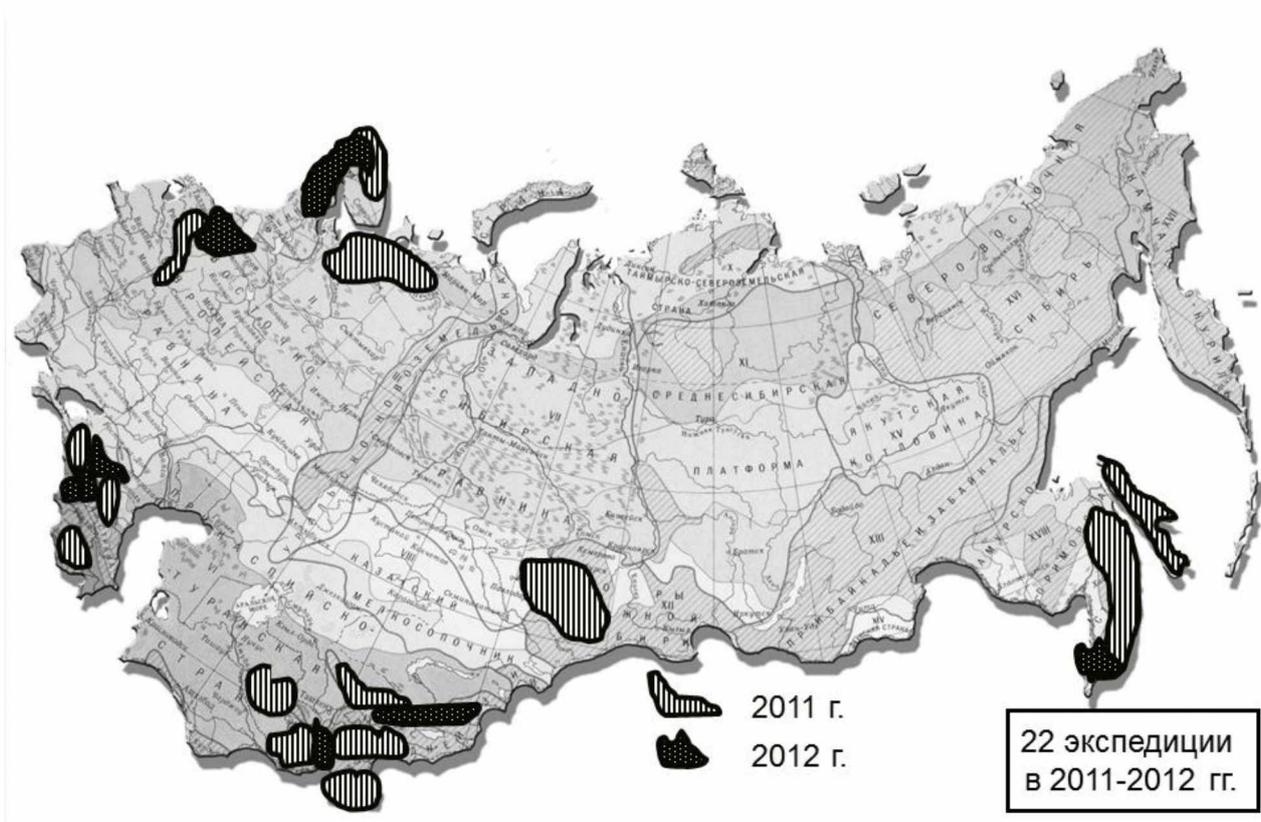


Рис. 14. География экспедиций ВИР на территории стран СНГ (2011-2012 гг.)

В результате проведения эффективных экспедиционных обследований, выписки и обмена коллекция института пополнилась только за 2006-2012 гг. на 18796 образцов (табл. 2).

Таблица 2. Динамика пополнения коллекции ВИР в 2006–2012 гг.

Пополнение	Годы						
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Всего	1775	2378	2712	3356	3643	1480	3452
В т.ч. из зарубежных стран	1198	1823	1436	2415	2781	1037(591)	2157
В т.ч. российских (в скобках экспедиционные сборы)	577 (270)	555 (435)	1276 (1085)	941 (740)	862 (183)	443 (317)	1295

Изучение и сохранение коллекции мировых генетических ресурсов

К 1932 г. коллекция института увеличилась в 5 раз и достигла 150 тыс. образцов, вернее единиц хранения. Для изучения и размножения такой громадной на то время коллекции Вавилов организовал довольно стройную и оригинальную эколого-географическую сеть института. Уже в 1924 г. существовало 10 отделений института, размещенных в различных экологических и почвенно-климатических зонах СССР (рис. 15).



Рис. 15. Эколого-географическая сеть ВИР до 1924 г. (отделения)

Эколого-географическая сеть института многократно реформировалась, и к 1940 г. Н. И. Вавилов провел окончательную оптимизацию численности опытных станций и отделений. 12 эколого-географических точек на территории бывшего Советского Союза позволяли выполнение в полном объеме комплекса научно-технических работ по размножению, изучению, хранению и рациональному использованию мировой коллекции ВИР (рис. 16).

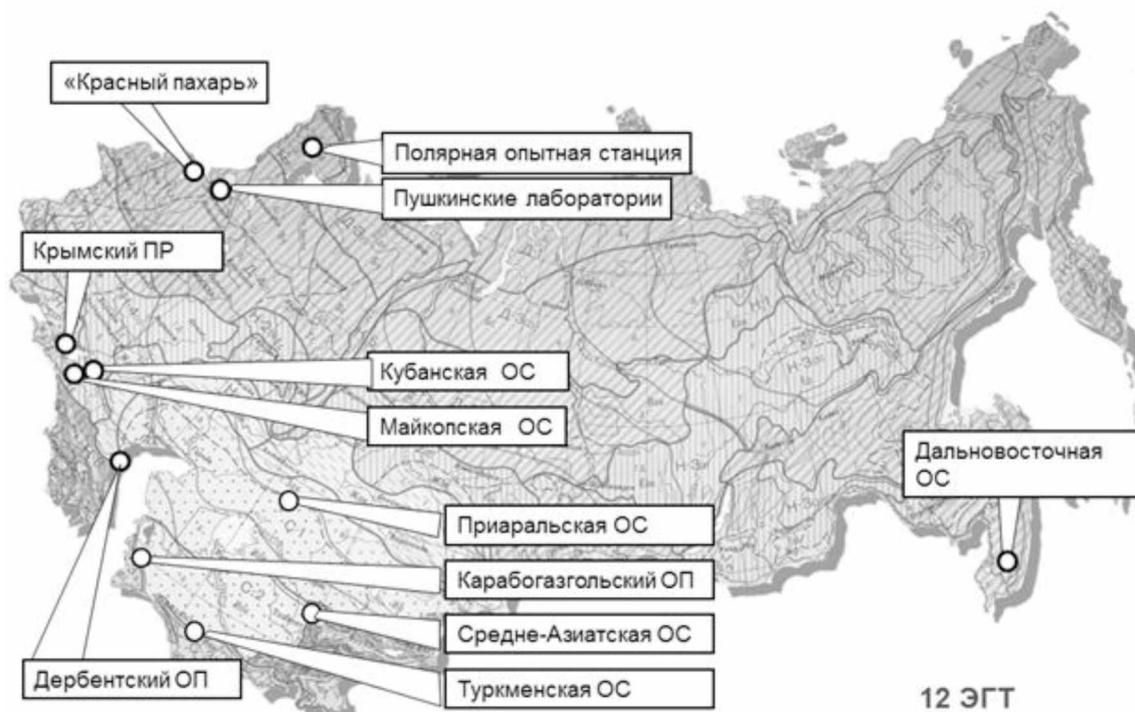


Рис. 16. Эколого-географическая сеть ВИР в 1940 г.

Гениальной была идея Н. И. Вавилова о широкомасштабном многолетнем изучении по единой методике географической изменчивости у различных видов культурных растений. Идея была реализована на 115 географических пунктах, где в течение 5 лет изучалось 40 видов, представленных 185 сортами (в том числе 33 сорта яровой и озимой пшеницы), по 67 морфологическим и физиологическим признакам и свойствам. И в настоящее время данные исследования являются оригинальными, а по полученным результатам, учитывая современную терминологию, являются, фактически, эколого-генетическими (рис. 17) (Вавилов, 1980; Лоскутов, 2009).

Вавиловские представления о гомологических рядах в наследственной изменчивости и о виде как сложной системе являются фундаментом виrowsкой методологии работы с разнообразием генетических ресурсов растений и во многом определяют ее конкурентоспособность на отечественном и международном уровне.

В настоящее время в ВИРе разработаны и успешно применяются:

- система комплексной оценки собранного материала полевыми и лабораторными методами;
- принципиальная схема планомерного поиска (и/или создания) эффективных источников и доноров селекционно-ценных признаков (рис. 18) (Мережко, 1994, 2005).

Только за период с 2002 по 2012 гг. было создано 156 доноров по основным экономически важным культурам (табл. 3).

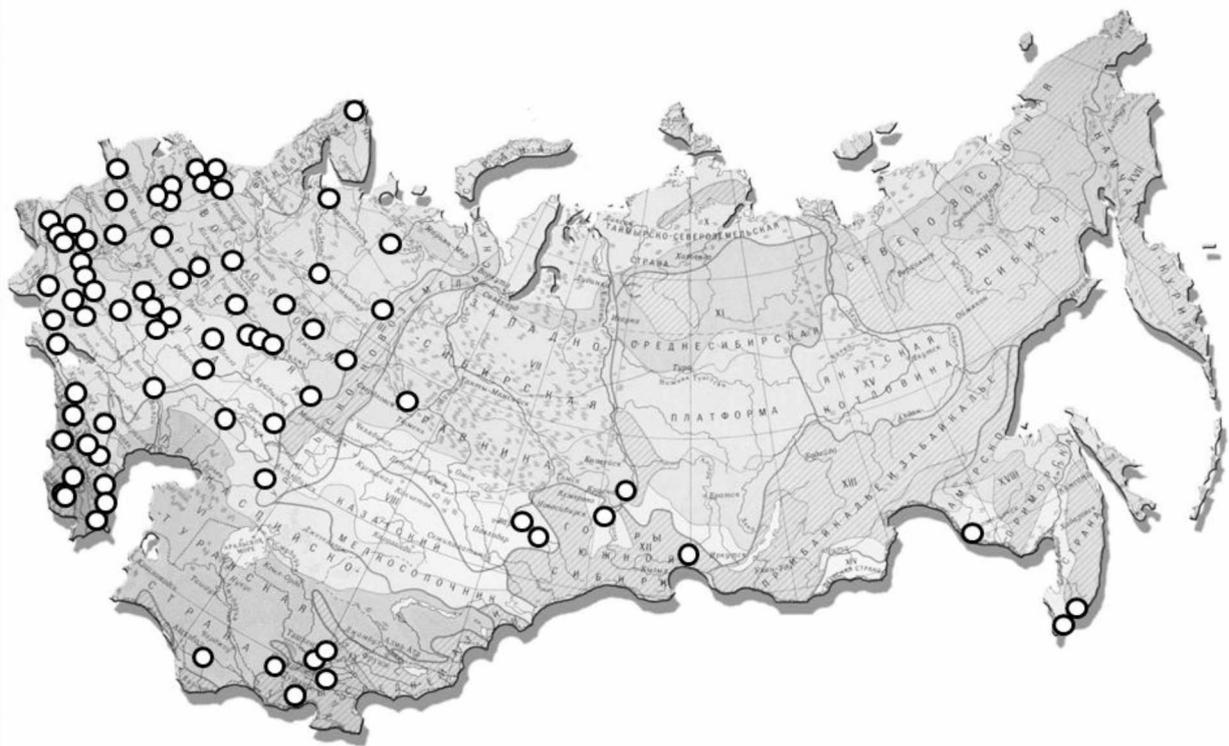


Рис. 17. Пункты географических посевов ВИР (1923-1927 гг.)



Рис. 18. Схема поиска, создания и использования доноров ценных признаков в селекции растений (Мережко, 2005)

Таблица 3. Доноры ценных признаков для селекции экономически значимых культур, созданные в 2002 – 2012 гг.

Культура	Донорский признак	Кол-во	Название донора
Тритикале	Скороспелость	2	Золотой гребешок, Скорый
Озимая рожь	Короткостебельность, устойчивость к полеганию	1	Тринодис
»	ЦМС	2	Л 708 мс, Л 718 мс
»	Закрепители ЦМС	2	Л 708 зс, Л 718 зс
»	Скороспелость	1	Ранняя 1
»	Короткостебельность, устойчивость к грибным болезням	4	Бета, Сигма, Россиянка 2/01, Тим 2
Ячмень	Алюмотолерантность	1	Фауст
»	Голозерность, устойчивость к пыльной головне	1	Бекман
Овес	Короткостебельность, устойчивость к полеганию	5	Соку, Ракот, Ханоми 1 и 2, Совот
Картофель	Устойчивость к фитофторозу листьев и клубней,	6	97-154-6, 95-29-2 и др.
»	Устойчивость к 2-3 патотипам золотистой нематоды	10	Adora, Santeи др.
»	Устойчивость к фитофторозу ботвы	3	97-155-1, 159-1, 97-165-5
»	Устойчивость к вирусу Y	2	97-157-1, 97-80-1
Лен	Устойчивость к бурой ржавчине	1	ВИР 14
Горох	Детерминантный рост стебля, многоплодность	1	МС-2Д
Другие	Другие признаки	98	
Итого		156	

В заключение следует отметить, что эффективность использования доноров в селекции растений в значительной мере зависит от степени изученности физиолого-генетической природы селекционно-ценных признаков. Тесное сотрудничество биологов (особенно генетиков) с

селекционерами может поднять работу по созданию новых сортов в нашей стране на новый, более высокий уровень и повысить ее результативность. Внутривидовое разнообразие различных сельскохозяйственных растений, сконцентрированное в генетических банках мира, использовано в селекции далеко неполно. Оно все еще плохо изучено генетически, хотя существующие резервы наследственной изменчивости действительно уникальны. Должным образом оцененные, они могут обеспечивать множественные решения традиционных и новых проблем селекции. Всесторонняя оценка коллекций в географической сети и биологических лабораториях делает возможным выявить или создать исходный материал для решения фактически любой проблемы, с которой может столкнуться селекционер (Мережко, 1994; 2005).

Согласно опубликованному в 2010 г. второму отчету ФАО, на земном шаре функционируют 1750 генбанков растений (рис 19), где сохраняется 7,03 млн. образцов (вернее единиц учета и хранения), однако только в 130 генбанках хранится более 10 тыс. ед. хранения (рис. 20). На средства правительства Норвегии на острове Свальбард (архипелаг Шпицберген) был построен, в 2008 г. введен в эксплуатацию и передан в управление ФАО Мировой депозитарий семенных коллекций (SGSV – Svalbard Global Seed Vault). Мировые СМИ называют его «Новый Ноев ковчег», «Хранилище судного дня», где в скале в трех камерах можно хранить в условиях вечной мерзлоте до 5 млн. образцов семенных коллекций. На 1 ноября 2012 г. в данное хранилище генбанками разных стран мира уже заложено более 775 тыс. образцов (безопасных дублетов) как неприкосновенный запас генетического разнообразия для использования только в чрезвычайных ситуациях мирового уровня. Россия также ежегодно отправляет в Свальборд по 2–3 тыс. дублетных образцов семенных коллекций ВИР на безопасное депозитарное хранение.

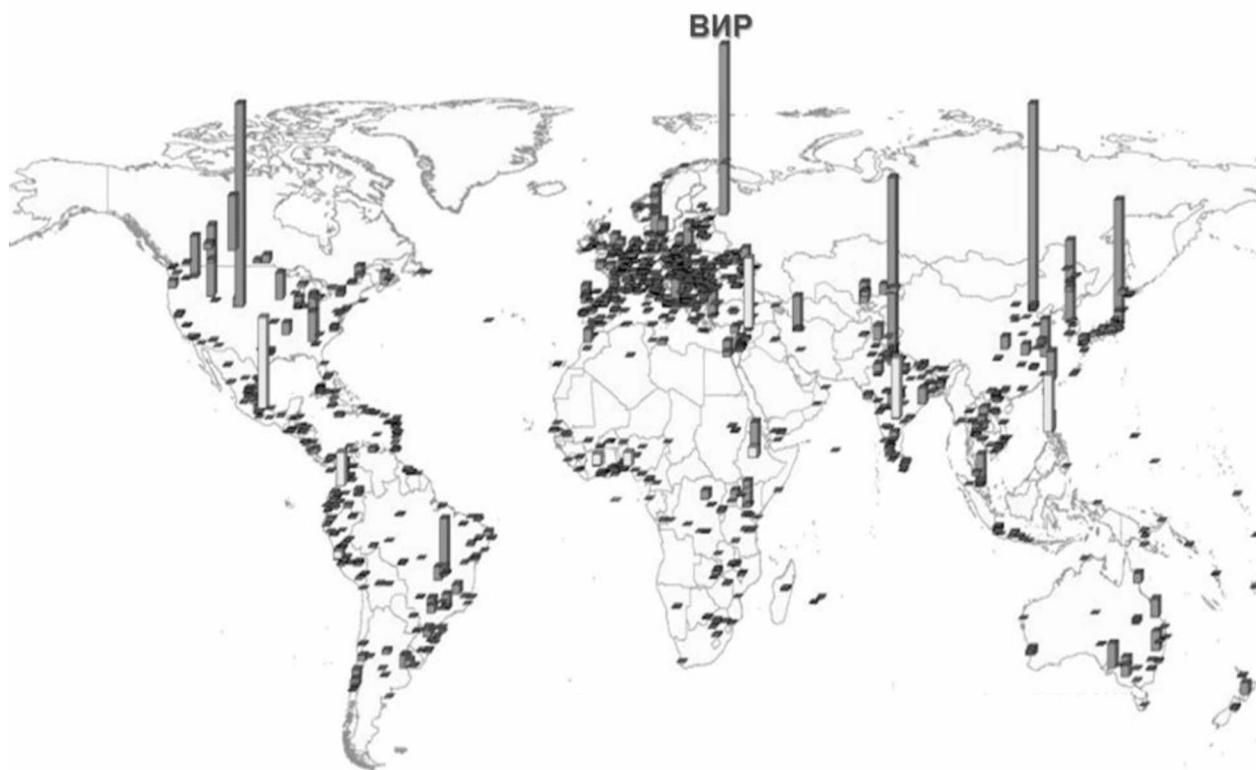


Рис. 19. География 1750 генбанков мира, сохраняющих 7,03 млн. образцов (ФАО, 2010)

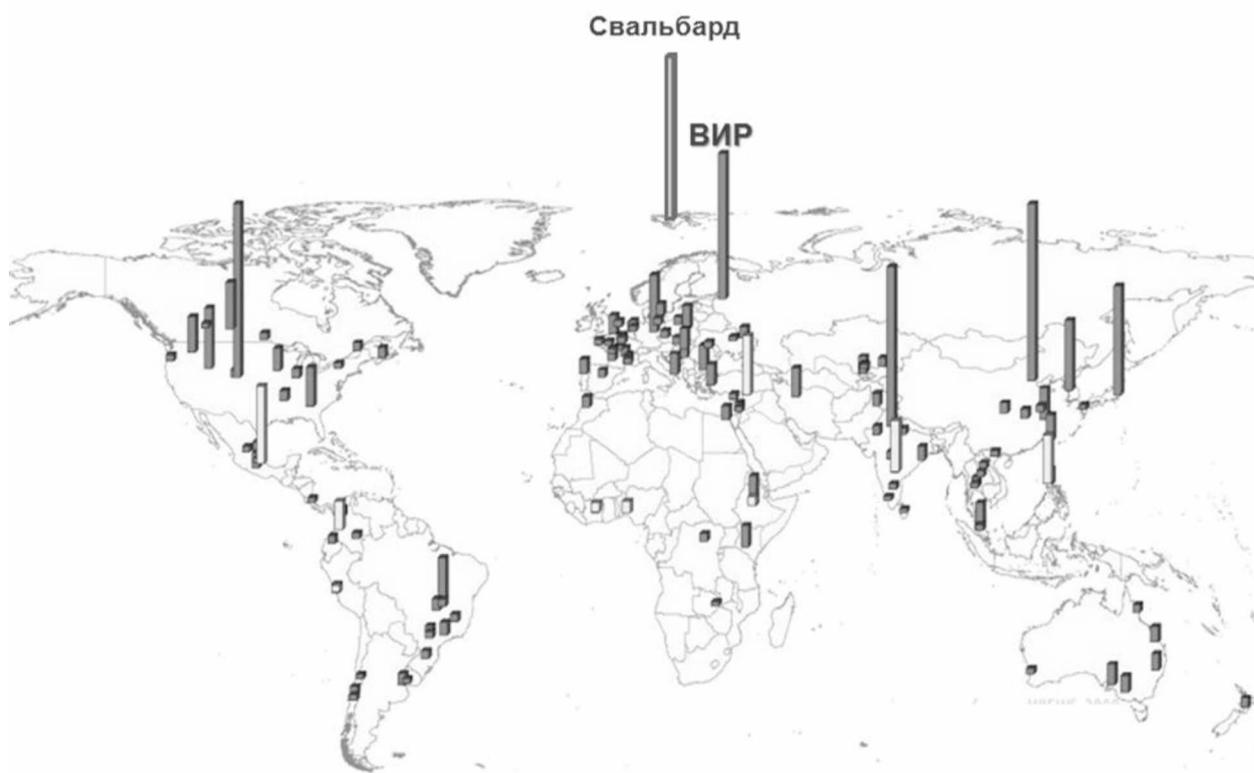


Рис. 20. География 130 генбанков мира, сохраняющих более 10000 образцов (FAO, 2010)

Из 5 основных генбанков мира, Российская Федерация, представленная только коллекцией ВИР, занимает 4 место по численности и не уступает коллекциям Индии, Китаю и США по ценности, изученности, хранению, документированию и управляемости; по значимости – является национальным достоянием России (табл. 4).

Таблица 4. Коллекции *in situ* 5 основных генбанков мира (FAO, 2010)

Страны	Число образцов
США	508994
Китай	391919
Индия	366333
Россия (ВИР)	322238
Япония	243463

На основе генофонда ВИР формировались национальные коллекции СНГ, которые по объему и ценности сопоставимы с коллекциями стран Западной Европы или 10 Международных центров ГРП КГ (CGIAR), т. н. «Центров будущих урожаев ФАО» (табл. 5).

Коллекция ВИР составляет 54,1% от суммарной численности коллекций стран СНГ и на 2012 г. насчитывает 323724 образца (табл. 6). Кроме того, 53685 образцов сохраняется в 96 НИУ Россельхозакадемии (табл.7), из них – 20,9% оригинальные, 45,8% являются безопасными дублетами коллекции ВИР и 33,3% – образцы неизвестного статуса (табл. 8).

Таблица 5. Коллекции стран СНГ

Страна	Число образцов
Россия (ВИР)	324 000 (54,1%)
Украина	130 000 (21,7%)
Узбекистан	55 000 (9,2%)
Казахстан	35 000 (5,8%)
Беларусь	32 000 (5,3%)
Грузия	7 000 (1,1%)
Армения	5 000 (0,9%)
Молдова	5 000 (0,9%)
Киргизия	3 000 (0,5%)
Таджикистан	3 000 (0,5%)
Всего	598 000 (100%)

Таблица 6. Состав мировой коллекции культурных растений и их диких родичей ВИР

Число образцов	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Всего	323948	322238	319932	323853	323341	323177	323724
Основной каталог	270296	272543	271561	275894	277074	277448	277710
Интродукционный каталог	53652	49695	48371	47959	46267	45729	46014

Таблица 7. Основные держатели коллекций – НИУ Россельхозакадемии

Наименование	Число образцов
ВНИИ льна	6156
ВНИИС им. И.В. Мичурина	2811
ВНИИГ и СПР им. И.В. Мичурина	2810
ВНИИ селекции зерновых культур	2566
СКЗНИИС и В	2175
Ставропольский ботанический сад	2091
ВНИИСПК	1872
ВНИИСХ СВ им. Н.В. Рудницкого	1461
НИИСС им. М.А. Лисавенко	1355
СибНИИСХ	1352
Остальные 86 НИУ РАСХН	24917
Всего	53685

Таблица 8. Структура коллекций НИУ Россельхозакадемии (на 01.10.2011 г.)

Культура	Число при- сланных записей	Из них:			
		Образцы коллекции ВИР, шт.	Образцы коллек- ции ВИР, %	Образцы, от- сутствующие в ВИРе, шт.	Образцы не- известного статуса, шт.
Пшеница	4661	3167	68	323	1171
Овес, ячмень, рожь	3833	3601	94	7	225
Зернобобовые	4797	2678	56	537	1582
Кукуруза и крупяные	4192	1837	44	508	1847
Масличные и технические	9528	6419	68	1081	2028
Кормовые	2119	1139	54	804	176
Картофель	1189	354	30	83	752
Овощные	1142	210	19	81	850
Плодовые	17827	3892	22	7231	6704
Другие к-ры	1567	–	–	–	1568
Всего	50856	23297 (45,8%)	–	10655 (20,9%)	16904 (33,3%)

Современная эколого-географическая сеть ВИР состоит из 9 опытных станций, 3 филиалов (рис. 21), 17 опорных пунктов ВИР (рис. 22), научно-технический потенциал которой вполне достаточен для выполнения необходимого объема научно-технических работ по пополнению, размножению, изучению, хранению и рациональному использованию мировой коллекции ВИР.



Рис. 21. География опытной сети ВИР (2012 г.)



Рис. 22. География опорных пунктов (представительств) ВИР

Мониторинг генетической эрозии

Современное сельское хозяйство – основа существования и развития человеческого общества, зависит от возделывания небольшого числа высокопродуктивных видов растений, введенных в культуру около 10 тыс. лет назад (Parmesan, Yohe, 2003). В процессе одомашнивания из всего огромного разнообразия дикорастущих растений отбору подвергались только фенотипы, ценные с практической точки зрения. Со временем это привело к сужению генетического разнообразия возделываемых популяций. Современные селекционные сорта также создаются на основе скрещивания близких генотипов и, как правило, без привлечения генетически более разнообразных, но менее продуктивных дикорастущих близкородственных форм. В результате обеднения генетической основы возделываемых сортов сельскохозяйственные культуры становятся подверженными широкомасштабным эпидемиям. Острота проблемы проявилась в 1970 году в США, когда в результате эпифитотии практически был сведен к нулю урожай кукурузы, так как все сорта были отселектированы на содержание генетического фактора мужской стерильности, который оказался генетически сцепленным с восприимчивостью к возбудителю южного гельминтоспориоза (Tatum, 1971).

Масштаб этой эпифитотии сделал очевидным тот факт, что генетическая эрозия, подразумевающая постоянное сокращение генетического разнообразия возделываемых культур, представляет собой наиболее серьезную угрозу для устойчивого развития сельского хозяйства (Rogers, 2004). В связи с этими событиями Национальная Академия Наук США настоятельно рекомендовала незамедлительно приступить к организации работ по сбору и сохранению генетического разнообразия культурных растений и их предковых форм, а также создала комитет, призванный оценить генетическую уязвимость важнейших сельскохозяйственных культур (цит. по Tanksley, McCouch, 1997). Выяснилось, что современные сорта многих культурных растений действительно имеют угрожающе однородную генетическую основу. Например, 96% всех возделываемых в США сортов гороха были созданы на материале всего 9 разновидностей (Esquinas-Alcazar, 2005). Подавляющее большинство американских сортов твердой озимой пшеницы происходят от скрещивания двух образцов, импортированных из Польши и России (Harlan, 1984). Все разнообразие ярового ячменя Западной Европы определяется скрещиваниями между 18 базовыми генотипами (Russell J.R. et al., 2000). Многочисленные подобные факты приводят к выводу о том, что селекция современных сортов, осуществляемая на базе ограниченного исходного генетического материала, неизбежно должна приводить к потере генетического разнообразия, другими словами – к генетической эрозии (Esquinas-Alcazar, 2005).

Насколько реальна угроза безвозвратной потери генетического материала, и возможно ли систематизировать те общие для всех культур генетические изменения, которые сопровождают процесс трансформации дикорастущего вида в возделываемую культуру, набора местных сорто-популяций – в районированный сорт?

Феномен «бутылочного горла» селекции и его последствия. Генетические различия между генофондом дикорастущих и культурных видов формируются вследствие трех основных процессов человеческой деятельности. Именно с этими процессами связаны самые значительные потери генетического разнообразия на пути формирования культурного вида из дикорастущего предка (Prada, 2009).

1. Одомашнивание. Отбор человеком определенных растений дикорастущего вида в череде нескольких сотен поколений приводит к возникновению культурного вида. В каждом поколении к размножению допускаются только лучшие немногочисленные генотипы, что ведет к сокращению генетического разнообразия: формирующийся культурный вид проходит через бутылочное горло селекции (genetic bottleneck) (Doebley, 2004). Примечательно, что утрата аллельного разнообразия касается не всех генов в одинаковой степени. Для «нейтральных» генов, не имеющих отношения к селектируемому признаку, сокращение разнообразия

разия аллелей не так выражено, оно зависит, в основном, от размеров популяции и длительности отбора. Однако, те гены, которые определяют селективируемый фенотип, под давлением отбора постепенно почти полностью утрачивают аллельное разнообразие (Wright, Gaut, 2005). Сравнивая полиморфизм нуклеотидной последовательности гена *tb1* (*Teosinte branched1*), контролирующего признак апикального доминирования, отличающего кукурузу от ее дикорастущего предка, у 17 генотипов кукурузы и 22 генотипов теосинте, Wang et al. (1999) отметили, что утрата аллельного разнообразия по этому ключевому «гену одомашнивания» у кукурузы по сравнению с диким предком составила 61% в кодирующей части гена и 97% – в его промоторном участке.

По результатам ряда работ можно сделать вывод, что на этапе одомашнивания утрата генетического разнообразия явилась наиболее существенной. Так, 50% разнообразия аллелей было утрачено местными азиатскими одомашненными формами сои (*Glycine max* (L.) Merr.) по сравнению с популяциями дикорастущего предка данной культуры *Glycine soja* Sieb. & Zucc. (Nyten et al., 2006). По данным Buckler et al. (2001), около 40% генетического разнообразия дикорастущих предковых форм было утрачено при выведении важнейших зерновых культур: кукурузы, сорго и риса.

2. Интродукция. Нескольким генотипам возделываемого вида, искусственно перенесенным человеком в новый регион, часто суждено стать прародителями этой культуры для целого континента. При этом следует ожидать резкого сокращения генетического разнообразия интродуцированной культуры, вследствие очевидного генетического «бутылочного горла». Однако это случается не всегда. Например, от 17 азиатских образцов сои *Glycine max* ведут свое происхождение 86% всех сортов, выведенных в США период с 1947 по 1988 год, несмотря на то, что в коллекциях генных банков хранится более 45 тысяч образцов местных форм азиатского происхождения, доступных селекционерам (Gizlice et al., 1994). Вопреки ожиданиям, эти 17 образцов, названные северо-американскими прародителями сои (North American Ancestors), сохраняют более 80% всего генетического разнообразия, присущего самым разнообразным образцам местных форм из Китая, Кореи и Японии. Таким образом, общая потеря генетического разнообразия при отборе этих 17 прародителей из всего многообразия местных сортов составила 20% и оказалась статистически недостоверной. Однако существенная утрата все же была зафиксирована – были полностью утрачены почти все редкие аллели местного азиатского генофонда. Та же потеря редких аллелей была установлена при сравнении генофонда местных азиатских форм сои с элитными сортами США при общем достоверном, но умеренном сокращении генетического разнообразия на 28% (Nyten et al., 2006).

3. Селекция современных сортов. Современные сорта создаются, как правило, без привлечения местных форм или дикорастущих родичей. Перспектива вовлечь в селекционный процесс дикорастущий вид, который по всем параметрам урожайности в несколько раз уступает возделываемым сортам, не является привлекательной для селекционера, даже если в будущем аллели, интрогрессированные от дикорастущего предка, способны спасти этот культурный вид от эпифитотий. Генетическая эрозия при селекции современных сортов на основе местных форм или стародавних сортов, безусловно, имеет место, о чем свидетельствуют опубликованные факты. Сокращение аллельного разнообразия зафиксировано для канадских сортов твердой красной зерновой яровой пшеницы, выведенных в период с 1845 по 2004 годы (Fu et al., 2004). Потеря генетического разнообразия сообщалась для сортов пшеницы, выведенных в СИММУТ (Мексика), по результатам сравнения их с местными формами (Reifetal., 2005). Установлено, что генетические различия по генам запасных белков – глиадинам у местных и селекционных сортов яровых мягких пшениц, районированных с 1929 по 1960 гг. в Западной и Восточной Сибири, были нивелированы у современных сортов в ходе селекционного процесса (Николаев, 2008).

Тем не менее, существует ряд свидетельств тому, что потеря генетического разнообразия при создании новых сортов не носит такого катастрофического масштаба, как это предполагалось ранее. Donini et al. (2000), изучая временные закономерности изменения генетического разнообразия сортов пшениц Англии, пришли к выводу, что в результате селекции происходят скорее качественные, чем количественные изменения генетического разнообразия, то есть число аллелей остается неизменным, а изменяются частотные соотношения аллелей и варианты их сочетаний в отдельных генотипах. К такому же выводу пришли авторы исследования по вопросу о том, в какой степени процессы современной селекции европейских сортов озимой пшеницы ведут к потере генетического разнообразия (Huang et al., 2007). Их результаты показали, что в результате селекции меняются аллели, представленные в генофонде, однако общее число аллелей, и соответственно показатели генетического разнообразия остаются неизменными.

Одним из факторов, создающих угрозу генетической эрозии, считается глобальное изменение климата, повлиявшее за последние 30 лет на местообитания растительных сообществ (Parmesan, Yohe, 2003). Однако, как показали результаты Хлесткиной с соавт. (Khlestkina et al., 2006), сравнившей генетическое разнообразие местных популяций ячменя, собранных в одних и тех же географических пунктах Австрии, Албании и Индии, но с интервалом в 40–50 лет, изменения являются скорее качественными, нежели количественными: одни аллели исчезают, другие появляются, но их общее число остается неизменным. К тем же выводам пришли и другие авторы, использовавшие для анализа процессов генетической эрозии методы молекулярного маркирования (Manifesto et al., 2001; Christiansen et al., 2003; Roussel et al., 2004).

Из всего изложенного можно сделать следующий вывод. Генетическая эрозия представляет угрозу для устойчивого развития сельского хозяйства не столько вследствие сокращения генетического разнообразия, если рассматривать его как общее число аллелей, представленных в генофонде, сколько вследствие утраты редких, ценных аллелей, фенотипический эффект которых скрыт, но может проявиться в результате работы селекционера.

Возможные направления для предотвращения генетической эрозии. Более 80 лет назад Н. И. Вавилов (1928) впервые предложил использовать генетический потенциал дикорастущих родичей культурных растений для улучшения возделываемых сортов. Эта идея легла в основу создания генных банков – семенных коллекций форм, разновидностей и видов растений, близкородственных возделываемым культурам. На сегодняшний день более 7 млн. образцов (вернее единиц хранения) хранятся в коллекциях *ex situ* по всему миру (FAO, 2010). Роль этих коллекций для поддержания и сохранения генетических ресурсов растений неопределима, особенно если учесть, что многие формы, сохраняемые в коллекциях *ex situ*, уже невозможно обнаружить в природе (Esquinas-Alcazar, 2005).

В настоящее время генные банки имеют возможность использовать методы молекулярного маркирования для мониторинга глобальных процессов динамики разнообразия растительного генофонда, вовлеченного в селекционный процесс. Согласно исследованиям, наибольшая потеря генетического разнообразия сопровождает этап введения в культуру, поэтому при недостаточном представительстве в коллекциях дикорастущих родичей велика угроза утраты ценных аллелей, не представлявших непосредственный интерес для наших далеких предков, но весьма актуальных в наши дни (Дзюбенко, 2001). В этой связи традиционная деятельность генбанков, направленная на сбор и сохранение дикорастущих родичей и предковых форм культурных растений, остается исключительно актуальной, так же как и исследования, посвященные филогении и систематике культурных растений. Филогенетические исследования с привлечением арсенала современных методов молекулярного маркирования позволяют очертить круг наиболее близкородственных форм для культурных видов, а также оценить потенциальную возможность получения межвидовых гибридов.

В связи с интенсивным развитием методов молекулярного маркирования, помимо классических направлений деятельности, специалисты по генетическим ресурсам получили возможность изучать вопрос о том, какие именно гены контролируют наиболее существенные морфологические изменения, связанные с процессом введения в культуру. Поскольку большинство признаков одомашнивания имеют количественную природу, идентификация таких генов до сих пор в основном проводилась на основе картирования QTL (Quantitative Trait Loci) (Burger et al., 2008). Семь клонированных генов одомашнивания («domestication-genes») описаны в сводке Doebley et al. (2006). Почти все они изначально были идентифицированы в результате QTL анализа. Среди них ген *tb1* (*Teosinte branched1*), контролирующий апикальное доминирование у кукурузы (Doebley, 2004); ген *fw2.2*, идентифицированный как QTL, контролирующий 30% различий по массе плода у культурного томата и его дикорастущего предка (Frary et al., 2000); ген *sh4* (*shattering 4*) – клонированный QTL риса, контролирующий формирование «отделительного слоя» между зерном и плодоножкой у разновидностей риса с непадающими семенами (Li et al., 2006).

Значение и перспективность исследований, связанных с поиском генов одомашнивания на основе картирования QTL, можно пояснить на примере работы Xiong et al. (1999), анализировавших популяцию рекомбинантов от скрещивания культурного риса (*Oryza sativa* ssp. *indica*) и образца возможного дикорастущего предка риса (*O. rufipogon*). Известно, что дикий рис чувствителен к фотопериоду и его цветение значительно запаздывает по сравнению с культурными формами. Картируя QTL, контролирующие сроки зацветания в популяции потомков от скрещивания культурного вида и его дикорастущего предка, авторы зафиксировали четыре QTL, в совокупности объяснявших 67,5% изменчивости признака, и все они по своим позициям на генетической карте совпали с локусами, уже известными и ранее идентифицированными на скрещиваниях культурных форм друг с другом. Однако был выявлен пятый QTL, который один объяснял 52% изменчивости, причем этот локус, ответственный за чувствительность риса к длине дня, был зарегистрирован впервые (цит. по Paterson, 2002). Ранее при скрещивании культурных разновидностей риса между собой этот локус выявить не удавалось, возможно потому, что исключительно ценная, с практической точки зрения, аллель была утрачена при введении в культуру. Это подтверждает тезис, выдвинутый Tanksley и McCouch (1997) в их фундаментальной статье, о том, что часть ценных аллелей, преимущественно с умеренным и малым фенотипическим эффектом, были потеряны в процессе одомашнивания и последующей селекции. Таким образом, поиск и идентификация утраченных в процессе селекции аллелей среди генофонда дикорастущих родичей актуальны не только для предотвращения генетической эрозии, но и для улучшения хозяйственно ценных признаков (Дзюбенко, Потокина, 2009).

Хотя с методами картирования QTL, основанными на рекомбинационном анализе (linkage mapping), связаны многие реальные успехи генетики и селекции растений, в настоящий момент для растительных объектов все более широкое развитие получает и другой метод генетического картирования QTL – анализ ассоциаций или неравновесия по сцеплению (association mapping) (Mackay, Powell, 2006). Оба подхода стремятся выявить достоверную связь между генетическими маркерами, сцепленно наследуемыми с искомым геном, и изменчивостью фенотипического признака. Однако рекомбинационный анализ ведет поиск такой корреляции среди гибридного потомства от скрещивания двух родительских генотипов, и поэтому его невозможно осуществить без длительного и трудоемкого процесса создания специальной «картирующей» популяции рекомбинантов. Преимуществом же анализа ассоциаций (неравновесия по сцеплению = англ. Linkage Disequilibrium) является то обстоятельство, что исследуется случайная выборка независимых генотипов (сортов, селекционных линий, дикорастущих форм), доступных из уже имеющихся коллекций. Генные банки, хранящие самые разнообразные коллекции растительных ресурсов, практически имеют все необ-

ходимое для успешного проведения такого анализа: огромный выбор генотипов, охарактеризованных многолетними полевыми испытаниями, данными о происхождении сортов, включенных в анализ. Располагая набором молекулярных маркеров, равномерно распределенных по геному, можно проанализировать их полиморфизм в репрезентативной выборке коллекционных образцов и сопоставить с вариацией изучаемого фенотипического признака. Например, для локализации гена, контролирующего устойчивость к патогену, можно выявить сцепленный с ним маркер, один из аллелей которого в репрезентативной выборке генотипов достоверно преобладает у устойчивых к патогену растений и почти не встречается среди поражаемых генотипов. Таким способом был идентифицирован, в том числе, ген *Dwarf8*, контролирующий переход к цветению у кукурузы (Thornsberry et al., 2001).

Необходимость оптимизации коллекций генетических ресурсов, сохраняемых в генбанках, также широко обсуждается в литературе в связи с вопросами сохранения генетического разнообразия и предотвращения генетической эрозии (Virk et al., 1995; Simianer, 2005). Высказывается мнение о том, что некоторые образцы коллекций дублируют друг друга, а перспективность других образцов невозможно оценить из-за отсутствия соответствующей информации (Van Hintum, Visser, 1995; Lund et al., 2003). Это лишает селекционеров стимула и возможности включить в скрещивания генетически более разнообразный материал, повышая угрозу генетической эрозии и одновременно снижая эффективность селекционного процесса. Отчасти, проблема вызвана тем, что имеющаяся информация об образцах основана на фенотипической оценке. Использование молекулярных маркеров в генетико-селекционных исследованиях свидетельствует о том, что фенотип растения не является достоверным показателем его генетического потенциала (Tanksley et al., 1996; Bernacchi et al., 1997). Применение для анализа генетического разнообразия коллекций методов молекулярного маркирования позволяет классифицировать образцы в соответствии с их коэффициентом генетической оригинальности, который отражает пропорцию редких и часто встречающихся аллелей в конкретном образце (Потокина, Александрова, 2008). Таким образом, можно выявить образцы, содержащие максимальное число редких аллелей, которые наиболее уязвимы с точки зрения генетической эрозии и представляют наибольший интерес для селекции. Экспериментальные исследования свидетельствуют о том, что аллели, которые могли бы ощутимо генетически усовершенствовать современные сорта, встречаются в коллекциях генетических ресурсов с очень низкой частотой (Hyten et al., 2006). Например, из 9153 образцов сои, проанализированных в поисках источника устойчивости к цистообразующей нематоды *Heterodera glycines* Ichinohe, были отобраны только 45 устойчивых образцов; для выявления всего трех образцов, устойчивых к бурой стеблевой гнили сои, потребовалось проанализировать 2060 образцов местных форм (цит. по [Hyten et al., 2006]). Учитывая низкую частоту встречаемости ценных аллелей, мала вероятность добиться усовершенствования сортов, даже если расширить их генетическую базу за счет привлечения в скрещивания сотен местных форм, выбранных случайным образом. В литературе и электронных базах данных накоплена огромная информация о нуклеотидной последовательности генов, контролирующих важнейшие агрономические признаки. Поэтому одной из задач генных банков может быть «прицельный» поиск в коллекциях *ex situ* носителей не только уже опубликованных, но и новых, еще неизвестных аллельных вариантов этих генов с помощью методов молекулярного маркирования для последующего внедрения их в селекционный процесс.

Рациональное использование коллекций мировых генетических ресурсов

За последние шесть лет сотрудниками ВИР было разослано различным пользователям 114910 образцов различного уровня изученности (табл. 9). Кроме того, ВИР является факти-

чески одним из крупных селекционных центров РФ: в Госреестре РФ зарегистрировано 412 сортов и гибридов, 72 из них были включены за последние пять лет.

Таблица 9. Рассылка коллекции ВИР в 2007-2012 гг.

Пользователи	2007	2008	2009	2010	2011	2012	Всего
Селекционные центры (новые образцы)	684	2909	2466	2330	840	2286	11515
Селекционные центры (источники)	1260	1703	2243	2413	1960	2446	12025
Селекционные центры (доноры)	229	131	119	251	346	253	1329
Селекционные центры (коллекция)	3455	4806	4069	4877	4670	3070	24947
НИУ	6757	4787	5363	4148	3757	2255	27067
НИУ Северо-Западного региона	0,00	1835	1621	1006	1281	1160	6903
ВСЕГО по России:	12385	16171	15881	15025	12854	11470	83786
Зарубежные генбанки и НИУ	6741	2531	8225	7070	4202	2355	31124
Всего	19126	18702	24106	22095	17056	13825	114910

Финансовое и нормативно-правовое обеспечение ГРР

В настоящее время мировой генофонд генетических ресурсов растений насчитывает более 7 млн. единиц хранения, на содержание и изучение которого мировым сообществом из различных источников финансирования выделяется ежегодно более 1 млрд. долларов США (FAO, 2010; CGIAR, 2011). Только на содержание и изучение коллекций растений 10 Международных центров, находящихся под эгидой ФАО (в настоящее время данные центры называют «Центры будущих урожаев», в них хранится более 706 тыс. образцов, что только в 2,2 раза больше, чем коллекция ВИР), выделяется из разных источников финансирования более 490 млн. долларов США ежегодно, что составляет 694,48 долларов США на один образец коллекции (CGIAR, 2011).

Ежегодные затраты на пополнение, содержание и изучение одного образца коллекции составляют:

1. CIMMYT – 72,8 млн. долл.: 155129 образцов = 469,29 долл. США;
2. CIP – 33,7 млн. долл.: 16495 образцов = 2043,04 долл. США;
3. ICARDA – 37,0 млн. долл.: 134160 образцов = 275,79 долл. США;
4. IRRI – 74 млн. долл.: 110817 образцов = 667,77 долл. США;
5. ВИР – 184 млн. руб.: 324000 образцов = 568 рублей.

Как пример, структура затрат ICARDA составляет (CGIAR, 2011):

1. Заработная плата – 40%;
2. Обслуживание и расходные материалы – 29%;
3. Сотрудничество – 15%;
4. Командировки – 11%;
5. Непредвиденные расходы – 5%.

О нормативно-правовом статусе коллекции. В большинстве стран мира для решения проблем мобилизации, сохранения, изучения и рационального использования генетических ресурсов растений разработаны национальные стратегии и программы, которые находятся под патронажем государств. В России впервые в мире, благодаря академику Н. И. Вавилову, на научной основе были начаты мобилизация генетических ресурсов растений и комплексное изучение растительного разнообразия с целью создания новых сортов и гибридов и обеспечения населения продовольственными товарами. И, к сожалению, именно в России в настоящее время проблемам сбора, сохранения, изучения и использования генетических ресурсов растений уделяется недостаточное внимание, в то время как именно сегодня все страны придают этой проблеме приоритетный статус. С 2006 г. Российская Федерация стала членом ФАО ООН, с 2009 г. – полноправным членом Европейской кооперативной программы по генетическим ресурсам растений, что дает возможность принимать участие в заседаниях рабочих групп, обсуждать нормативные документы и влиять на политические решения. На уровне Правительства Российской Федерации рассматривается вопрос о ее присоединении к Международному договору о генетических ресурсах растений для продовольствия и сельского хозяйства и многосторонней системе сотрудничества в рамках Договора (ФАО, 2004). В августе 2012 г. наша страна стала членом ВТО. Однако имеющееся национальное законодательство не учитывает многих реалий деятельности в области растительного генетического разнообразия и не позволяет проводить широкое сотрудничество и кооперацию на международном, региональном и национальном уровнях. Членство в этих и других авторитетных международных организациях налагает на государство определенные обязательства, которые необходимо предвидеть, чтобы успешно отстаивать свои национальные приоритеты и интересы.

В первую очередь, это касается законодательных аспектов, в частности, в области деятельности с генетическими ресурсами. В условиях глобализационной интеграции и происходящих изменений требуются коренные изменения государственной политики в области сохранения и использования растительного агробιοразнообразия. Ключевым направлением становятся нормативно-правовые основы, определяющие статус коллекций генетических ресурсов, права собственности на зародышевую плазму растений, условия доступа и обмена генетическими ресурсами растений сельскохозяйственного назначения, получения равных выгод на справедливой основе от их использования. Понимая это, 3 декабря 2009 г. Межпарламентская ассамблея государств-участников стран СНГ приняла в последнем чтении разработанный ГНУ ВИР модельный закон **«О сохранении и рациональном использовании генетических ресурсов культурных растений»**. На основе модельного закона некоторые страны СНГ уже приступили к разработке национального законодательства в области генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей.

Принимая во внимание все вышеизложенное, ГНУ ВИР в 2006 г. в инициативном порядке разработал проект **Национальной программы по генетическим ресурсам культурных растений** для действенной и эффективной координации работ всех научных учреждений, органов государственной власти, совместной разработки и реализации национальной стратегии и политики в области сохранения и рационального использования биологического и хозяйственно ценного потенциала культурных растений и их диких родичей, а также обес-

печения 100% бюджетного финансирования работ по надежному сохранению генетических ресурсов на благо настоящего и будущих поколений.

Проект Национальной программы был рассмотрен и одобрен на заседании Президиума Россельхозакадемии и на заседании Комитета Совета Федерации по аграрно-продовольственной политике от 25 декабря 2006 г. (№26/7), который рекомендовал этот проект для утверждения Правительством РФ с целью эффективной координации деятельности в области генетических ресурсов растений на национальном, региональном и международном уровнях. Кроме того, Комитет Совета Федерации по аграрно-продовольственной политике рекомендовал Правительству РФ подготовить проект федерального закона и иных нормативных правовых актов, регулирующих вопросы сбора, сохранения, изучения и эффективного использования генетических ресурсов культурных растений и доступа к ним.

Первое положение о мировых коллекциях ГРР было разработано институтом и утверждено Президиумом ВАСХНИЛ 9 августа 1933 г. (постановление №374). Основными нормативными документами, регламентирующими весь комплекс научно-технических работ по мобилизации, размножению, сохранению, изучению и рациональному использованию коллекций мировых генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей, являются «Методические указания и пособия». Периодически профильными научными подразделениями института разрабатываются новые и обновляются старые указания и пособия, которые публикуются отдельными изданиями. Так, за последние три года было опубликовано четыре методических указания.

Статус коллекций института также прописан в его Уставе, п.4. «Институт является национальным центром мировых генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей, которые сохраняются в генбанке института в виде коллекций общероссийского статуса, представленных семенами, клубнями, луковицами, черенками, культурой ткани, нуклеиновыми кислотами, а также насаждениями многолетних культур. Коллекция генетических растительных ресурсов института – одна из крупнейших в мире и богатейших по ботаническому, генетическому, географическому и экологическому разнообразию входящих в нее образцов. Она является собственностью России и национальным достоянием страны. Институт – главный ее создатель, держатель и хранитель».

В связи с новыми мировыми реалиями и современными глобальными тенденциями в области сбора и сохранения генетических ресурсов ГНУ ВИР в 2010 г. разработал новое «Положение о коллекциях ГНУ ВИР». С целью упорядочения деятельности с растительным разнообразием сельскохозяйственного назначения, сосредоточенным в различных коллекциях институтов системы Россельхозакадемии, осуществления координации между их держателями и установления эффективного сотрудничества, институт также разработал «Положение о российских коллекциях генетических ресурсов растений». В нем представлены категории коллекций, соподчинение между ними, права и обязанности их держателей. Оба Положения были утверждены Президиумом Россельхозакадемии 6 октября 2010 г. (протокол №9).

Институтом также разработан проект Федерального закона «О генетических ресурсах растений и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации» во исполнение поручений Президента Российской Федерации Д. А. Медведева от 30 октября 2011 г. № Пр3232 и Председателя Правительства Российской Федерации В. В. Путина от 3 ноября 2011 г. № ВП-П11-7761 и в соответствии с Конвенцией о биологическом разнообразии от 5 июня 1992 г. После согласования проекта закона с профильными министерствами министр МСХ РФ Н. В. Федоров в ноябре 2012 г. внес данный законопроект на рассмотрение в Правительство Российской Федерации.

Проект Национальной программы вместо заключения (Гаевская, 2007)

В настоящее время большинство стран мира, понимая стратегическую важность ГРР, разработали и реализуют национальные программы по их сохранению и использованию. Большинство из них сформированы с учетом национальных законодательств и на основе тех международных документов, которые были разработаны совместными усилиями, в тесном сотрудничестве ученых и специалистов разных стран. К таким документам, помимо выше указанных, относятся: «Глобальная стратегия сохранения растений» (одобрена Решением V/9 Конференцией сторон КБР, 2002 г.), «Европейская стратегия сохранения растений» (утверждена Советом Европы в 2001 г.), «Боннские руководящие принципы по доступу к генетическим ресурсам и совместному использованию на справедливой и равной основе выгод от их применения» (одобрены Секретариатом КБР в 2001 г.) и др.

В нашей стране проблема государственной важности по сохранению и рациональному использованию ГРР до сих пор решается в рамках отраслевой научно-технической программы Россельхозакадемии. В связи с этим работа с генетическими ресурсами растений не имеет должной координации на государственном межведомственном уровне, не обеспечена необходимым объемом бюджетного финансирования. Требуется срочное обновление и модернизация материально-технической базы (научная приборная база, оборудование для хранения образцов в контролируемых условиях среды, малогабаритная сельскохозяйственная техника для репродукции коллекционных образцов и обработки многолетних насаждений). Работа по сохранению ГРР не обеспечена достаточным количеством научно-технического персонала из-за низкой заработной платы. Не обеспечена должным образом безопасность коллекций многолетних полевых и плодово-ягодных культур, что способствует невосполнимому хищению ценнейшего коллекционного материала. Проблема усугубляется недостаточной защищенностью ГРР российским законодательством.

Работа по сохранению ГРР ориентирована на государственную финансовую поддержку и не вписывается в рыночную экономику. Накопившиеся за время экономического спада проблемы в области сбора, сохранения, изучения и использования ГРР существенно превышают выделяемые государством финансовые средства для их решения. Идет процесс постепенной утраты национального достояния страны, накопленного предыдущими поколениями, распада отечественной школы по работе с ГРР. Это может отрицательно сказаться на различных сторонах экономической, социальной, культурной и хозяйственной деятельности и, прежде всего, на продовольственной и экологической безопасности России.

Учитывая стратегическую важность ГРР и принимая во внимание специфические особенности их сбора, сохранения, изучения и устойчивого использования, России необходимо иметь Национальную программу по ГРР культурных растений и их диких родичей. Научным фундаментом программы должно быть учение Н. И. Вавилова о мобилизации, сохранении, изучении и использовании ГРР, а основой механизмов реализации – все основополагающие международные принципы деятельности и мероприятия, разработанные и утвержденные мировым сообществом.

Программа призвана:

- вывести проблемы сбора, надежного сохранения и рационального использования ГР культурных растений и их диких родичей на государственный уровень, привлечь внимание ответственных лиц законодательной и исполнительной власти к решению этих проблем, придать им статус общегосударственной политики;

- скоординировать действия государственных учреждений разной ведомственной принадлежности, коммерческих структур по сохранению, расширению и использованию ГРР;

- сконцентрировать финансовые и трудовые ресурсы для наиболее эффективной деятельности в области ГРР, создания необходимых условий для успешного развития направлений по сохранению и рациональному использованию культурных растений и их диких родичей;
- способствовать привлечению научного и научно-технического потенциала страны к решению проблем в области ГРР;
- развивать и совершенствовать законодательно-нормативную базу организационно-административные и финансово-экономические механизмы в области сохранения, использования ГРР и доступа к ним;
- способствовать дальнейшей интеграции России в международную систему, работающую с ГРР.

Программа направлена на:

- эффективное сохранение и рациональное использование ГРР; сохранение селекционных достижений России, в частности сортов народной селекции, как культурно-исторического наследия общества;
- формирование базы исходного материала для стабильного развития отечественной селекции растений, проведения фундаментальных исследований в различных областях науки, подготовки специалистов высшей квалификации;
- создание научно-технической, технологической и материальной базы для растениеводства и селекции с целью повышения качества и разнообразия продуктов питания и получения новых видов сырья для агропромышленного комплекса;
- формирование единого информационного пространства по генетическим ресурсам растений, доступного широкому кругу пользователей;
- создание условий для интеграции в мировой процесс по сохранению генетических ресурсов культурных растений с соблюдением интересов России.

Стратегическая цель программы:

Надежное сохранение, обогащение, изучение и бережное использование разнообразия генетических ресурсов растений и их диких родичей для обеспечения продовольственной, биоресурсной, экологической безопасности страны, стабильного удовлетворения потребностей населения в высококачественных продуктах питания, устойчивого развития экологически безопасного сельского хозяйства, укрепления кормовой базы, создания новых видов сырья для промышленности.

Основные стратегические задачи:

- Развитие и совершенствование законодательно-нормативной базы в области сохранения, использования ГРР, доступа к ним и получения равных выгод.
- Разработка и применение нормативно-правовой и методической документации в области сбора, сохранения, изучения, документирования и использования ГРР.
- Строительство и реконструкция сооружений, создание и модернизация материально-технической, научной и технологической базы для эффективного сохранения, изучения и использования ГРР.
- Мониторинг и инвентаризация генетического разнообразия культурных растений и их диких родичей в России (степень генетической эрозии, количество и качество сохранения в условиях *ex situ* и *in situ*, приоритет сохранения и др.).
- Развитие и реализация государственной стратегии мобилизации ГРР для приоритетных направлений селекции, расширения видового состава культурной флоры страны, создания устойчивых и продуктивных агроценозов.
- Разработка и реализация национальной стратегии и политики *ex situ* и *in situ* сохранения культурных растений и их диких родичей для обеспечения благосостояния страны.
- Развитие фундаментальных и прикладных исследований для рационального использования ГРР.

- Создание универсальной, гибкой, устойчивой и открытой для своего развития информационно-аналитической системы с широкими коммуникационными возможностями в области работы с ГРР.
- Управление генетическими ресурсами растений и оптимальное использование их хозяйственно ценного потенциала для создания надежной отечественной продовольственной и сырьевой базы.
- Координация деятельности НИУ России для оптимизации работ по сохранению ГРР на национальном и международном уровнях.
- Подготовка квалифицированных специалистов для работы с ГРР.
- Формирование общественного сознания и информированности общества о значимости ГРР.
- Осуществление широкого международного сотрудничества и координация деятельности в области сбора, сохранения, изучения и использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей.

Национальная программа сохранения и рационального использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей рассчитана на долгосрочную перспективу и включает в себя следующие основные направления, которые соответствуют 8 проектам.

1. Мониторинг сохраняемого *ex situ* и *in situ* разнообразия генетических ресурсов растений на территории России.
2. Мобилизация ГРР для пополнения генбанка страны.
3. Надежное сохранение ГРР на экосистемном, популяционно-видовом, организменном уровне, а также на уровне органов и частей растений, геномных ДНК, отдельных генов и их частей, факторов регуляции генной экспрессии в условиях *ex situ* и *in situ*.
4. Изучение и рациональное использование ГРР.
5. Создание всероссийского унифицированного банка данных генетических ресурсов растений и их диких родичей и информационно-поисковых систем для управления информационными базами и коллекциями *ex situ*.
6. Кадровое обеспечение в области ГРР.
7. Координация деятельности на национальном уровне и международное сотрудничество.
8. Формирование общественного сознания и повышение информированности общества об экономической, стратегической, культурной и социальной значимости ГРР.

Создание и утверждение на государственном уровне Национальной программы особенно актуально в связи с процессами глобализации и международной интеграции, стремительным развитием науки и техники, появлением новейших технологий, ускорением процессов генетической эрозии, изменением климата, обострением конкурентной борьбы между странами за внедрение на мировой рынок, решением общих глобальных проблем совместными усилиями и наиболее эффективными способами.

Главная идея Национальной программы – разработка мер государственного и негосударственного характера с целью устранения негативных тенденций и создания наиболее оптимальных условий для гарантированного сохранения генетических ресурсов в условиях *ex situ* и *in situ*, развития фундаментальных и прикладных исследований в области агробиоразнообразия, устранения дублирования деятельности, повышения возможностей мобилизации ценного растительного разнообразия, увеличения национального генофонда за счет проведения целенаправленных экспедиционных сборов на территории России и зарубежных стран, а также международного обмена, эффективного и рационального использования биоресурсов с применением новых технологий и научных достижений. Национальная программа будет способствовать осуществлению эффективной координационной деятельности в стране в области растительных ресурсов и созданию партнерских взаимоотношений между

различными государственными и частными учреждениями и организациями, обладающими различными коллекциями *ex situ* генетических ресурсов растений. Разработанные в рамках Национальной программы национальная стратегия и политика в области растительного разнообразия культурных растений позволят России на равных правах принимать участие в формировании и утверждении новых международных соглашений, правил и рекомендаций в данной области, включая вопросы доступа к генетическим ресурсам и получения выгод от их использования, а также осуществлять широкое взаимовыгодное международное сотрудничество и региональную кооперацию, соблюдая национальные интересы.

Таким образом, Национальная программа по генетическим ресурсам культурных растений и их диких родичей Российской Федерации представляет собой основное средство и главный механизм для достижения целей мобилизации, сохранения и рационального использования компонентов агробиоразнообразия, с помощью которого будет выполняться подавляющая часть деятельности на национальном и международном уровнях. Национальная программа является составной частью Национальной Стратегии и Национального Плана действий сохранения биоразнообразия России.

Список литературы

- Вавилов Н. И. Современные задачи сельскохозяйственного растениеводства // С.-х. вестник Юго-Востока. 1917. № 19/21. С. 3–10.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (1920) // Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 10–22.
- Вавилов Н. И. Новейшие успехи в области теории селекции. М.: Кооп. Изд-во, 1923. 16 с.
- Вавилов Н. И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений (1927) // Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. С. 135–146.
- Вавилов Н. И. Географическая изменчивость растений // Научное слово. 1928. № 1. С. 23–33.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. 32 с.
- Вавилов Н. И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина (1940) // Избр. Произведения. 1967. Т.1. С. 303–327.
- Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы (1935) // Теоретические основы селекции растений. М.: Наука, 1987. С. 215–408.
- Вавилов Н. И. Пшеница // Мировые ресурсы хлебных злаков. М.-Л.: Наука, 1964. С. 14–100.
- Вавилов Н. И. Научное наследство. Николай Иванович Вавилов. Из эпистолярного наследия 1911–1928 гг. М.: Наука, 1980. Т. 5. 428 с.
- Гаевская Е. И. Вместо предисловия // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 164. С. 4–10.
- Дзюбенко Н. И. К оценке генетической эрозии экономически значимых дикорастущих видов бобовых растений на обследованных территориях Азербайджана и Грузии // Междунар. науч.-практ. конф. "Генет. ресурсы культ. растений". СПб., 2001. С. 24–26.
- Дзюбенко Н. И., Поточкина Е. К. Деятельность генных банков в целях мониторинга и предотвращения наиболее опасных последствий генетической эрозии // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2009. Т.166. С. 381–388.
- Дзюбенко Н. И. Вавиловская коллекция культурных растений: история и современность // Сб. «Сохранение биологического разнообразия России – основа устойчивого развития науки и наукоемких технологий» М.: ГНУ ВСТИСП Россельхозакадемии, 2011. С. 80–109.
- Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций // Журнал общей биологии. 1948. Вып. 9. №3. С. 169–178.
- Есаков В. Д. Николай Иванович Вавилов: страницы биографии. М.: Наука, 2008. 287 с.
- Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз). Кишинев: Штиинца, 1980. 588 с.
- Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. 767 с.

- Жученко А. А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М.: Агрорус, 2001. Т.1–2. 1488 с.
- Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). М.: Агрорус, 2004а. Т.1–2. 1156 с.
- Жученко А. А. Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика). М.: Агрорус, 2004б. т.1–2. 1109 с.
- Жученко А. А. Генетическая природа адаптивного потенциала возделываемых растений // Идентифицированный генофонд и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 36–102.
- Жуковский П. М. Мировой генофонд для селекции. Л.: Наука, 1970. 88 с.
- Жуковский П. М. Эндемичные микрогенцентры дикорастущих видов, генетически родственных культурным // Избранные труды. Л.: Агропромиздат, 1985. С.185–191.
- Лоскутов И. Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2009. 274 с.
- Мальцев А. И. Изучение возделываемых растений, как основа развития отраслей сельского хозяйства // СПб., 1908. 78 с. (Тр. по прикл. бот. т.1, №5/6, прил.1).
- Мережко А. Ф. Проблемы доноров в селекции растений. СПб.: ВИР, 1994. 112 с.
- Мережко А. Ф. Принципы поиска, создания и использования доноров ценных признаков в селекции растений. // Идентифицированный генофонд и селекция. СПб.: ВИР. 2005. С. 189–205.
- Мирзоян Э. Н. Николай Иванович Вавилов и его учение//М.: Наука. 2007. 178 с.
- Николаев А.А. Динамика разнообразия яровых мягких пшениц Западной и Восточной Сибири по глиадинкодирующим локусам за вековой период селекции. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 24 с.
- Потокина Е. К., Александрова Т. Г. Коэффициенты генетической оригинальности образцов коллекции вики посевной (*Vicia sativa* L.) по результатам молекулярного маркирования // Генетика. 2008. Т. 44. вып. 11. С. 1508–1516.
- Регель Р. Э. Организация и деятельность Бюро по прикладной ботанике за первое двадцатилетие его существования // Тр. по прикл. бот. и сел. 1915. Т. 8. № 4–5. С. 327–367.
- Синская Е. Н. Историческая география культурной флоры. Л.: Колос, 1969. 480 с.
- Синская Е. Н. Экологическая система селекции кормовых культур. Л.: ВИР. 1933. Прил. 62. 43 с.
- Фляксбергер К. А., Регель Р. Э. К вопросу о возделывании разновидностей хлебов в смеси // Тр. по прикл. бот. и сел. 1922. Т. 12. № 1. С. 3–24.
- Bernacchi D., Beck-Bunn T., Emmatty D. et al. Advanced backcross QTL analysis of tomato. II. Evaluation of near-isogenic lines carrying single-donor introgressions for desirable wild QTL-alleles derived from *Lycopersicon hirsutum* and *L. pimpinellifolium* // Theor. Appl. Genet. 1997. V. 97. P. 170–180.
- Buckler E. S., Thornsberry J. M., Kresovich S. Molecular diversity, structure and domestication of grasses // Genetics Research. 2001. V. 77. P. 213–218.
- Burger J., Chapman M., Burke J. Molecular insights into the evolution of crop plants // American Journal of Botany. 2008. V. 95. N. 2. P.113–122.
- CGIAR, 2011. Financial report 2011. 60 p.
- Christiansen M. J., Andersen S. B., Ortiz R. Diversity changes in an intensively bred wheat germplasm during the 20th century // Mol. Breed. 2002. V. 9. P.1–11.
- Doebley J. The genetics of maize evolution // Annu. Rev. Genet. 2004. V. 38, P. 37–59.
- Doebley J. F., Gaut B. S., Smith B. D. The molecular genetics of crop domestication // Cell. 2006. V. 127. P. 1309–1321.
- Donini P., Law J. R., Koebner R. M. D. et al. Temporal trends in the diversity of UK wheat // Theor. Appl. Genet. 2000. V. 100. P. 912–917.
- Esquinas-Alcazar J. Protecting crop genetic diversity for food security: political, ethical and technical challenges // Nature Reviews Genetics. 2005. V. 6. P. 946–953.
- FAO. The Second Report on State of the World's plant genetic resources for food and agriculture. Rome., FAO, 2010. 371 p.
- Frary A., Nesbitt T. C., Grandillo S. et al. fw2.2: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size // Science. 2000. V. 289. P. 85–88.

- Fu Y. B., Peterson G. W., Richards K. W. et al.* Allelic reduction and genetic shift in the Canadian hard red spring wheat germplasm released from 1845 to 2004 // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 110. P. 1505–1516.
- Gizlice Z., Carter T. E. Jr., Burton J. W.* Genetic diversity in North American soybean // *Crop Sci.* 1994. P. 34. P. 1143–1151.
- Harlan J. R.* Crops and man. Wisconsin, 1975. 295 p.
- Harlan J. R.* Gene centers and gene utilization in American agriculture. // C. W. Yeatman, D. Kafton, G. Wilkes. *Plant Genetic Resources: A Conservation Imperative AAAS Selected Symposium 87.* Boulder: Westview Press, 1984. P. 111–129.
- Huang X., Wolf M., Ganai M. et al.* Did modern plant breeding lead to genetic erosion in European winter wheat varieties? // *Crop Sci.* 2007. V. 47. P. 343–349.
- Hyten D. L., Song Q., Zhu Y. et al.* Impacts of genetic bottlenecks on soybean genome diversity // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.* 2006. V. 103. P. 16666–16671.
- Khlestkina E., Varshney R. K., Röder M. et al.* A comparative assessment of genetic diversity in cultivated barley collected in different decades of the last century in Austria, Albania and India by using genomic and genic simple sequence repeat (SSR) markers // *Plant Genetic Resources.* 2006. V. 4. P. 125–133.
- Li C., Zhou A., Sang T.* Rice domestication by reducing shattering // *Science.* 2006. V. 311. P. 1936–1939.
- Lund B., Ortiz R., Skovgaard I. M. et al.* Analysis of potential duplicates in barley genebank collections using re-sampling of micro-satellite data // *Theor. Appl. Genet.* 2003. V. 106. P. 1129–1138.
- Mackay I., Powell W.* Methods for linkage disequilibrium mapping in crops // *Trends Plant Sci.* 2006. V. 12. P. 57–63.
- Manifesto M. M., Schlatter A. R., Hopp H. E. et al.* Quantitative evaluation of genetic diversity in wheat germplasm using molecular markers // *Crop Sci.* 2001. V. 41. P. 682–690.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeiers C. G., da Fonseca G. A., Kent J.* // *Nature.* 2000. V. 403. P. 853–858.
- Parmesan C., Yohe G.* A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature.* 2003. V. 421. P. 37–42.
- Paterson A. H.* What has QTL mapping taught us about plant domestication? // *The New Phytologist.* 2002. V. 54. P. 592 – 608.
- Prada D.* Molecular population genetics and agronomic alleles in seed banks: searching for a needle in a haystack? // *Journal of Experimental Botany.* 2009. Vol. 60. No. 9. P. 2541–2552.
- Reif J. C., Zhang P., Dreisigacker S. et al.* Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 110. P. 859–864.
- Rogers D.* Genetic erosion: no longer just an agricultural issue // *Native Plants.* Fall. 2004. P. 113–122.
- Roussel, V., J. Koenig, Beckert M., and F. Balfourier.* Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes // *Theor. Appl. Genet.* 2004. V. 108. P. 920–930.
- Russell J. R. et al.* A retrospective analysis of spring barley germplasm development from 'foundation genotypes' to currently successful cultivars // *Molecular Breeding.* 2000. V. 6. P. 553–568.
- Simianer H.* Use of molecular markers and other information for sampling germplasm to create an animal genebank // For the conservation of crop germplasm in FAO. The role of biotechnology for the characterisation and conservation of crop, forest, animal and fishery genetic resources in developing countries. Background Document to Conference 13 of the FAO Biotechnology Forum. 2005. <http://www.fao.org/biotech/C13doc.htm>.
- Tanksley S. D., McCouch S. R.* Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild // *Science.* 1997. V. 22. No. 277. P. 1063–1066.
- Tanksley S. D., Nelson J. C.* Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 92. P. 191–203.
- Tatum L. A.* The southern corn leaf blight epidemic // *Science.* 1971. P. 1113–1116.
- Thornsberry J. M., Goodman M. M., Doebley J. et al.* *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time // *Nature Genetics.* 2001. V. 28. P. 286–289.
- Van Hintum, T. J. L. & Visser, D. L.* Duplication within and between germplasm collections. II. Duplication in four European barley collections // *Genet. Resour. Crop Evol.* 1995. V. 42. P. 135–145.

- Virk P. S., Ford-Lloyd B. V., Jackson M. T.* The use of RAPD for the study of diversity within plant germplasm collections // *Heredity*. 1995. V. 74. P. 170–179.
- Wang R., Stec A., Hey J. et al.* The limits of selection during maize domestication // *Nature*. 1999. V. 398. P. 236–239.
- Wright S. I., Gaut B. S.* Molecular population genetics and the search for adaptive evolution in plants // *Mol. Biol. Evol.* 2005. V. 22. P. 506–519.
- Xiong L., Liu K., Dai X. et al.* Identification of genetic factors controlling domestication-related traits of rice using an F2 population of a cross between *Oryza sativa* and *O. rufipogon* // *Theoretical and Applied Genetics*. 1999. V. 98. P. 243–251.

СТРАТЕГИЯ И ТАКТИКА МОБИЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ЗЕРНОБОБОВЫХ В КОЛЛЕКЦИЮ ВИР НА РУБЕЖЕ XX–XXI ВЕКОВ¹

**М. А. Вишнякова, Т. Г. Александрова, Т. В. Буравцева, С. В. Булынецв,
М. О. Бурляева, Г. П. Егорова, Е. В. Семенова, И. В. Сеферова, И. И. Яньков**
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: m.vishnyakova@vir.nw.ru

Резюме

В статье приводятся теоретические обоснования и практические результаты привлечения в коллекцию генетических ресурсов зернобобовых за первое десятилетие 21-го века. Главным принципом мобилизации материала с вавиловских времен остается необходимость представленности в коллекции максимального фено-, гено- и экотипического внутривидового и межвидового разнообразия зернобобовых. С учетом актуальных требований настоящего времени и агроклиматического потенциала страны за 10 лет в коллекцию привлечено 4613 образцов: местных и селекционных сортов с известными свойствами, а также диких родичей из разных регионов страны и из зарубежья. Приоритет имеет материал, необходимый для удовлетворения актуальных направлений отечественной селекции. Особенностью данного периода является мобилизация большого числа диких видов – родичей зернобобовых, собранных в многочисленных экспедициях, в том числе с участием сотрудников отдела. Приводится обзор новых поступлений в коллекцию по культурам.

Ключевые слова: генетические ресурсы зернобобовых, коллекция, мобилизация, разнообразие, выписка, экспедиции, источники ценных признаков, дикие виды.

STRATEGY AND TACTICS OF GRAIN LEGUMES GENETIC RESOURCES MOBILIZATION IN VIR COLLECTION AT THE TURN OF XX–XXI CENTURIES

**M. A. Vishnyakova, T. G. Aleksandrova, T. V. Buravtseva, S. V. Bulyntsev, M. O. Burlyaeva,
G. P. Egorova, E. V. Semenova., I. V. Seferova, I. I. Yankov**
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: m.vishnyakova@vir.nw.ru

Summary

The article presents the theoretical foundations and practical results of mobilization of the material in the collection of genetic resources of grain legumes in the first decade of the 21st century. The main principle of the mobilization of material from the Vavilov time is representation in the collection of maximal phenotypic and genotypic diversity, as well as intra- and interspecies ecotypic diversity. For 10 years 4613 accessions have been introduced in the collection: local and breeding varieties with known properties, as well as wild relatives from different parts of the country and from abroad. Priority has the material valuable for domestic breeding. A feature of this period is the mobilization of a large number of wild relatives gathered in numerous expeditions, including those involving employees of the department. A review of recent acquisitions to the collection of the crops is given.

Key words: genetic resources, grain legumes, collection, mobilization, diversity, exchange, expedition missions, the sources of valuable traits, wild species.

Коллекция генетических ресурсов зернобобовых культур и их диких родичей в настоящее время содержит более 46 тыс. образцов. По ботаническому составу это представители 15 родов 203 видов из сем. *Fabaceae* Lindl. По статусу образцов более 20% коллекции –

¹ Часть экспедиционных обследований была поддержана грантами РФФИ: 08-04-10138-к; 09-04-00574-а; 10-04-10073-к; 11-04-10068-к.

селекционные сорта, около 20% – селекционный материал, 44 % – местные сорта, 9% – представители дикой флоры и 6% образцов с неопределенным статусом. Наличие большого числа местных сортов выделяет нашу коллекцию из коллекций мировых генбанков, делая ее уникальной. Известно, что народная селекция зачастую использовала и создавала ценный генофонд, который и поныне может служить источником адаптивности, устойчивости к патогенам и неблагоприятным факторам среды.

За первое десятилетие 21-го века в коллекцию привлечено 4613 образцов. Со времен Н. И. Вавилова приоритетами привлечения образцов в коллекцию были принципы пригодности их для отечественной селекции («ценнейший практический материал») и представленности максимального фено-, гено- и экотипического внутривидового и межвидового разнообразия (Вавилов, 1962).

Учитывая современные реалии развития общества, а именно постоянно возрастающую потребность в качественных продуктах питания, урбанизацию и ухудшающееся состояние окружающей среды, переход сельского хозяйства от химико-техногенного интенсивного пути развития к экологически ориентированному, необходимость более полного освоения биоклиматического потенциала страны и т. д., привлечение нового материала в коллекцию зернобобовых культур должно ориентироваться на следующие приоритеты его использования в глобальном и национальном масштабах:

- обеспечение пищевой безопасности страны;
- развитие новых пищевых технологий;
- рационализацию кормопроизводства;
- создание экологически устойчивого сельского хозяйства;
- расширение ареалов возделывания культур;
- введение в культуру новых видов (Вишнякова и др., 2010).

В коллекцию привлекается материал, в первую очередь необходимый для удовлетворения актуальных направлений отечественной селекции. Это местные и селекционные сорта с известными свойствами, а также дикие родичи из разных местообитаний для максимальной полной представленности фенотипического, экотипического и генотипического разнообразия генофонда зернобобовых.

Способы пополнения коллекции разнообразны. Это экспедиционные сборы на территории России и зарубежных стран, обмен с другими генбанками, выписка материала из селекционных центров и других отечественных и зарубежных НИУ, компаний и фирм, личные контакты с селекционерами, а также создание собственных сортов и селекционного материала – источников хозяйственно ценных признаков, доноров, линий, гибридов.

Для целей мобилизации нового материала используются различные источники информации:

- 1) базы данных мировых генетических банков;
- 2) отечественные и зарубежные публикации, включая каталоги, делектусы, монографии, статьи;
- 3) отчеты научных сотрудников об экспедиционных обследованиях и о зарубежных поездках;
- 4) личные сообщения селекционеров и генетиков и т. п.

Расширяются связи отдела не только с официальными держателями коллекций генетических ресурсов – государственными и частными генбанками, но и с неправительственными организациями, заинтересованными в сборе и сохранении биоразнообразия, а также в пропаганде необходимости этих процессов для человечества. В качестве примеров можно привести международную и региональную (Баден–Вюртенберг, Германия) организацию “Slow Food”; общину фермеров, занимающихся органическим земледелием в этой же области Германии; ирландскую организацию “Seed Savers”; белорусскую общественную организацию, занимающуюся сбором и сохранением стародавних традиционных сортов фасоли Беларуси, национальные госсортосети Эстонии, Беларуси, Казахстана и др.

Эти связи способствуют поступлению в коллекцию местного материала, несущего порой ценные гены адаптивности, а также представляющего собой уникальные образцы мировой земледельческой культуры – неотъемлемые элементы истории, семейных традиций и менталитета населения того или иного региона мира.

Сбор материала из дикой флоры, осуществляемый с непосредственным участием сотрудников отдела, в том числе за счет грантов РФФИ, за последние годы производился на обширных территориях Российской Федерации, начиная с Северо-Западного региона и заканчивая Дальним Востоком, включая такие флористически богатые районы, как Алтай, Северный Кавказ, Средний и Южный Урал, Приморский и Хабаровский края, а также сопредельные территории Северо-Восточного Китая.

Ряд экспедиций, проводимых с участием сотрудников отдела, имели целью сбор кормовых растений.

Цикл экспедиций был посвящен сборам представителей трибы *Vicieae* (Adans.) Bronn. сем. *Fabaceae* Lindl., которые составляют около половины коллекции, сохраняемой в отделе генетических ресурсов зернобобовых культур. Этим экспедициям предшествовал анализ региональных флор и гербариев БИН РАН (LE) и ВИР (WIR), выявивший, что в целом ряде мест предполагаемых сборов произрастают раритетные, отсутствующие в коллекции виды трибы Виковых. Поэтому основными целями для проведения экспедиций стали сбор семенного материала для пополнения коллекции, умножение ее видового разнообразия и вовлечение представителей собранных видов в фундаментальные исследования, проводимые в отделе генетических ресурсов зернобобовых ВИР (Вишнякова и др., 2010). Необходимость сборов максимального разнообразия представителей трибы определялась также тем, что в ее пределах имеются очень полиморфные виды с большой пластичностью и изменчивостью признаков, вызывающие трудность при определении. К таким видам, в частности, относятся некоторые представители родов *Lathyrus* L. и *Vicia* L.

В результате обследования обширной территории Южного Урала, являющегося убежищем третичной флоры для ряда эндемичных видов трибы Виковых, в 2008 г. собраны семена 77 образцов: 7 видов *Lathyrus* и 8 видов *Vicia*, в том числе эндемиков Урала – *V. nervata* Sipl. и *L. litvinovii* Pjin, включенных в Красную книгу Челябинской области. Маршрут экспедиции составил 2000 км (Вишнякова и др., 2009).

Экспедиция 2009 г. обследовала 25 пунктов четырех административных районов Северного Кавказа по маршруту в 1500 км, собрала семена и гербарий 67 образцов представителей трибы *Vicieae*: 9 видов *Lathyrus* и 13 видов *Vicia*, из которых 9 отсутствовали ранее в коллекции ВИР (Бурляева, Сеферова и др., 2010).

В Приморском крае в 2010 г. на маршруте в 2500 км, включившем 89 пунктов 15 административных районов, собраны представители 6 видов *Lathyrus* и 10 видов *Vicia*, из которых 10 ранее отсутствовали в коллекции или были представлены единичными образцами.

Экспедиция 2011 г. преодолела маршрут в 5000 км, проходивший по территории 7 административных районов Хабаровского и 4 Приморского краев, а также на протяженности пути в 2000 км по Хейлундзянской провинции Китайской Народной Республики. Был собран гербарий 119 и семена 64 образцов всех встретившихся на маршруте представителей трибы Виковых: 5 видов *Lathyrus* и 10 видов *Vicia*, из которых 9 ранее отсутствовали в коллекции, 2 были представлены единичными образцами. В этом регионе собрано самое большое число представителей так называемых «оробоидных» видов, необходимых для решения спорных вопросов систематики трибы.

В 2011 г. также провели экспедиционное обследование высокогорных районов Дагестана. В ходе экспедиции обследовано 26 местообитаний в 13 административных районах Республики. В 11 пунктах собрано 19 образцов семян 10 видов трибы *Vicieae* и *Cicereae* Alefeld.: 3 видов *Lathyrus*, 4 видов *Vicia*, вида *Vavilovia formosum* (Stev.) Fed. и вида *Cicer minutum* L. Часть собранных видов: *L. miniatus*, *V. abbreviata*, *C. minutum* Boiss. et Hohen., *V. formosa* (Steven) Fed. – эндемы Кавказа, причем вавиловия красивая и нут крошечный внесе-

ны в Красную книгу России (Муртазалиев, 2008; Попов, 2008). Два последних вида очень редко встречаются в природе и были найдены участниками экспедиции в новых местообитаниях (Муртазалиев и др., 2012).

В итоге перечисленных экспедиций в коллекцию включено более 500 образцов – представителей не менее 30 видов, ряд которых отсутствовал в коллекции ВИР. Ценность собранного материала определяется и редкостью некоторых эндемичных, реликтовых и исчезающих видов.

Приведем краткий обзор новых поступлений в коллекцию за первое десятилетие 21-го века по культурам.

Горох. Динамика пополнения коллекции гороха новыми образцами достаточно высока. Только за последние три года в постоянный каталог добавилось около 300 образцов, поступивших из 30 стран мира. Идет обмен источниками ценных для селекции признаков с генбанками из Канады (Plant Gene Resources of Canada), Латвии (Latvian Gene Bank), Австралии (CLIMA – Centre for Legumes in Mediterranean Agriculture), Швейцарии (International Seed Testing Association), Франции (INRA – Institut National de Recherche Agronomique) и т. д. Есть поступления из селекционных учреждений Украины и Беларуси. Больше всего зарубежных образцов получено из Международного Центра Аридного Земледелия – ICARDA (International Centre for Agriculture Research in the Dry Areas), Сирия. Имеются поступления из международных экспедиций, проводимых с участием ВИР. Так, по 10 дикорастущих образцов получено в результате российско-японской экспедиции в горные районы Таджикистана и международной экспедиции в Армению.

По результатам оценки материала выделены образцы с высокой семенной продуктивностью, высокой продуктивностью зеленой массы, многоплодностью. Большое разнообразие материала наблюдалось по признакам: содержание белка в семенах, размер семян, длина и ветвистость стебля, тип роста, продолжительность периода вегетации (Семенова, Соболев, 2009).

Последние поступления в коллекцию образцов зернового направления использования представлены преимущественно селекционными сортами и линиями отечественной селекции.

Российские селекционеры уже не одно десятилетие уделяют большое внимание получению сортов с неосыпающимися семенами, что позволяет уменьшать потери урожая при уборке. Поэтому большинство поступивших сортов российской селекции имеют данный признак. Часть из них, такие как Благовест (к-9413), Стоик (к-9278), Ортюм (к-9279), Красноус (к-9412) и др. обладают еще одним хозяйственно ценным признаком – усатым (безлисточковым) типом листа. Этими же свойствами обладает украинский сорт Камертон (к-9411). Из зарубежных поступлений выделяются высокобелковые образцы из Австралии (к-9392, 9393) и Индии (к-9339, 9395), высокоурожайный сорт Neve (к-9346) из Франции и др.

Овощные сорта, наоборот, поступают в основном из-за рубежа. Из Австралии получены два образца – люпиноиды, устойчивые к комплексу грибных болезней: к-9205 и к-9241. Из Швейцарии поступил раннеспелый, низкорослый, усатый, многоплодный образец к-9323, из Франции – крупносемянный сорт Lark (к-9371), из Сирии – скороспелый, усатый, многоплодный к-9318 и т. д. Также интересны сахарные сорта с неосыпающимися семенами из Украины – Добрыня (к-9400) и Зеленый цукат (к-9401), в том числе сорт Овочеве диво (к-9402) с усатым типом листа и неосыпающимися семенами. Овощные сорта российской селекции с высокими вкусовыми качествами, такие как Екатерининский овощной (к-9372), многоплодные Парус (к-9350), Дружный (к-9351), Исток (к-9353), Веста (к-9352), в последние годы поступают в коллекцию ВИР крайне редко. Следует с сожалением отметить, что из списка сортов гороха в Государственном реестре селекционных достижений в коллекции ВИР отсутствуют 26 зерновых сортов и 64 овощных.

Многие образцы гороха кормового направления использования из последних поступлений также отличаются неосыпающимися семенами и усатым типом листа, такие как Алла (к-9276), Наташа (к-9277), Ольбеж (к-9317), Борей (к-9385). Из зарубежных сортов интерес

представляют крупносемянный образец WL-2655 (к-9312) с массой 1000 семян 400 г, поступивший из Швеции, образец к-9192 из Португалии с очень крупными бобами без пергаментного слоя, высокобелковый образец к-9390 из Австралии с усатым типом листа и высокобелковые образцы с обычным типом листа: к-9398 из Ирана и канадский сорт Kalaon (к-9399).

В связи с возрастающим интересом к дикому виду гороха *Pisum fulvum* Sibth. et Smith. как источнику устойчивости к аскохитозу, зерновке и мучнистой росе (Лазарева, Бобков, 2010) мы стараемся увеличить его представленность в коллекции. Выписано 10 образцов из ICARDA. Поддержание и размножение образцов осуществляется в закрытом грунте в Пушкине. Однако из-за трудности размножения семян мы не можем пока перевести их в постоянный каталог.

Соя. За последние 10 лет коллекция сои ВИР пополнилась более чем на 600 образцов. Материал поступил из 32 стран и представлен в основном селекционными сортами и в несколько меньшем количестве селекционным материалом и дикорастущими видами.

Из зарубежных поступлений наибольшее число образцов составляет материал из Украины (из Института растениеводства им. В.Я. Юрьева УААН и относящейся к нему Устиновской опытной станции). Это явилось результатом как активно ведущейся селекции сои в различных областях Украины, так и постоянных контактов селекционеров Украины с ВИР. Кроме того, близость климатических условий Украины и ряда областей Европейской части России делает эти сорта интересными для селекционеров России.

Взаимодействие с генбанком Канады привело к включению в коллекцию ВИР более 50 сортов сои канадской селекции. Эти образцы обладают различными хозяйственно ценными признаками и представляют интерес для селекционного использования в Российской Федерации (в том числе в условиях южной Сибири). Из США (USDA) было получено около 50 сортов с различными сроками созревания, подходящими для различных регионов России. Взаимодействие с научными организациями Китая привело к включению в коллекцию более 50 сортов и образцов из этой страны. Изучение образцов на опытных станциях ВИР позволило выявить в этом материале высокопродуктивные в условиях России сорта. В результате обмена с НАН Беларуси и ООО «Соя-Север Ко» коллекция пополнилась более чем 20 сортами и селекционными линиями, в том числе созданными в Беларуси. Эти образцы интересны как адаптированные к наиболее северным областям производственного выращивания сои (Давыденко и др., 2004).

За анализируемый период в коллекцию включено более 100 образцов отечественной селекции из 16 областей России. Наибольшее число образцов поступило из ВНИИ масличных культур им. В. С. Пустовойта, Приморского НИИСХ, ВНИИ орошаемого земледелия, Дальневосточного НИИСХ, ВНИИ сои, Ершовской опытной станции НИИСХ Юго-Востока. Увеличивается число сортов и линий, созданных для Центрального и южных областей Северо-Западного регионов России. Такой материал поступил из Рязанского НИПТИ, Брянской ГСХА, ВНИИ ЗБК (г. Орел), Московской СХА им. К. А. Тимирязева и Московского ГАУ им. В. П. Горячкина.

При изучении этих поступлений выделены источники высокой семенной продуктивности и высокой продуктивности зеленой массы. Выделены образцы с высоким содержанием белка и масла в семенах. Определенная изменчивость наблюдалась по размерам семян, длине главного побега, продолжительности периода вегетации. Отмечались образцы, не склонные к полеганию и имеющие высокое расположение первого боба (Сеферова и др., 2008).

Около 100 образцов дикорастущей уссурийской сои, происходящих из Дальневосточного региона РФ, получено в коллекцию ВИР от московского центра «Биоинженерия» РАН. Также в коллекцию поступило 20 образцов уссурийской сои, собранных в экспедициях сотрудниками ВИР.

Внутривидовое разнообразие сои уссурийской представляет интерес для выявления источников ценных признаков для селекции культурной сои, с которой этот вид включается в скрещивания. Неоднократно показано, что уссурийская соя – носитель признаков повы-

шенного содержания белка в семенах, лучшего качества белка, скороспелости, высокорослости, большего, чем у культурной сои, числа бобов и семян на растении (Ала, Тильба, 2005). Изучение в полевом опыте показало, что локальные популяции уссурийской сои обладают значительной изменчивостью, и носителем определенного признака может быть только чистая линия, а не образец-популяция. Выделены образцы с различными скороспелостью, формой листовой пластинки, интенсивностью завиваемости побега, размером семян (Сеферова, 2006).

Фасоль. Мобилизация лучших отечественных и зарубежных сортов фасоли традиционно производится как посредством выписки и обмена с селекционными учреждениями и мировыми генбанками, так и путем экспедиционной деятельности, когда в коллекцию поступают потенциальные носители ценных признаков. Поступления в коллекцию в 2001–2011 гг. составили 329 селекционных и местных сортов различного направления использования (овощные, зерновые, универсальные) из 22 стран мира.

Основную часть поступлений (198 обр.) составили местные образцы, собранные международными экспедициями с участием ВИР за рубежом (Португалия, Румыния, Венгрия), на территории России (Дальний Восток, Карелия) и в странах ближнего зарубежья (Азербайджан, Армения, Украина, Таджикистан). Проведенная полевая оценка собранного материала на устойчивость к бактериальным и вирусным болезням позволила выделить источники устойчивости к комплексу болезней – 2 местных вьющихся сорта зернового направления из Азербайджана: к-15274, к-15275.

Отечественная селекция представлена 25 новыми сортами, созданными во ВНИИЗБК (Гелиада, Шоколадница), ВНИИССОК (Пагода, Креолка, Золушка, Настена и др.), ВИР (Рибус, Успех, Елизавета), на Крымской ОСС (Забава, Станичная, Надежда, Загадка, Марвит и др.). Многие из поступивших сортов районированы. Имеются поступления новых сортов из селекционных учреждений Украины (Сюита, Перлина, Мавка, Докучаевская 1, Золотой ключик, Надия и др.) и Молдовы (Алуна, Хризантема).

Обмен источниками ценных для селекции признаков осуществляется с генбанками и селекционными учреждениями Канады (Research Centre Agriculture and Agri-Food), США (Washington State University), Франции (Jardin Botanique de Caen), Бельгии (Jardin Botanique et collection vegetables), Польши (Odrod Botaniczny Polskiej Akademii Nauk), Швейцарии, Швеции и Бразилии.

Изучение новых поступлений позволяет выделять источники хозяйственно ценных признаков по основным направлениям селекции фасоли. Взаимодействие с генбанком Канады привело к включению в коллекцию ВИР 14 раннеспелых сортов канадской селекции, представляющих интерес для селекционного использования на Северо-Западе России, так как короткий вегетационный период решает многие проблемы этой зоны. Выделенные новые источники раннеспелости имеют детерминантный характер роста.

За анализируемый период также выделено 17 источников высокой стабильной продуктивности (различного происхождения, с детерминантным и индетерминантным характером роста); определены образцы со стабильно высоким содержанием белка в семенах (>28% ежегодно) независимо от условий выращивания и найдены 2 сорта с очень низким содержанием ингибиторов (<6,65 мг/г), которые послужат хорошим материалом для селекции на этот признак. Выделенные 10 источников устойчивости к бактериальным болезням и 6 источников устойчивости к обыкновенной мозаике являются ценным материалом для создания новых сортов. Выделено 10 новых источников высокого качества бобов у овощной фасоли, это кустовые сорта с прочным стеблем, компактным расположением бобов и дружным их созреванием, пригодные к механизированной уборке.

В результате проведенного изучения в новом материале выявлено 13 образцов, обладающих комплексом хозяйственно ценных признаков, выделившихся по двум и более признакам (Буравцева, Лагутина, Гуркина, 2009).

Вика. В мире в качестве культивируемых растений используется не менее 18 видов вики, с учетом которых не менее 23 видов вики перспективны для введения в культуру и использования в нашей стране. Между тем в настоящее время в Государственном реестре селекционных достижений (2012 г.) имеются сорта всего 4 видов вики: вики посевной (*V. sativa* L.), вики мохнатой (*V. villosa* Roth.) и недавно введенных в культуру, еще не имеющих широкого производственного применения *V. cracca* L. – вики мышинной и *Vicia ervilia* (L.) Willd. – вики ервилья (вики горькой). Актуально привлечение в коллекцию видового и внутривидового генетического разнообразия вики для формирования максимального представительства возделываемых в мире видов, а также диких видов вики, среди которых много перспективных для введения в культуру (Вишнякова, 2007).

За последнее десятилетие в коллекцию вики поступило более 1100 образцов. Большая часть образцов поступила по выписке из зарубежья и из экспедиционных сборов. По выписке основная часть материала (317 образцов) получена из ICARDA (Сирия), а также из Франции – 10 образцов, из Португалии – 7, из Украины – 6, из Беларуси – 4. Экспедиционные сборы представлены 223 образцами из Армении, 46 образцами с Северного Кавказа, по 13 образцов поступило из Краснодарского края и с Южного Урала, 12 – с Северо-Запада РФ, 8 – с Дальнего Востока, 9 – из Средней Азии, 7 – из Украины, по 3 образца из Китая и Сибири. Ряд сборов представлен эндемичными видами Российской Федерации, отсутствующими в коллекциях других генбанков мира.

Первичной областью происхождения и формообразования многих видов вики, в том числе культивируемых в РФ вики посевной и мохнатой (яровые и озимые формы), является Древнее Средиземноморье, где и сейчас сосредоточено наибольшее разнообразие форм и видов вики. Именно этим объясняется интерес к коллекции вики в ICARDA, насчитывающей более 6400 образцов, в основном средиземноморского происхождения. Выписка отсутствующих в коллекции ВИР таксонов и их представителей из этого центра осуществлена в результате проведенной в полевых и лабораторных условиях идентификации и ботанического определения биоразнообразия данной коллекции.

К настоящему времени ботаническое разнообразие рода *Vicia* представлено в коллекции достаточно полно. К примеру, подрод *Vicia* subgen. *Vicia*, который, согласно классификации N. Maxted (1993), включает в себя 9 секций и 38 видов, представлен в коллекции ВИР 33 видами из всех секций.

Многие виды вики в той или иной степени изучены как у нас, так и за рубежом. Выявлена изменчивость признаков, определяющих уровень окультуривания, таких как твердосемянность, продуктивность семян и зеленой массы, технологичность уборки, растрескиваемость бобов, наличие антипитательных веществ. Засухо- и холодоустойчивость многих вик, их нетребовательность к почвам, хорошие кормовые и сидерационные качества делают их привлекательными для изучения и использования. Особый интерес представляют близкородственные культурным диким видам, которые могут быть использованы в качестве как самостоятельной культуры, так и вторичного пула для интрогрессии ценных генов в геном культурных видов вики. Культивирование многолетних видов поможет созданию более продуктивных сенокосов и пастбищ.

Бобы. За означенный период в результате экспедиционных сборов и по обмену с ведущими мировыми генбанками коллекция бобов пополнилась 266 образцами из 34 стран мира. Мобилизация нового материала ведется с учетом приоритетов отечественной селекции: высокой семенной продуктивности, скороспелости, детерминантного типа роста стебля, устойчивости к болезням, основные из которых аскохитоз, ботритиоз (шоколадная пятнистость и серая гниль) и фузариозное увядание. Еще одно актуальное направление современной селекции – улучшение качественных характеристик создаваемых сортов: высокого содержания белка в семенах и зеленой массе и отсутствия антипитательных веществ в семенах.

В результате сотрудничества с INRA (Франция) в коллекцию привлечено 14 образцов, отличающихся высоким качеством семян, в частности отсутствием или пониженным

содержанием в них токсических веществ – вицина и конвица. Эти вещества – продукты гидролиза β -гликозидов – вызывают у человека опасное заболевание фабизм (от латинского *faba*), обусловленное гемолизом эритроцитов. Среди них такие образцы как к-2259 Blandine, и-579969 Express, и-611845 Ti sjodin, и-611848 Ebotov, и-611849 Ee otov (Франция). Пониженным содержанием антипитательных веществ отличаются и образцы, поступившие из стран Европы и России до 2000 года: к-1801 Konservenmeister (Нидерланды), к-1810 Местный (Россия), к-2286 Toret (Чехия), к-2071 Felissa, к-1841 (Германия), к-2270 № 7052, к-2271 № 7101 (Бельгия), предназначенные как для кормового, так и для пищевого использования.

При возделывании кормовых бобов в различных регионах страны селекционеры и производство сталкиваются с проблемой растянутого во времени созревания семян, что затрудняет уборку, приводит к потерям части урожая зерна, ухудшению качества семян и зеленой массы бобов. В последние десятилетия в развитых европейских странах стали активно заниматься поиском генотипов бобов с детерминантным типом роста стебля. Они характеризуются одновременным созреванием, неполегаемостью, устойчивостью к осыпанию семян.

Поиск и мобилизация таких форм из мирового генофонда привели нас к разработке параметров морфологических и биологических признаков модельного сорта для использования его в производстве.

В результате многолетнего полевого изучения коллекционных образцов бобов в условиях Пушкинских лабораторий ВИР из образцов к-2112 Top-less и к-2239 ВФ 1 8096 (Германия) методом многократного массового отбора были выделены гибридные линии кормовых бобов с ценными селекционными признаками и детерминантным типом роста стебля. В результате совместно с Тульским НИИСХ создан сорт кормовых бобов – Дружные, включенный в государственное сортоиспытание в 2009 г. (Булынец, Телех, 2010).

Всего за последние 10 лет из новых поступлений выделено 87 источников хозяйственно ценных признаков, из них 29 – высокой семенной продуктивности, 31 – скороспелости и 7 – детерминантного типа роста стебля.

Люпин. За последнее десятилетие пополнение коллекции люпина ВИР – около 250 образцов. Происхождение образцов разнообразно: страны Европы, Северной и Южной Америки, Австралии. Поступивший в коллекцию материал представлен селекционными сортами, селекционным материалом и экспедиционными сборами диких видов.

Почти треть нового материала (85 образцов) поступила из генных банков Германии (Gatersleben), Польши (Wiatrowo), Австралии, Кении. Экспедиционные сборы составили 58 образцов. Это материал, собранный в дикой флоре Португалии и России (Вологодская область, Карелия и Башкирия).

Значительная часть поступлений – 52 образца – происходит из Беларуси и представляет собой селекционный материал, обладающий такими ценными признаками, как скороспелость, продуктивность, детерминантный тип роста, безалкалоидность и др.

Отечественная селекция представлена новыми сортами, созданными во ВНИИ люпина, ТСХА, Центре сохранения, поддержания и изучения генофонда растений ВСТИСП.

Видовое разнообразие представлено преимущественно возделываемыми видами: *Lupinus angustifolius* L. – 83 образца из Австралии, Германии, Польши, России; *L. albus* L. – 37 образцов из Португалии, Германии, Польши; *L. luteus* L. – 92 образца из Беларуси, Украины, Германии, Польши и Португалии. Кроме того, поступило около 30 образцов *L. mutabilis* Sweet из стран Южной Америки и 8 образцов *L. cosentinii* Guss. – недавно введенного в культуру вида из Австралии. Из ботанических садов Англии, Франции, Бельгии и Нидерландов получено по выписке около 15 образцов диких видов люпина. Из экспедиций по территории России привезены образцы многолетнего люпина *L. polyphyllus* Lindl.

В дальнейшем планируется более тесное сотрудничество с кураторами коллекции люпина Австралии и Чили. Эти страны лидируют в области изучения генетических ресурсов люпина, а также в его производстве. Интересно было бы привлечь виды с американских континентов, пока отсутствующие в коллекции и, возможно, являющиеся носителями важных хозяйственно ценных признаков.

Нут. Мониторинг существующих баз данных генофонда нута, сохраняемого в различных мировых генбанках, – непрерывный процесс в работе с коллекцией нута ВИР, обеспечивающий пополнение коллекции новыми образцами с ценными хозяйственными признаками, пригодными для включения их в селекционные программы.

В настоящее время наибольшее число образцов (17258) сосредоточено в генбанке ICRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics), Индия. 17123 из них относятся к культурному виду *Cicer arietinum* L., 135 образцов – представители 18 диких видов рода *Cicer*. Второй генбанк по количеству образцов нута – ICARDA – содержит 12448 образцов культурного вида и самую большую коллекцию (10) диких видов рода *Cicer* – 268 образцов из 60 стран мира. Больше число образцов в коллекциях ICRISAT и ICARDA по сравнению с коллекцией нута ВИР объясняется тем, что в состав их коллекций включены многочисленные селекционные линии. Другими значимыми генетическими коллекциями нута считаются – SPII (Seed and Plant Improvement Institute) – Иран (4925 образцов); USDA (United States Department of Agriculture's), WRPIS (Western Regional Plant Introduction Station) – США (4662); CLIMA – Австралия (4351); NBPGR (the National Bureau of Plant Genetic Resources) – Индия (3830) (Redden et al., 2006).

За период 2000–2011 гг. коллекция нута пополнилась более чем 600 образцами из 33 стран мира, включая 62 местных образца, привезенных международной экспедицией по горным районам Таджикистана, где ранее не проводилось сборов культурных растений. Интерес для селекции нута представляют 25 сортов и местных образцов, поступивших из Украины, где в последние годы были созданы коммерческие сорта нута, такие как Антей, Колорит, Орнамент и др.

Включение нового материала в коллекцию ведется с учетом приоритетных направлений селекционного улучшения культуры нута в РФ: высокой семенной продуктивности, скороспелости, крупности семян (масса тысячи семян 350–400 г), высокого прикрепления нижних бобов (пригодность для механизированной уборки), устойчивости к полеганию (компактная форма куста), устойчивости к аскохитозу и фузариозу; засухоустойчивости и жаростойкости (для засушливых юго-восточных районов), легкой разваримости зерна, высокого содержания в семенах белка и жира. Продовольственные сорта нута должны иметь светлую окраску семян (для кормовых сортов окраска семян не имеет значения). Постоянно ведется поиск источников всех перечисленных признаков (Голубев, Булынец, 1988; Булынец, 1999, 2009; и др.).

Дикие виды нута – источник генов устойчивости к большинству биотических и абиотических стрессов, и привлечение их в коллекцию ВИР в общей стратегии ее пополнения является актуальной задачей интродукции. К настоящему времени появились сведения об использовании диких видов нута для улучшения существующего сортимента культуры (Redden et al., 2006).

Включенные в коллекцию 111 образцов 8 диких видов нута собраны в разных регионах мира. Два вида *C. reticulatum* Ladiz. и *C. echinospermum* P.H. Davis – ближайшие родственники культурного вида – эндемики восточной Турции и северного Ирака. Остальные шесть видов имеют ареал от Марокко до Пакистана и от Турции до Эфиопии.

Если среди образцов культурного вида нута *C. arietinum* найдены источники устойчивости к одному или двум стрессорам, то среди изученных образцов диких видов обнаружены образцы, устойчивые к трем и более. Только среди образцов диких видов выделены источники устойчивости к зерновке и цистообразующей нематоде. Почти все обнаруженные источники отличались более высоким уровнем устойчивости к стрессорам по сравнению с образцами культурного вида нута. В целом дикие виды могут быть источниками устойчивости к основным неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам среды – аскохитозу, фузариозу, минирующей мухе, зерновке, цистообразующей нематоде, засухе, пониженным температурам (Singh, 1998).

Наибольшее число источников устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам обнаружено среди представителей *C. bijugum* K. H. Rech., *C. judaicum* Boiss., *C. reticulatum* Ladiz. и *C. pinnatifidum* Jaub. & Sp.

Чечевица. За последние 10 лет коллекция чечевицы пополнилась 200 образцами. Новые сорта и образцы происходят в основном из зарубежных стран (Передней Азии, Индии, Австралии, Западной Европы, Латинской Америки, Канады), где активно ведется селекция этой культуры.

Путем обмена материал привлечен из генбанков: ICARDA (Сирия), CLIMA (Австралия), Saskatoon Research Centre (Канада), General Toshevo (Болгария) – 99 образцов.

В экспедициях по Азербайджану, Армении и Таджикистану, проведенных ВИР в 2003–2004 гг., было собрано 19 образцов.

В коллекцию включены 10 селекционных сортов, созданных в селекцентрах России (ВНИИЗБК, Петровской селекционной станции), Украины (НИИ растениеводства имени В. Я. Юрьева), Молдовы (Центр генетических ресурсов), а также 18 линий, обладающих ценными селекционными признаками.

Из ICARDA получены и включены в коллекцию 12 образцов диких видов и подвидов чечевицы, перспективных для интрогрессивной селекции. На основе этих образцов во ВНИИЗБК (г. Орел) при участии куратора коллекции чечевицы ВИР с помощью методов биотехнологии создан целый ряд межподвидовых гибридов *Lens culinaris* × *L. orientalis* – доноров ценных селекционных признаков. Семь таких гибридов включены в коллекцию.

Чина. В течение последних десяти лет в коллекцию привлечено 823 образца из 38 стран мира. 147 образцов собрано в результате экспедиций ВИР по Ирану, Португалии, Азербайджану, Армении, Таджикистану, Казахстану, Киргизии и Украине. 177 образцов поступило в коллекцию из экспедиционных обследований регионов России. Экспедиционный материал представлен в основном дикими многолетними и однолетними видами чины, перспективными для использования в селекции или внедрения в сельское хозяйство как кормовые травы. Следует заметить, что в настоящее время в мировом земледелии используется около 25 видов чины. В России, несмотря на высокие кормовые достоинства многих из них, возделывают только посевную (*Lathyrus sativus* L.) и лесную (*L. sylvestris* L.) чины, поэтому привлечение в коллекцию диких видов, перспективных в хозяйственном отношении, мы считаем приоритетной задачей (Вишнякова, Бурляева, 2006).

Значительное число селекционных и местных сортов получено по выписке из генбанков: ICARDA – 274 образца и Университета Западной Австралии (The University of Western Australia) – 45 образцов. Материал из Австралии представлен образцами с различным содержанием антипитательных веществ в семенах (оксалил-диамино-пропионовой кислоты, в научной литературе часто обозначаемой калькой с английского – ODAР, и ингибиторов трипсина) и интересен для селекции сортов чины с низкими показателями по этим признакам.

В итоге многолетнего изучения интродукционных образцов были выявлены сорта и виды чины, выделяющиеся по признакам продуктивности зеленой массы и зерна, высокого содержания белка, засухоустойчивости, устойчивости к болезням и вредителям, пригодные для возделывания в качестве кормовых культур в разных регионах страны как в условиях Черноземной полосы, так и на Северо-Западе России (Бурляева, Никишкина, 2007). В постоянный каталог включено 268 образцов 17 видов чины: *Lathyrus aphaca* L. – 13, *L. annuus* L. – 1, *L. cicera* L. – 20, *L. chymenum* L. – 21, *L. gloeospermus* Warb. et Eig. – 2, *L. hirsutus* L. – 15, *L. inconspicuus* L. – 3, *L. latifolius* L. – 3, *L. nissolia* L. – 10, *L. ochrus* L. – 8, *L. pratensis* L. – 6, *L. pseudo-cicera* Pampan. – 1, *L. sativus* – 123, *L. sphaericus* Retz. – 1, *L. sylvestris* – 16, *L. tingitanus* L. – 11 и *L. tuberosus* L. – 5. Причем из экспедиционного материала в коллекцию постоянного каталога ВИР были вовлечены 74 образца, из генбанков Сирии – 117, Австралии – 15, остальные образцы были получены по выписке из разных зарубежных ботанических садов и научно-исследовательских институтов.

Вигна. Во многих странах виды вигны: коровий горох, или спаржевая вигна (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), маш (*V. mungo* (L.) Hepper, *V. radiata* (L.) R.Wilczek), адзуки

(*V. angularis* (Willd.) Ohwi et Ohashi), мотт (*V. aconitifolia* (Jacq.) Marechal), рисовая вигна (*V. umbellata* (Thunb.) Ohwi et Ohashi) и трехлопастная вигна (*V. trilobata* (L.) Verdc.) известны как культуры разностороннего использования. В большинстве стран их выращивают для пищевых целей, но их также можно применять в качестве кормов, сидератов, фиторемедиантов, как декоративные и лекарственные растения. Вигна, как культура тропического происхождения, предъявляет повышенные требования к теплу и широко культивируется во всех странах между 35°N и 30°S, однако северная граница может доходить до 50°N. Основными преимуществами коровьего гороха являются высокая засухо-, жаро-, кислото- и солеустойчивость.

В последние десятилетия коллекция коровьего гороха ВИР пополнилась 58 местными и селекционными сортами из 12 стран мира – 35 из них были получены из генетического банка Кении, 13 собраны экспедициями ВИР по Казахстану, Вьетнаму, Бенину, Азербайджану, Китаю, Ирану, Шри Ланке, 10 переданы различными научными учреждениями России и других стран. Наибольший интерес из них представляют овощные сорта (subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc.), которые отличаются высокой продуктивностью, устойчивостью к болезням, отсутствием пергаментного слоя и незначительным содержанием волокна в бобах, длина которых может достигать 1 м. Среди вигны овощного использования существуют сорта как с кустовой формой растения, так и образцы с незаконченным типом роста, выращиваемые на шпалерах и кольях. Урожайность спаржевых бобов у вьющихся сортов достигает 3 кг/м². В отличие от фасоли уборку урожая зеленых лопаток вигны можно проводить до первых заморозков.

В коллекцию маша и адзуки в эти же годы включены 113 образцов из 13 стран, большая часть поступила из Кенийского генетического банка, остальные привезены экспедициями ВИР из Таджикистана, Казахстана, Филиппин.

В 2011 г. из генбанка Китая (Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences) в коллекцию ВИР передано 37 образцов маша и 47 образцов адзуки из различных климатических зон этой страны, характеризующихся разнообразием по продолжительности вегетационного периода, продуктивности, окраске и форме семян и др. Эти сорта представляют интерес для изучения и организации селекции в Приморском и Хабаровском краях.

Среди изученных на Астраханской и Кубанской опытных станциях ВИР новых образцов вигны выделились сорта с высокой продуктивностью семян (до 200 г) и зеленой лопатки, устойчивостью к болезням, солеустойчивостью и устойчивостью к затоплению (Бурляева и др., 2012). Привлеченные в коллекцию сорта вигны перспективны для выращивания в южных регионах России.

В заключение нашего обзора хочется с сожалением отметить, что при всем масштабе мобилизации нового материала, проводимой сотрудниками отдела генетических ресурсов зернобобовых культур и группы интродукции ВИР, а также участниками экспедиций института, далеко не все отечественные сорта, прошедшие районирование и включенные в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, передаются селекцентрами в коллекцию ВИР. Между тем она была и остается источником исходного материала для отечественной селекции и высоко ценится мировым сообществом.

Список литературы

- Ала А. Я., Тильба В. А. Соя: генетические методы селекции *G. max* (L.) Merr. × *G. soja*. Благовещенск, 2005. 123 с.
- Булынец С. В. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Нут (устойчивость к аскохитозу). СПб.: ВИР, 1999. Вып. 697. 26 с.
- Булынец С. В. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Нут. СПб.: ВИР, 2009. Вып. 792. 64 с.
- Булынец С. В., Телех К. М. Мировая коллекция ВИР: образцы кормовых бобов, перспективные для возделывания в Тульской области //Кормопроизводство. 2010. Вып.6. С. 29–31.

- Буравцева Т. В., Лагутина Л. В., Гуркина М. В. Оценка нового исходного материала фасоли обыкновенной из коллекции ВИР и выделение источников хозяйственно ценных признаков // Сб. науч. матер. ВНИИЗБК. Орел, 2009. 0,5 п. л.
- Бурляева М. О., Гуркина М. В. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Вигна. Зерновые и овощные образцы, перспективные для возделывания в южных регионах европейской части Российской Федерации. СПб.: ВИР, 2012. Вып. 806. 25 с.
- Бурляева М. О., Никишкина М. А. Опыт интродукции некоторых видов рода *Lathyrus L.* в Ленинградской области // Матер. Междунар. конф. «Кормопроизводство в условиях Севера: проблемы и пути их решения». Петрозаводск: Петр ГУ, 2007. С. 138 – 143.
- Бурляева М. О., Сеферова И. В. и др. Экспедиционные сборы представителей трибы *Vicieae* на Северном Кавказе // Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Изучение флоры Кавказа», посвящ. 100-летнему юбилею А. Л. Тахтаджяна. Пятигорск, 2010. С. 24–25.
- Вавилов Н. И. Мировые растительные ресурсы и их использование в селекции // В кн.: Избр. труды. М.–Л., 1962. Т. 3. С. 474 – 491.
- Вишнякова М. А. Виды вики из коллекции ВИР – кормовые растения, перспективные для введения в культуру в Российской Федерации // С.-х. биол. 2007. № 3. С. 3-19.
- Вишнякова М. А., Буравцева Т. В. и др. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых культур ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Методические указания. СПб.: ВИР, 2010. 141 с.
- Вишнякова М. А., Бурляева М. О. Потенциал хозяйственной ценности и перспективы использования российских видов чины // С.-х. биол. 2006. № 6. С. 85–97.
- Вишнякова М. А., Бурляева М. О. и др. Экспедиционные сборы представителей трибы виковых на Южном Урале // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2009. Т. 166. С. 357–364.
- Голубев А. А., Булыщев С. В. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Нут (Устойчивость образцов к аскохитозу). Л.: ВИР. 1988. Вып. 456. 28 с.
- Давыденко О. Г., Розенцвейг В. Е. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Соя (Исходный материал для селекции скороспелых сортов сои). СПб.: ВИР, 2004. Вып. 746. 29 с.
- Лазарева Т. Н., Бобков С. В. Электрофоретический анализ запасных белков семян в межвидовых скрещиваниях гороха // Вестник ОрГАУ. 2010. № 6. С. 116–118.
- Муртазалиев Р. А. Нут маленький – *Cicer minutum* Voiss. et Hohen. // В кн.: Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. С. 226–227.
- Муртазалиев Р. А., Мусаев А. М., Бурляева М. О. и др. *Vavilovia formosa* и *Cicer minutum* (Fabaceae) в Дагестане // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 7. С. 961–966.
- Попов К. П. Вавиловия прекрасная – *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. // В кн.: Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. С. 266-268.
- Семенова Е. В., Соболев Д. В. Продуктивность образцов гороха (*Pisum sativum* L.) из коллекции ВИР в условиях Ленинградской области // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 242–249.
- Сеферова И. В., Некрасов А. Ю. и др. Каталог мировой коллекции Соя. Исходный материал для селекции сои в Краснодарском крае. СПб.: ВИР, 2008. Вып. 782. 56 с.
- Сеферова И. В. Популяционная изменчивость *Glycine soja* Дальневосточной части ареала // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казанской бот. школы. Часть 2. Казань, 2006. С. 121–123.
- Maxted N. A phenetic investigation of *Vicia* L. subgenus *Vicia* (Leguminosae-Vicieae). Bot. J. Linn. Soc. 1993. V. 111. P. 155–182.
- Redden R. J., Furman B. J., Upadhyaya H. D., Pundir R. P. S., Gowda C. L. L., Coyne C. J. and Enneking D. Biodiversity Management in Chickpea // In Yadav S. S. et al., Chickpea Breeding and Management UK by Cromwell Press. Trowbridge, 2006. P. 355–416.
- Singh K. B., Ocampo B., Robertson L. D. Diversity for abiotic and biotic stress resistance in the wild annual *Cicer* species // Gen. Res. and Crop Evol. 1998. V. 45. P. 9–17.

РАЗВИТИЕ ИДЕЙ Н. И. ВАВИЛОВА В СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ РОДА *SECALE* L.

В. Д. Кобылянский, О. В. Солодухина

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: v.kobylyansky@vir.nw.ru,
osolodukhina@yandex.ru

Резюме

Согласно идеям, предложенным Н. И. Вавиловым, рассмотрены основные проблемы систематики, географической изменчивости, генетики и селекции ржи. Показаны возможности создания доноров ценных признаков и их использования при селекции сортов ржи, характеризующихся короткостебельностью, устойчивостью к болезням, зимостойкостью, высоким качеством зерна. Разработана стратегия селекции ржи с низким содержанием водорастворимых пентозанов в зерне.

Ключевые слова: рожь, систематика, географическая изменчивость, генетика, селекция, устойчивость к болезням, зимостойкость, качество зерна, водорастворимые пентозаны в зерне.

DEVELOPMENT OF N. I. VAVILOV'S IDEAS IN MODERN RESEARCHES OF GENUS *SECALE* L.

V.D. Kobylyansky, O.V. Solodukhina

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

Summary

The basic problems of systematization, geographical variability, genetics and selection of a rye have been regarded according to N. I. Vavilov's ideas. Possibilities of rye donors for valuable traits and their use were shown at development of rye varieties with semidwarfness, resistance to diseases, winter hardiness, and high grain quality. The strategy of winter rye breeding for low content of water soluble pentosans in grain has been worked out.

Key words: rye, systematization, geographical variability, genetics, selection, resistance to diseases, winter hardiness, grain quality, water soluble pentosans in grain.

Среди многообразия научных интересов Н. И. Вавилова к основополагающим относятся создание и изучение мировых коллекций сельскохозяйственных растений, составляющих сейчас «золотой фонд» российской и зарубежной селекции. Наши исследования касаются изучения мировой коллекции ржи ВИР, которая в настоящее время представлена 3175 образцами.

Основные идеи Н. И. Вавилова в познании рода *Secale* L. состоят главным образом в разработке ботанической системы и филогении рода, раскрытии проблемы происхождения культурной ржи, разработке эколого-географической классификации, географической изменчивости, изучении проблем иммунитета, генетики и селекции. О том, что рожь для Н. И. Вавилова представляла наряду с другими культурами особый интерес, свидетельствует тот факт, что среди его первых публикаций есть фундаментальная работа «О происхождении культурной ржи» (1917). В последующие годы он возвращался к проблеме ржи в трудах: «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (1920), «Центры происхождения культурных растений» (1926), «Земледельческий Афганистан» (1929), «Новое звено в эволюции культурной ржи» (1939) и др. Сопратники Н. И. Вавилова В. Ф. и В. И. Антроповы под его руководством написали крупные монографии: «Рожь СССР и сопредельных стран» (1929) и «Культурная флора СССР. Рожь» (1936), в которых рассмотрены многообразие

форм сорно-полевой и культурной ржи, ее морфология, география, внутривидовая классификация и сортовой состав.

О необходимости развертывания исследований по ржи можно судить из текста стенограммы обсуждения Н.И. Вавиловым результатов скрещиваний географически отдаленных форм в лабораториях Детскосельской сельскохозяйственной станции в период подготовки к Международному генетическому конгрессу в 1936 г. Н.И. Вавилов подчеркнул: «... Основное по ржи ... подойти всерьез к генетике взаимоотношений гигантской памирской, яровой европейской и озимой ржи. ... В общем, развернуть красиво и эффективно рожь, чтобы было сногшибательно, показав душу ржи и ее родственников. ... К конгрессу надо сделать лекцию всей систематики ржи, соседних родичей и инцухта. ... В общем, рожь должна быть гвоздем, а не на задворках ...» (стенограмма, 1936–1937). В стенограмме обсуждения результатов по гибридизации ржи в 1937 г., несмотря на выход в свет монографий В. И. и В.Ф. Антроповых «Рожь СССР и сопредельных стран» (1929), «Культурная флора СССР. Рожь» (1936), «Теоретические основы селекции растений» (1935), Н. И. Вавилов говорит о необходимости более углубленного изучения ржи: « ... В общем, особое внимание надо было бы уделить исследованию сорно-полевой и дикой горной ржи, которая, несомненно, представляет огромное нетронутое разнообразие. Словом, рожь еще серьезно никем не изучена, в том числе и Антроповыми, ибо рожь надо, прежде всего, изучить в Закавказье и предгорных районах Кавказа. ... Надо пройти экспедициями ...».

Н. И. Вавилов придавал большое значение прикладным направлениям изучения культурной ржи в области генетики, географии агроэкологической изменчивости как теоретическим основам селекции этой культуры. При просмотре гибридов F_1 в теплицах Пушкинских лабораторий в 1937 г. и обсуждении материалов исследований Н. И. Вавилов обратил внимание на необходимость разработки агроэкологической классификации ржи по подобию других сельскохозяйственных культур: «... Что касается культурной ржи, то здесь, прежде всего, не охвачено то, что есть по другим культурам. Географическая и экологическая обособленность ясна, а вся суть, именно, в параллельном изучении с другими культурами. Выяснить специфику крупных агроэкологических групп, их немного, может быть, 4–5, максимум 7. ... В общем, по существу, нужно дать, на основе агроэкологической классификации ржи, генетическую схему поведения свойств. Отсюда сделать выводы практического порядка. Сугубое внимание надо обратить на такие свойства, как кустистость, ровное стебление, крупнозерность, крупноколосость, высота растений, толщина соломы, осыпаемость, иммунитет к мучнистой росе и ржавчине. Это нужно, в особенности, именно в пределах культурной ржи. По такой схеме нужно в нынешнем году и отчет составить и посмотреть F_1 , чтобы выяснить правильности поведения признаков. Пока по ржи, к сожалению, кроме видового поведения, картина не ясна. ... Задача – повысить продуктивность ржи на 50%. При внутривидовом исследовании ржи все надо направить на количественные признаки. Выяснить, подтверждается ли то, что имеется на других культурах, где количественные признаки в их крайнем выражении доминируют, как крупнозерность, крупнолистность, высота растений, размер листа. ... Так ли это, или может быть, не так. В этом отношении пока картина не ясна» (Вавилов, 1937).

Период, прошедший от времени определения Н. И. Вавиловым программы исследований по ржи до начала ее реализации, затянулся по определенным причинам. В 1947 г. В. Ф. Антроповой – крупным ученым в области морфологии ржи разработана эколого-географическая классификация ржи. Согласно этой классификации, все многообразие возделываемой в нашей стране ржи разделено на 6 экологических групп: северная русская, западноевропейская низинная, степная, западносибирская лесостепная, восточносибирская лесостепная, дальневосточная приморская.

Несмотря на громадный личный вклад Н. И. Вавилова и его современников в познание рода *Secale*, не все проблемы были решены. На основе идей Н. И. Вавилова продолжалось изучение ржи в свете новых проблем и новых достижений биологической науки.

В 1961 г., А. П. Иванов – крупный знаток ржи – изучил видовое, и сортовое разнообразие ржи, показал многообразие форм ржи по признакам колоса, зерна и некоторым биологическим свойствам, выявил ботанический и селекционный потенциал сорно-полевой ржи Закавказья, ее ботанический состав и селекционное значение, биологию и приемы возделывания ржи.

В нашей стране начали регулярно появляться работы по частной генетике ржи. Так, И. М. Суриков (1959, 1960, 1971а–в), один и с соавторами, опубликовал серию исследований, раскрывающих генетическую сущность самофертильности в популяциях ржи, генетику самонесовместимости, ветвления стебля, антоциановой пигментации, карликовости, махровости колоса, озимости–яровости, и установил генетическое сцепление некоторых признаков.

Начиная с 1960-х годов появилась серия работ по частной генетике ржи современника Н. И. Вавилова В. С. Федорова в соавторстве с В. Г. Смирновым и др. (1967а, б, 1970а, б), также раскрывающих наследование ветвистости колоса, антоциановой окраски, воскового налета, автофертильности, карликовости, безлигульности, опушения цветковых чешуй. Установлены группы сцепления некоторых признаков. Предложены методы генетического анализа популяций ржи на основе автофертильности.

В вышедшей в 1984 г. монографии В. Г. Смирнова и С. П. Соснихиной «Генетика ржи», кроме исследований в области генетики ржи, сделана попытка использования прикладной генетики применительно к задачам селекции. Монография завершается главой «Использование автофертильных форм ржи при селекции синтетических популяций».

В исследованиях А. В. Войлокова с соавторами (1978, 1990, 1994, 2001, 2008) в результате изучения систем автофертильности выявлен новый ген самонесовместимости ржи (*T*) и проведено молекулярное картирование основных локусов несовместимости *S*, *Z* и *T*. В результате проведенных исследований у ржи существенно пополнены генетические карты хромосом. В молекулярные карты генома ржи включены биохимические маркеры, картированы пять морфологических маркеров и три синаптических гена. Идентифицирован и локализован в хромосоме 6 R мутантный ген ржи, отвечающий за эмбриональную летальность пшенично-ржаных гибридов. Получено представление о числе, эффектах действия и положении в геноме локусов ржи, контролирующих количественные признаки. Среди практических итогов работы выделяется способ селекции сортов-популяций у ржи, основанный на генетическом маркировании мутаций автофертильности, который предлагается использовать для улучшения существующих сортов ржи и их дифференциации на сорта разного целевого назначения.

Интенсивность исследований по селекции ржи в нашей стране резко возросла в связи с интенсификацией сельского хозяйства. Разработка индустриальных технологий вызвала необходимость создания соответствующих интенсивных сортов. Для решения этой задачи потребовалась мобилизация всех знаний по систематике, филогении, генетике, селекции, физиологии и иммунитету растений. Потребовался качественно новый уровень изучения генофонда мировых растительных ресурсов с целью выявления или создания источников и доноров хозяйственно-ценных и биологически полезных признаков, необходимых для селекции новых сортов.

Необходимость увеличения эффективности использования доноров стимулировала изучение наследственности и изменчивости признаков. Потребовалась разработка новых направлений и методов селекции с использованием межвидовых и географически отдаленных внутривидовых скрещиваний и применения генетических методов в практической селекции. С целью увеличения количества и качества исходного материала для селекции возникла необходимость углубления познаний ботанического потенциала рода *Secale*.

Проведенный нами обзор рода ржи показал, что среди ботаников нет единого мнения о его видовом составе и филогении видов. Классические системы рода строились исходя из типологического понимания вида, основанного на степени морфологических различий, приводящих к большим неточностям, связанным с большой амплитудой изменчивости признаков.

Для уточнения систематики ржи мы руководствовались концепцией биологического вида, выдвинутой Н.И. Вавиловым, согласно которой виды одного рода должны различаться

комплексом признаков. В работе «Линнеевский вид как система» Н.И. Вавилов (1931) пишет: «Морфологическая дифференциация не всегда достаточна для разделения видов. Надо учитывать относительность систематических признаков. ... Для разграничения видов необходимо принимать во внимание, как показывает наш опыт, помимо морфологических признаков, их физиологическую особенность, нескрещиваемость, географическую и экологическую обособленность».

На основании концепции биологического вида установлено, что в роде *Secale* вместо 14 с уверенностью можно выделить лишь 4 вида, в том числе один, неописанный ранее: *S. iranicum* Kobyl., *S. silvestre* Host., *S. montanum* Yus. s. l., *S. sereale* L. s. l. (Кобылянский, 1975). Ранее Н. И. Вавиловым и другими авторами были описаны различия между видами и показано, что они выражены по признакам не только морфологии, но также анатомии, биологии, цитологии и экологии. Естественные виды четко разделены барьером нескрещиваемости, который проявляется в низкой завязываемости гибридных семян при скрещиваниях и стерильности гибридных растений.

При жизни Н.И. Вавилова разработанное им учение об иммунитете растений не нашло своего воплощения в селекции ржи. В то время перед селекционерами стояли проблемы увеличения потенциала урожайности культуры. После решения этой проблемы встали новые задачи сохранения стабильности урожая при экстремальных условиях среды, в том числе и при развитии эпифитотий.

В связи с сильным отставанием селекции ржи на устойчивость к болезням мировая коллекция была лишена источников и доноров этих признаков. Результативные поиски генов устойчивости к болезням начаты примерно около 40 лет тому назад. Учение Н. И. Вавилова об иммунитете растений основано на его же теории о первичных и вторичных центрах происхождения культурных растений. Обнаружение в них форм растений, устойчивых к различным инфекционным болезням, он объясняет их возникновением под влиянием спонтанного отбора соответствующих возбудителей болезней. В своей обобщающей работе «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям: (Ключи к нахождению иммунных форм)» он сказал, что «... иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора в тех условиях, которые содействуют инфекции, и, как правило, выявляется только там, где имеется в наличии тот или другой паразит, в отношении которого отбор вырабатывает иммунитет», и что восприимчивые виды и сорта «... концентрируются, преимущественно, там, где действие естественного отбора не имело своего применения и где фактор иммунитета биологически не имел значения» (Вавилов, 1961).

Руководствуясь учением об иммунитете растений, мы в своих исследованиях предприняли поиск устойчивых форм растений, сформированных в районах наибольшего распространения болезней ржи. Исходя из этих закономерностей источники устойчивости к патогенам снежной плесени мы обнаружили среди видов и сортов, произрастающих в горных районах Кавказа и Альпах на границе земледелия (Кобылянский, 1975). Именно эти регионы и зоны характеризуются определенными климатическими особенностями. Наличие продолжительного мощного снежного покрова способствовало систематическому развитию патогена на растениях дикорастущих видов и сортов ржи.

Скрининг мирового разнообразия ржи на устойчивость к бурой, стеблевой ржавчинам и мучнистой росе проводили в условиях жесткого инфекционного фона среди обширного генофонда ржи (2977 образцов), представленного в коллекции ВИР. По специфической устойчивости к бурой ржавчине оценили 2500 образцов ржи. Лишь 50 популяций (2% от числа изученных) содержали устойчивые к болезни генотипы с частотой 0,2–56,4%. Скрининг 677 популяций ржи на устойчивость к стеблевой ржавчине показал, что в 13% из них (61 образец) встречались устойчивые растения с частотой 0,1–100 %. Среди изученных сортов-популяций (341) на устойчивость к мучнистой росе ржи в 12 из них, что составляет 3,5% от числа изученных, обнаружены устойчивые к болезни растения (Солодухина, 1986, 2003). Все сорта, в популяциях которых обнаружены устойчивые генотипы, возделывались в зонах, благоприятствующих развитию патогенов.

Согласно нашим данным, генетическое разнообразие ржи представлено небольшим числом популяций с единичными растениями, устойчивыми к бурой ржавчине и мучнистой росе (возбудителями их являются узкоспециализированные грибы), и большим числом популяций с растениями, устойчивыми к стеблевой ржавчине (возбудитель ее – широко специализированный патоген).

Обнаружение источников новых для селекции ржи признаков само по себе не решает вопроса, а лишь создает предпосылки для решения той или иной проблемы селекции.

Выявленные источники новых признаков, как учит Н. И. Вавилов, необходимо изучать с позиций прикладной генетики для установления генетического контроля признака, на основании чего разрабатывать рекомендации их использования в селекции новых сортов. Изучение источников устойчивости и иммунитета к патогенам, бурой, стеблевой ржавчинам и мучнистой росе показало, что в большинстве случаев устойчивость доминирует над восприимчивостью. В некоторых популяциях сортов встречаются генотипы как с моногенным, так и с дигенным контролем признака (Солодухина, 1986, 2003).

Экспериментально доказано, что специфическую устойчивость ржи к популяции возбудителя бурой ржавчины контролируют главные гены *Lr4*, *Lr5*, *Lr6*, *Lr7*, *Lr8*, *Lr10* (от leaf rust) (Солодухина, 1986, 1994, 2002) и *Lr-a*, *Lr9*, *Lr11*, *Lr12* (Roux et al., 2000; Ruge et al., 2001), к популяции стеблевой ржавчины – гены *Sr1*, *Sr2* (от stem rust) (Солодухина, Кобылянский, 2000, 2005), к популяции мучнистой росы – гены *Er* (от Erysiphe) (Кобылянский, 1974), *Rm2* (Kast, Geiger, 1982).

Исследования по созданию исходного материала для селекции на устойчивость к болезням проводили в направлениях, основные положения которых сформулированы еще в начале прошлого века Н. И. Вавиловым: «Практическая потребность в устойчивых против грибных заболеваний сортах хлебных злаков может быть удовлетворена двумя способами: во-первых, селекцией, в узком смысле этого слова, т. е. отбором устойчивых растений среди существующих форм злаков, во-вторых, при помощи скрещиваний между собой различных устойчивых и поражаемых растений» (Вавилов, 1913). Нами созданы доноры, сочетающие устойчивость к болезням с комплексом других полезных признаков (высокая урожайность, устойчивость к полеганию, зимостойкость, высокое качество зерна и др.).

Исходя из биологических особенностей ржи как перекрестноопыляемой культуры, из теоретических предпосылок, а также ресурсной обеспеченности предложена стратегия селекции сортов ржи с долговременной устойчивостью к болезням (Кобылянский, Солодухина, 1987; Солодухина, Кобылянский, 2011). Для решения проблемы долговременной устойчивости ржи к болезням нами предложено несколько основных направлений по созданию популяций: 1) с моногенным типом расоспецифической устойчивости к одной или нескольким болезням на основе использования высокоэффективных «древних» генов; 2) с расоспецифической устойчивостью к каждой болезни, которую обеспечивают нескольких главных генов; 3) сочетающих расоспецифическую устойчивость, контролируемую одним или несколькими высокоэффективными генами, с нерасоспецифической устойчивостью к болезни. Данная стратегия селекции ржи была использована при создании шести сортов озимой ржи, устойчивых к ржавчине и мучнистой росе.

Среди важнейших задач селекции ржи Н. И. Вавилов отмечал устойчивость к полеганию. Значимость этой задачи особенно обострилась в связи с необходимостью повсеместного создания сортов интенсивного типа, пригодных для индустриальных технологий. Основные признаки, обуславливающие устойчивость к полеганию растений, – высота, прочность соломины, устойчивость к стеблевым и корневым гнилям, мощность корневой системы, урожай зерна. Наиболее важный из них – высота растений, от которой на 80% зависит устойчивость ржи к полеганию.

Изучение генофонда мировых растительных ресурсов ржи в течение последних 45 лет позволило выявить ряд источников короткостебельности. Их генетическое и биологическое изучение привело к дифференциации признака короткостебельности по генетическому контролю и морфологическим особенностям, имеющим значение для селекции. В результате

этого определена селекционная ценность различных типов короткостебельности. Установлено, что генофонд ржи содержит 5 основных типов короткостебельности.

1. Полигенный рецессивный тип с промежуточным наследованием признака и влиянием цитоплазмы на степень его проявления. Источниками этого признака служат западноевропейские и отечественные сорта: Kustro, Carstens, Восход 1, Восход 2, Дюймовочка. Однако эти сорта при интенсивном возделывании склонны к полеганию. Г. И. Поповым (1979) выявлены растения с крайними значениями признака короткостебельности, имеющие высоту 70–85 см, и создан донор этого типа короткостебельности, который используется в селекции (Попов и др., 1986).

2. Карликовость, контролируемая одним рецессивным геном *ct* (от *compactum*) плейотропного действия (Федоров и др., 1970а; Смирнов, Соснихина, 1984). Источниками признака являются Московская карликовая, Ленинградская карликовая и многочисленные формы из генетической коллекции СПбГУ. Плейотропный эффект проявляется в укорачивании всех органов растений (корней, стеблей, междоузлий, листьев, колосьев, цветковых и колосковых чешуек, остей, пыльников, зерновок), что приводит к снижению продуктивности ржи. Этот тип карликовости впервые описан В. И. и В. Ф. Антроповыми в 1929 г. под названием пшеницевидная рожь.

3. Ветвистостебельная карликовость, сопровождаемая ветвлением стебля и колоса, контролируемая одним рецессивным плейотропным геном *br* (Суриков, Романова, 1971в) *syn. m* (от *multinodosum*) (Смирнов, Соснихина, 1984). Плейотропный эффект выражен в увеличении в 4 раза числа междоузлий и сильном уменьшении длины каждого междоузлия, длины и ширины листьев, мелкозерности, приводящих к низкой продуктивности растений. Впервые описана такая рожь, как живородящая, В. И. и В. Ф. Антроповыми в 1929 г., и она поступила в коллекцию ВИР в 1947 г. как карликовая ветвистостебельная рожь. Источники: Ветвистостебельная Алиева, Башкирская карликовая. Этот тип карликовости широко вовлекался в селекцию, но среди возделываемой ржи нет сортов с аналогичными признаками.

4. Доминантная короткостебельность, контролируемая одним доминантным геном *Н1* (от *humilus*), укорачивающим высоту растений диплоидной ржи до 40%, а тетраплоидной – до 55%. Признак доминантной короткостебельности генетически не сцеплен с другими признаками, приводящими к снижению зерновой продуктивности растений. Плейотропное действие гена, контролирующего короткостебельность, приводит к укорачиванию междоузлий соломины, увеличению кустистости растений, увеличению размеров листьев и колоса, увеличению числа колосков и зерен в колосе. Этот тип короткостебельности впервые описан в 1967 г., изучение его генетического контроля позволило создать доноры доминантной короткостебельности, положенные в основу развития нового направления в селекции ржи (Кобылянский, 1970, 1971, 1972). Донорами признака являются: естественный мутант Ем-1, Малыш 72 и его производные, а также местная рожь из Болгарии. Они повсеместно и эффективно используются при селекции неполегающих сортов ржи и тритикале в России и за ее пределами и дают высокий экономический эффект (Гончаренко, 1984, 2012; Кедрова, 2000; Пономарева, 2001, 2012). Согласно исследованиям ГСУ, затраты на выращивание каждого гектара неполегающей ржи снижаются на 25% (на 2 тыс. руб.). Использование генов доминантной короткостебельности позволяет, в среднем, на 12–15% увеличить реальную урожайность озимой ржи.

5. Короткостебельность, обусловленная трехузловостью растений, контролируемая двумя рецессивными комплементарными генами *tn 1* и *tn 2* (от *trinodis*), в связи с новизной еще не получила массового использования в селекции. Доноры признака: Тринодис 1, Тринодис 2 и Тринодис 4 (Кобылянский, 2007).

В процессе селекции короткостебельной ржи высота стебля уменьшилась на 40%, изменилась морфология и других органов, в частности увеличилось число колосков в колосе, изменились параметры листьев (Кобылянский, 1971). Логично предположить, что изменения размеров органов новых морфотипов растений могли привести к изменению характера накопления и направленности оттока продуктов фотосинтеза. С целью использования

этого явления в селекции проведены исследования, раскрывающие вклад различных органов растений в формирование урожая зерна. Установлено, что доминантно короткостебельная рожь по характеру накопления и оттока метаболитов изменила модель фотосинтеза растений из стеблевой, как у высокостебельной ржи, на листовую, как у пшеницы. Выявлено, что основные поставщики метаболитов для формирования урожая зерна короткостебельных растений – колос и два верхних листа. У короткостебельной ржи продукты фотосинтеза верхних листьев в течение всего периода налива зерна непосредственно поступают в зерновки, а не депонируются в стебель, как у длинностебельной ржи (Кобылянский, Бабужина, 2003; Kobylyansky, Babuzhina, 2007).

Выявленные особенности фотосинтеза и транспорта продуктов ассимиляции открывают дополнительную возможность увеличения продуктивности короткостебельной ржи. Увеличение потенциала продуктивности можно осуществить путем селекционного усовершенствования архитектуры растений. Предполагается изменение размеров колоса и площади двух верхних листьев как наиболее значимых органов растений в формировании урожая зерна. Используя эти рекомендации, селекционеры создали новые морфотипы ржи для селекции короткостебельных высокопродуктивных сортов (Тороп, 2011; Чайкин и др., 2012).

Задача, поставленная Н. И. Вавиловым, «... дать генетическую схему поведения свойств» и «отсюда сделать вывод практического порядка», частично решена при изучении изменчивости и наследования, основных хозяйственно ценных признаков (Кобылянский и др., 1989). Установлено, что большая густота стеблестоя доминирует над меньшей. Большинство количественных признаков – кустистость, масса зерна с растения и колоса, число зерен в колосе, масса 1000 зерен – наследуется промежуточно, с уклоном в сторону материнской формы. В отличие от пшеницы у ржи мелкозерность доминирует над крупнозерностью, что облегчает отбор и сохранение крупнозерных форм в F_2 и последующих поколениях.

Выявлено, что высокие хлебопекарные свойства контролируются двумя доминантными генами аддитивного действия, что, соответственно, определяет методы селекции на повышение качества зерна (Кобылянский, 1982).

Комплексными исследованиями сотрудников ВИР проведена оценка всего биоразнообразия ржи на качество зерна. Выявлены виды, обладающие крайне высокими показателями белка и лизина, и образцы сорно-полевой ржи, сочетающие высокие биохимические качества с высокими технологическими свойствами (Конарев и др., 1993).

Идея Н. И. Вавилова – изучать географическую изменчивость растений – предусматривала выяснение влияния географических факторов на изменчивость морфологических признаков, выяснение, каково взаимоотношение среды и наследственности и какие признаки являются консервативными и тем самым пригодными для селекционных целей.

Идея изучения географической изменчивости в наше время получила развитие как способ изучения исходного материала и изменчивости признаков применительно к задачам селекции. В результате исследования географической изменчивости озимой ржи установлены определенные закономерности изменчивости признаков:

- установлено уменьшение продолжительности вегетационного периода с севера на юг, в основном за счет сокращения периода до колошения растений. При этом географическая изменчивость шире, чем межсортовая;

- высота растений имеет тенденцию уменьшаться с запада на восток. Наиболее низкорослые растения формируются в Поволжье и Сибири. Географическая изменчивость высоты растений более чем втрое превосходит межсортовую;

- длина колоса увеличивается с северо-запада на юго-восток. Следовательно, формы ржи, получившие высокую оценку в Санкт-Петербурге и Москве, будут увеличивать длину колоса при выращивании в других зонах. Такая же закономерность установлена для числа колосков и зерен в колосе;

- масса 1000 зерен изменяется больше у диплоидной, чем у тетраплоидной ржи, уменьшаясь с севера на юг и с запада на восток;

- содержание белка в зерне ржи возрастает с северо-запада на юго-восток, географическая изменчивость не превышает сортовую;
- содержание лизина в зерне изменяется с такой же закономерностью, как и содержание белка, но процентное содержание лизина в белке остается неизменным во всех зонах возделывания.

Исходя из установленных закономерностей, поиск исходного материала для селекции и оценку сортов ржи по всем морфологическим признакам и качеству зерна целесообразнее проводить в условиях Северо-Западной зоны европейской части нашей страны. Выявленные здесь формы с положительной оценкой признаков непременно усилят эти признаки при выращивании во всех других зонах, что увеличивает их ценность как исходного материала для селекции.

Особенности климата России на территориях размещения посевов озимой ржи определяют необходимость создания высокозимостойких сортов. Исходя из различия типов зимостойкости – выпревания и вымерзания растений, необходимо создавать соответствующий исходный материал, отвечающий требованиям селекции. В связи с этим осуществлены анатомо-морфологические и биохимические исследования растений, обеспечивающие повышенную зимостойкость ржи (Кобылянский, 1982). Установлено, что морозостойкая рожь характеризуется узкими малыми розеточными листьями, имеющими мелкоклеточную структуру. Клетки эпидермиса листа имеют толстую внешнюю стенку в пределах 3,77–3,87 мкм. У слабоморозостойких растений внешняя стенка эпидермиса не превышает 2,82–2,98 мкм.

Определены факторы, вызывающие выпревание посевов озимой ржи в зимне-весенний период. Установлено, что причиной, обуславливающей выпревание растений, является их поражение возбудителями болезней, главным образом фузариозными грибами, среди которых *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. является определяющим (Кобылянский, 1975, 1982; Кобылянский и др., 1994; Шешегова, 2005).

Основная идея Н. И. Вавилова в области изучения ржи состоит преимущественно в поиске возможностей значительного увеличения ее продуктивности. В связи с этим в последние годы, в основном в нашей стране и Белоруссии, развивается новое направление в селекции ржи – использование полиплоидии (Кобылянский, 1975, 1982; Урбан и др., 2012).

Зарождается селекция гибридной ржи, основы которой разработаны в ВИРе. Формы ржи с признаком цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) открыты в 1962 г. (Кобылянский, 1962). На их основе после установления моногенного рецессивного генетического контроля признака в 1969 г. были созданы первые доноры и генетические системы ЦМС, давшие начало новому направлению – селекции гетерозисной ржи (Кобылянский, 1969). Работы по созданию гибридной ржи в России ведутся в ограниченных масштабах и лишь в некоторых селекцентрах (Гончаренко, 2001, 2005).

Известно, что зерно ржи превосходит пшеницу, ячмень и кукурузу по питательной и биологической ценности в связи с хорошей сбалансированностью аминокислотного состава белков. Белок зерна ржи по питательной ценности соответствует белку коровьего молока на 83%, а белок пшеницы на 41%. Однако использование зерна сортов традиционной ржи на корм животным ограничено присутствием в нем большого количества водорастворимых пентозанов (пятиуглеродных сахаров), представленных арабинозой и ксилозой, входящих в состав некрахмальных полисахаридов. Зерно ржи содержит водорастворимых арабиноксиланов в 2–2,5 раза больше, чем зерно других зерновых культур.

Водорастворимые арабиноксиланы в полимерном состоянии молекул характеризуются высокой гидрофильностью и способны поглощать воды в 8–10 раз больше своей массы, образуя вязкие гели (слизи), ограничивающие доступ пищеварительных ферментов к белкам, жирам и углеводам зерна. Кроме того, арабиноксиланы, покрывая слизью стенки кишечника, ограничивают всасывание и усвоение продуктов пищеварения.

В отношении возможности селекции зернофуражной ржи с низким содержанием водорастворимых пентозанов в зерне в научной литературе существуют две противоположные точки зрения. Западноевропейские и канадские специалисты в результате изучения ранее

созданных самоопыленных линий озимой ржи пришли к заключению, что создание малопентозановых популяций возможно на основе использования редко встречающихся линий, отвечающих требованиям селекции зернофуражной ржи (Falme et al., 1997; Kolasinska et al., 2001).

Специалисты из Польши и США на основе исследований ржи, пшеницы, тритикале с использованием замещенных линий пшеницы установили, что гены, контролирующие содержание пентозанов в зерне, разбросаны по всем хромосомам, что не дает возможности манипулировать признаком при селекции (Boros et al., 2001).

По проекту Россельхозакадемии «Разработать технологию селекции и создать популяционные сорта озимой ржи, пригодные для хлебопекарной, комбикормовой и перерабатывающей промышленности» в ВИРе в 2004 г. начаты исследования по развитию нового направления в селекции зернофуражной ржи – созданию ржи с низким содержанием водорастворимых пентозанов в зерне. Осуществлен поиск исходного материала для селекции. Для этой цели изучено более 400 образцов коллекции озимой ржи из генофонда ВИР. Установлено, что размах изменчивости содержания водорастворимых пентозанов в зерне находится в пределах 1,5–3,0%, что недостаточно для селекции малопентозановой ржи. Однако замечено, что разные популяции ржи в своем составе содержат единичные малопентозановые формы растений с частотой 0,1–20%. Последняя цифра относится только к одному образцу из 400 изученных (Кобылянский, Солодухина, 2008).

Разработаны методы идентификации и отбора селекционно ценных биотипов. Определены доминирование или сверхдоминирование высокого содержания водорастворимых пентозанов и рецессивный полигенный характер наследования низкого их содержания. Реципрокные скрещивания контрастных по признаку форм ржи показали отсутствие влияния отцовских компонентов на качество семян материнских растений по содержанию водорастворимых пентозанов в зерне (Кобылянский, Солодухина, 2009).

Установлено, что в подавляющем большинстве случаев зародыши низкопентозановых зерен, и только гомогенные генотипы (растения), проявляют признак низкопентозановости в потомстве. Среди фенотипически низкопентозановых зерновок гомогенные составляют малые доли процента, иногда – несколько процентов. Это зависит от уровня первоначальной частоты низкопентозановых форм в популяциях ржи.

По результатам предварительного анатомо-морфологического изучения ржи установлено уменьшение толщины перикарпия на 40–50% у низкопентозановых зерновок по сравнению с высокопентозановыми. Сопряженность двух факторов – малое содержание пентозанов в зерне и малая толщина оболочек – взаимно обусловлена. Эта причинно-следственная связь позволила нам сформулировать стратегию селекции низкопентозановой ржи. Формула стратегии: «Селекция ржи на снижение количества водорастворимых арабиноксиланов в зерне может быть осуществлена путем уменьшения доли оболочек в составе зерновок при улучшении химического состава эндосперма». Уменьшение доли оболочек в составе зерновки при уменьшении водорастворимых арабиноксиланов автоматически приводит к увеличению натуре зерна, процента крахмала, а также увеличению выхода муки за счет снижения количества отрубей.

Разработаны элементы технологии селекции сортов озимой ржи с низким содержанием водорастворимых пентозанов в зерне. С использованием разработанной технологии и стратегии селекции получены материалы, пригодные для формирования популяций ржи с низким содержанием водорастворимых пентозанов в зерне. На основе этих материалов созданы 7 популяций (предсортов) зернофуражной низкопентозановой озимой ржи. Семена популяций «предсортов» переданы в научно-исследовательские учреждения Российской Федерации для дальнейшего размножения, изучения кормовой ценности и последующего испытания, а также для развития нового направления в селекции озимой ржи.

Первые исследования хлебопекарных свойств зерна сортов низкопентозановой зернофуражной ржи, проведенные в Санкт-Петербургском филиале ГНУ НИИ хлебопекарной промышленности И. И. Кузнецовой и Н. С. Лаврентьевой, показали хорошие результаты.

Установлено, что низкое (0,58%) содержание водорастворимых арабиноксиланов в зерне не ухудшило его хлебопекарные качества.

Первые наши совместные исследования с И. В. Линеговой и ее сотрудниками (ВИР и СПб. Государственная академия ветеринарной медицины) убедительно показали, что зерно ржи низкопентозановых популяций охотно поедается и эффективно переваривается животными. При скармливании зерна ржи с низким (0,51%) содержанием водорастворимых пентозанов молодым крысам в течение 36 дней получен прирост массы тела каждой особи на 46,02 г, или 47,72%. При кормлении свинным комбикормом прирост составил 40,99 г, или 27,48%. Никакого отрицательного побочного влияния животные не испытывали. Полученные результаты убедительно доказывают правильность выбранного направления в селекции зернофуражной ржи.

Исследования рода *Secale*, проводимые в течение последних 70 лет в соответствии с «Программой», предложенной Н. И. Вавиловым, способствовали развитию теоретических и практических основ селекции ржи.

Список литературы

- Антропов В. И., Антропова В. Ф. Рожь СССР и сопредельных стран // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1929. Прилож. 36. 366 с.
- Антропов В. И., Антропова В. Ф. Селекция ржи // В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.–Л., 1935. Т. 2. С. 245–266.
- Антропов В. И., Антропова В. Ф. Рожь // В кн.: Культурная флора СССР. Хлебные злаки. Рожь, ячмень, овес. М.–Л., 1936. Т. 2. С. 3–95.
- Антропова В. Ф. Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. Зерновые культуры (рожь). М., 1947. Т. I. С. 390.
- Вавилов Н. И. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов // Труды сел. ст. при Моск. СХИ. 1913. Вып. 1. С. 1–118.
- Вавилов Н. И. О происхождении культурной ржи // Труды Бюро по прикл. ботанике. 1917. Т. 10. Вып. 7–10. С. 561–590.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Докл. на III Всерос. сел. съезде. Саратов, 1920. 16 с.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1926. Т. 16. Вып. 2. С. 14–103.
- Вавилов Н. И., Букин Д. Д. Земледельческий Афганистан // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1929. Прил. 33. 610 с.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Вавилов Н. И. Стенограмма. Детское село, 1936–1937.
- Вавилов Н. И. Новое звено в эволюции культурной ржи // В кн.: Президенту академии наук СССР В. Л. Комарову: К 70-летию научной деятельности. М.–Л., 1939. С. 167–173.
- Вавилов Н. И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям: (Ключи к нахождению иммунных форм) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1961. № 1. С. 117–157.
- Войлоков А. В. Генетический контроль изоферментов высших растений // Успехи современной генетики. 1978. Вып. 7. С. 150–170.
- Войлоков А. В. Генетическое картирование у ржи *Secale cereale* L. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2008. 32 с.
- Войлоков А. В., Смирнов В. Г. и др. Идентификация и локализация мутаций автофертильности у инбредных линий ржи // Генетика. 1994. Т. 30. № 8. С. 1057–1064.
- Гончаренко А. А. Пути повышения эффективности и результаты селекции озимой ржи в Центральном районе Нечерноземной зоны РСФСР. Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Немчиновка, 1984. 39 с.
- Гончаренко А. А. Методы селекции и перспективы создания гетерозисных гибридов F₁ озимой ржи на основе ЦМС // В кн.: Новые методы селекции озимых колосовых культур. Уфа, 2001. С. 13–21.
- Гончаренко А. А. Селекция инбредных линий озимой ржи // В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб., 2005. С. 329–342.

- Гончаренко А. А. Состояние производства и селекции озимой ржи в Российской Федерации // В кн.: Озимая рожь: селекция, семеноводство, технологии и переработка. Матер. всерос. науч.-практ. конф. Екатеринбург: Уральский НИИСХ, 2012. С. 5–11.
- Иванов А. П. Рожь. Л., 1961. 303 с.
- Кедрова Л. И. Озимая рожь в Северо-Восточном регионе России. Киров, 2000. 158 с.
- Кобылянский В. Д. Явление мужской стерильности у ржи // Сел. и семеноводство. 1962. № 3. С. 71.
- Кобылянский В. Д. К генетике цитоплазматической мужской стерильности у озимой ржи // Генетика. 1969. Т. 5. № 9. С. 43–46.
- Кобылянский В. Д. Новый тип короткостебельности у ржи // Вестник с.-х. науки. 1970. № 11. С. 56.
- Кобылянский В. Д. Новый источник короткостебельности для селекции неполегающей ржи // Вестник с.-х. науки. 1971. № 9. С. 58–62.
- Кобылянский В. Д. К генетике доминантного фактора короткостебельности у ржи // Генетика. 1972. Т. 8. № 2. С. 12–17.
- Кобылянский В. Д. Генетический фонд мировой коллекции ржи для решения важнейших проблем селекции // В кн.: ЭУКАРПИЯ. Конференция по селекции ржи. Польша. Познань, 1974. С. 46–47.
- Кобылянский В. Д. Рожь (Генетика, систематика, проблемы селекции). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1975. 57 с.
- Кобылянский В. Д. Рожь: Генетические основы селекции. М., 1982. 271 с.
- Кобылянский В. Д. Новые селекционные признаки озимой ржи // В кн.: Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Состояние, проблемы, перспективы. Тез. докл. II Вавиловской междунар. конф. СПб.: ВИР, 2007. С. 476–477.
- Кобылянский В. Д., Солодухина О. В. Стратегия селекции озимой ржи на устойчивость к основным грибным болезням // Бюл. ВИР. 1987. Вып. 171. С. 3–6.
- Кобылянский В. Д., Корзун А. Е. и др. Культурная флора СССР: т. II, ч. 1. Рожь. Л., 1989. 368 с.
- Кобылянский В. Д., Шешегова Т. К. и др. Селекция озимой ржи на устойчивость к выпреванию в Нечерноземной зоне России // Сел. и семеноводство. 1994. № 1. С. 28–31.
- Кобылянский В. Д., Бабужина Д. И. Фотосинтез различных органов растений короткостебельных форм озимой ржи // С.-х. биол. 2003. № 1. С. 67–72.
- Кобылянский В. Д., Солодухина О. В. Озимая рожь – резерв кормовой базы животноводства // С.-х. вести. 2008. № 2. С. 34.
- Кобылянский В. Д., Солодухина О. В. Основы селекции малопентозановой ржи // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 112–118.
- Конарев В. Г., Гаврилюк И. П. и др. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. (Теоретич. основы селекции. Т.1). М., 1993. 447 с.
- Пономарева М. Л. Научные основы селекции озимой ржи в республике Татарстан. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2001. 43 с.
- Пономарева М. Л., Пономарев С. Н. Ведущие направления селекции озимой ржи в Республике Татарстан // В кн.: Озимая рожь: селекция, семеноводство, технологии и переработка. Матер. всерос. науч.-практ. конф. Екатеринбург: Уральский НИИСХ, 2012. С. 59–62.
- Попов Г. И., Васько В. Т. и др. Селекция озимой ржи. Л., 1986. 240 с.
- Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи. Л., 1984. 264 с.
- Смирнов В. Г., Войлоков А. В. Автофертильные формы перекрестноопыляющихся растений и перспективы их использования в селекции озимой ржи // Селекция ржи. Матер. симп. EUCARPIA. Л.: ВИР, 1990. С. 19–27.
- Солодухина О. В. Создание доноров устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе для селекции диплоидной ржи. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 1986. 19 с.
- Солодухина О. В. Потенциал наследственной изменчивости ржи по устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе // Генетика. 1994. Т. 30, № 10. С. 1352–1362.
- Солодухина О. В. Генетическая характеристика образцов ржи по устойчивости к бурой ржавчине // Генетика. 2002. Т. 38. № 3. С. 1–10.
- Солодухина О. В. Генетические основы селекции озимой ржи на устойчивость к ржавчине и мучнистой росе. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2003. 36 с.
- Солодухина О. В. Гены ржи, контролируемые устойчивость к бурой и стеблевой ржавчинам // В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб., 2005. С. 544–559.
- Солодухина О. В., Кобылянский В. Д. Генетическая детерминация устойчивости ржи к стеблевой ржавчине // Генетика. 2000. Т. 36. № 5. С. 678–681.

- Солодущина О. В., Кобылянский В. Д. Принципы стратегии селекции сортов озимой ржи на долговременную устойчивость к грибным болезням // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2011. Т. 168. С. 79–89.
- Суриков И. М. К вопросу о распределении факторов альбинизма и частоте спонтанного мутирования в популяции ржи // Докл. АН БССР. 1959. Т. 3. № 5. С. 222–225.
- Суриков И. М. Распределение при скрещивании безантоциановой и безвосковой форм яровой ржи // Бюл. Ин-та биологии АН БССР. 1960. Вып. 4. С. 179–182.
- Суриков И. М. Генетика самофертильности у ржи. III. Самофертильность клонов и первого инбредного поколения озимой ржи // Генетика. 1971а. Т. 7. № 1. С. 16–29.
- Суриков И. М. Наследование двух хлорофильных aberrаций у ржи // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1971б. Т. 46. Вып. 1. С. 122–130.
- Суриков И. М., Романова Н. П. Материалы по факториальной генетике ржи (*Secale cereale* L.). II. Признаки ветвления стебля и отсутствия колосоножки // Генетика. 1971в. Т. 7. № 9. С. 13–21.
- Тороп Е. А. Морфологические закономерности формирования продуктивности озимой ржи (*Secale cereale* L.). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Рамонь, 2011. 46 с.
- Урбан Э. П. и др. Итоги и перспективы селекции озимой ржи в Белоруссии // В кн.: Озимая рожь: селекция, семеноводство, технологии и переработка. Матер. всерос. науч.-практ. конф. Екатеринбург: Уральский НИИСХ, 2012. С. 67–71.
- Федоров В. С., Смирнов В. Г. и др. Генетика ржи (*S. cereale* L.). IX. Плеотропный эффект наследственного фактора карликовости // Исследования по генетике. Л., 1967а. Вып. 3. С. 111–126.
- Федоров В. С., Смирнов В. Г. и др. Генетика ржи (*S. cereale* L.). VI. К генетике воскового налета // Исследования по генетике. Л., 1967б. Вып. 3. С. 104–111.
- Федоров В. С., Смирнов В. Г. и др. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). Сообщение 10. Характер наследования карликовости // Генетика. 1970а. Т. 6. № 3. С. 5–17.
- Федоров В. С., Смирнов В. Г. и др. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). Сообщение 12. Наследование опушения цветковых чешуй // Генетика. 1970б. Т. 6. № 6. С. 5–16.
- Чайкин В. В., Тороп А. А. и др. Результаты и направления селекции озимой ржи в Центрально-Черноземном селекцентре // В кн.: Озимая рожь: селекция, семеноводство, технологии и переработка. Матер. всерос. науч.-практ. конф. Россельхозакадемии. Екатеринбург: ГНУ Уральский НИИСХ, 2012. С. 39–43.
- Шешегова Т. К. Селекция озимой ржи на устойчивость к фузариозным болезням на Северо-Востоке нечерноземья России. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2005. 39 с.
- Boros D., Lukaszewski A. et al. Location of genes controlling of dietary fibre and arabinoxilans in rye // Proceed. of the EUCARPIA Rye Meeting. Radzicow, Poland. 2001. P. 78.
- Falme W., Dill P. et al. Developing rye germplasm for alternative uses: Quality assessment methods and progress from selection. // Vortr. Pflanzenzucht. 1997. V. 35. P. 129–138.
- Kast W. K., Geiger H. H. Studies on the inheritance of mildew resistance in rye. I. Results from inbred lines and F₁ crosses // Tag. Ber. Acad. Landwirtsch. Wiss. DDR, 1982. Bd. 198. H. 2. S. 497–5083.
- Kobylyansky V. D., Babuzhina D. I. Photosynthesis of different plant organs in short stem rye // Vortrage für Pflanzenzüchtung. 2007. H. 71. P. 62–65.
- Kolasinska I., Boros D. et al. Quantitative characteristics of rye inbred lines // Proceeding of the EUCARPIA Rye Meeting. Radzicow, Poland, 2001. P. 315–318.
- Korzun V., Malyshev S., Voylovkov A. V. A genetic map of rye (*Secale cereale* L.) combining RFLP, isozyme, protein, microsatellite and gene loci // Theor. Appl. Genet. 2001. V. 102. P. 709–717.
- Roux S. R., Ruge B. et al. Leaf rust resistance in rye: evaluation, genetic analysis and molecular mapping // Acta Phytopath. et Entomol. Hungarica, 2000. V. 35, No. 1–4. P. 65–73.
- Ruge B., Roux S. R. et al. Leaf rust resistance in rye: genetic analysis and mapping with molecular markers // In: Programme, Abstracts and List of Participants. EUCARPIA Rye Meeting. Radzicow, Poland, 2001. P. 30

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ОВСА И ЯЧМЕНЯ ДЛЯ ПЕРСПЕКТИВНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

И. Г. Лоскутов, О. Н. Ковалева, Е. В. Блинова

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

Резюме

В статье приводятся многолетние результаты изучения коллекции зернофуражных культур (овес, ячмень) в разнообразных условиях сети опытных станций ВИР. Представлены выделенные источники хозяйственно ценных признаков, которые могут быть использованы в селекции зернофуражных культур.

Ключевые слова: ячмень, овес, источники, доноры, хозяйственно ценные признаки.

GENETIC RECOURCES OF OATS AND BARLEY FOR PERSPECTIVE BREEDING DIRECTIONS

I. G. Loskutov, O. N. Kovaleva, E. V. Blinova

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

Summary

The paper offers the long-term data on the collection of cereal forage crops (oat, barley) studied under diverse conditions at experiment stations of VIR. The selected sources of economically important traits that can be used in cereal forages breeding are presented.

Key words: barley, oat, sources, donors, economically important traits.

Введение

В России в настоящее время овес и ячмень являются основными зернофуражными культурами. Около 60 % ячменя и более 80% овса, производимых в Российской Федерации, идет на фуражные цели для скота и птицы. В белке этих культур содержится весь набор незаменимых аминокислот, включая особо дефицитные – лизин и триптофан. Даже небольшое количество ячменя и овса в составе комбикормов способствует укреплению здоровья и выносливости крупного рогатого скота в период зимнего стойлового содержания; отмечается влияние зерна ячменя на повышение яйценоскости домашней птицы. Кроме того солома и мякина этих культур – хороший грубый корм для скота (Сурин, Ляхова, 1993; Филиппов, 2007). По данным С. Р. Левштанова (2006), ежегодный дефицит зерна ячменя в мире достигает 18 млн т. Такая же ситуация наблюдается и по овсу. С учетом необходимости развития животноводства и пивоваренной промышленности на российском зерновом рынке имеется устойчивый спрос как на фуражный, так и на пивоваренный ячмень. Кроме того, овес и ячмень – ценные продовольственные культуры для получения различных диетических продуктов. Вместе с тем урожайность данных культур в России в последние годы находится на недостаточном уровне. В связи с этим одним из главных вопросов современного сельскохозяйственного производства является стабилизация производства зерна по годам вне зависимости от изменения погодных условий (Баталова, 2011). Продуктивность сорта зависит от многих

элементов: продуктивной кустистости, массы зерна с главного колоса (метелки), длины колоса (метелки), числа колосков в колосе (метелке), числа зерен в колосе (метелке), массы 1000 зерен.

Создание скороспелых сортов зерновых культур – одна из главных проблем отечественного растениеводства. Она актуальна для всех регионов страны, но особенно для Нечерноземной зоны, Урала, Сибири и Дальнего Востока, в этих зонах с контрастным климатом наблюдаются ограниченная продолжительность активной вегетации растений, позднее прекращение весенних и раннее наступление осенних заморозков, опасность летних заморозков и периодические засухи (Глуховцев, 2005; Батакова и др., 2008). Продолжительность вегетационного периода – очень важный признак, и он напрямую связан с урожаем зерна, его качеством и посевными свойствами семян, поэтому лучшими по продуктивности будут среднеранние и среднеспелые сорта зернофуражных культур.

Получение потенциально высокого урожая зерна сельскохозяйственных культур должно сочетаться с другими хозяйственно ценными признаками и с устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам (Лукьянова и др., 1990; Родионова и др., 1994). Болезни не только угнетают растения, снижая крупность зерновки и урожай с единицы площади, но и ухудшают его качество за счет накопления продуктов жизнедеятельности патогенов. Наличие микотоксинов снижает стоимость и потребительские свойства зерна, оказывает отрицательное влияние на здоровье человека и животных. На первый план выходит проблема создания сортов, устойчивых к основным болезням, как самый безопасный способ борьбы с ними. Для создания новых сортов сельскохозяйственных растений, обладающих комплексом ценных признаков, высокой урожайностью и высоким качеством продукции в разнообразных условиях среды, требуется хорошо изученный исходный материал. Выделение источников по основным хозяйственно ценным признакам – одна из основных задач изучения мирового разнообразия ячменя и овса, представленных в коллекции отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) (Лоскутов, 2007; Лоскутов и др., 2007; Loskutov, Rines, 2011).

Вопрос о выборе наиболее перспективных родительских форм для скрещиваний из имеющегося разнообразия генетических ресурсов сельскохозяйственных растений до сих пор остается одним из самых трудных и ответственных моментов в селекционном процессе.

Коллекция ВИР служит основным источником нового исходного материала для обеспечения селекционных программ по созданию новых конкурентоспособных сортов сельскохозяйственных культур (Шевцов, Серкин, 2007).

Материалы и методы

В результате многолетней работы с мировым генофондом в ВИР собрана одна из самых больших в Европе коллекций ячменя и овса. Она насчитывает около 18000 образцов ячменя и более 13000 образцов овса разного географического происхождения (Лоскутов, 2009; Loskutov, 1999).

При работе с коллекцией зернофуражных культур особое внимание уделяется комплексному изучению образцов по важным хозяйственно ценным признакам и выявлению источников и доноров, которые проводятся согласно методике ВИР (Лукьянова и др., 1973; Лоскутов и др., 2012) и международным стандартам (Oat Descriptor List, 1985). Полевое изучение коллекции ячменя и овса проходит на опытных станциях ВИР, большинство из них находится в основных зонах выращивания сельскохозяйственных культур (Лоскутов, Ковалева, 2007).

Отдел генетических ресурсов овса, ржи, ячменя ВИР широко использует совместное изучение исходного материала, ориентированное на традиционные и новые направления се-

лекции, которые формируются при глобальных изменениях климатических и фитопатологических условий, а также при изменении технологических качественных требований при переработке зерна на кормовые и пищевые цели (Лоскутов, 2009). Совместные исследования сотрудники отдела проводят в тесном сотрудничестве с отделами биохимии и молекулярной биологии, физиологии растений, генетики и с лабораторией иммунитета растений ВИР; кроме того, большое значение для получения качественных результатов уделяется сотрудничеству с другими российскими НИИ и зарубежными партнерами (Лоскутов, 2007; Лоскутов и др. 2007).

Результаты и обсуждение

Большая совместная работа, проделанная в последнее время (2007–2011 гг.) коллективом ВИР по планомерному изучению мировых сортовых растительных ресурсов, вновь поступившего материала, и исследование его всеми доступными полевыми и лабораторными методами позволили выделить источники хозяйственно ценных признаков по всем изученным показателям.

Продолжительность вегетационного периода – очень важный признак в селекции овса, и он напрямую связан с урожаем зерна, его качеством и посевными свойствами семян. Среди скороспелых образцов, выделившихся в последнее время, следует отметить: Нептун (Украина), Rozmar (Чехия), Valentin (Словакия), V-14-S-4 (ЮАР), PI 629067, В 525-336, MF9714-36 (США), L-15 (Колумбия), Volta (Австралия).

Наиболее важными факторами, влияющими на длину вегетационного периода растения, особенно на его первую половину, являются продолжительность светового дня и температурный режим. Результаты проведенного многолетнего изучения совместно с отделом физиологии растений ВИР показали разнообразие реакций на фотопериод и яровизацию. Из выделенных в последнее время сортов культурных видов со слабой чувствительностью на фотопериод (ФПЧ) следует отметить образцы: ячмень – Ava, Jo 1479 (Финляндия), Centinella, S 351, S 339 (Мексика), Yerong, Kaputar (Австралия); овес – L-15 (Колумбия), Irwin, Wintaroo, Mitika (Австралия) и др.

Проблема короткостебельности тесно связана с устойчивостью зерновых культур к полеганию, которое занимает особое место в селекции этих культур. По результатам изучения последних лет как источники, сочетающие короткостебельность с повышенной зерновой продуктивностью метелки и хорошим качеством зерна, могут быть рекомендованы образцы и доноры овса из генетической коллекции, несущие аллель гена *Dw-6*: OT 207 (Канада), Pennline 6571, Pennlo (США), к-14174 (Австралия) и Omihī (Новая Зеландия) и аллель гена *Dw-8*: AV 21/1, AV 17/3/10 (Япония). Кроме того, по короткостебельности и устойчивости к полеганию выделялись следующие образцы: Ханоми 2 (Ленинградская обл.), NC Hulless (США), PI 629067, PI 629069, PI 629070, PI 629075, PI 629087 (США), Mitika (Австралия).

Продуктивность растений складывается из нескольких показателей: числа колосков и зерен в метелке, массы зерна с метелки, с растения и массы 1000 зерен. Нами выделены сорта, имеющие повышенную продуктивность колоса или метелки: из Ленинградской области (Песец и Фотей), Кировской области (Гунтер), Тюменской области (Малыш), Омской области (Иртыш), Адыгеи (Мезмай), Швеции (Baunteful), Чехии (Leo и Ardo), Великобритании (Arkle) и США (Fullbright).

По массе 1000 зерен были выделены образцы овса, имеющие величину этого показателя выше 50 г: Иртыш 23 (Омская обл.), Нептун (Украина), Zvolen (Словакия), AC Gwen (Канада), Furlong (Канада), MF 9521-79 (США).

Комплексный показатель продуктивности – масса зерна с единицы площади, и он значительно изменяется в зависимости от условий выращивания и особенностей сорта. Образцы, превышающие стандарт по массе зерна с 1 м²: Султан (Ленинградская обл.), Рысак (Ульяновская обл.), Пегас (Алтайский край), Кемеровский 90 (Кемеровская обл.), Нептун (Украина), Yuuka (Финляндия), Sirius II (Швеция), местный (Кения), Witterberg (ЮАР), Lancer (США).

Комплексная фитопатологическая оценка всего видового разнообразия рода *Avena* способствует выделению и использованию новых источников и доноров устойчивости для расширения генетической основы создаваемых сортов овса.

Высокий естественный инфекционный фон позволяет оценивать устойчивость образцов к наиболее вредоносным болезням в полевых условиях. Корончатая ржавчина ежегодно поражает посевы овса в период выметывания – созревания. Однако есть образцы, устойчивые к этой инфекции. Устойчивость к корончатой ржавчине проявили образцы: MF9714-36 (США), Volta, Kangaroo, Mitika (Австралия).

Красно-бурая пятнистость в той или иной степени ежегодно поражает растения овса. Нами выделены образцы, устойчивые к этому заболеванию: Пегас (Алтайский край), SW Betania (Швеция), Y 247-4 (США), местный (Эквадор).

Комплексной устойчивостью к грибным болезням обладали образцы овса Сибирский голозерный (Омская обл.), Leo (Чехия), Cornish (Великобритания), Местный к-14995 (Кения), NC Hulles, PI 629091 (США), Quaker 604 (Бразилия).

Вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) – очень вредоносное заболевание, которое может привести к полной гибели растений. В результате изучения выделено четыре устойчивых сорта овса из Канады: AC Rebel, AC Assiniboia, AC Pinnacle и AC Roland. Следует отметить, что сорт AC Rebel в своей родословной имеет источники толерантности к вирусу желтой карликовости ячменя и может служить генетическим источником по этому признаку.

Совместные исследования с лабораторией иммунитета ВИР позволили выделить образцы, устойчивые к поражению пыльной головней: Яков, Буланный (Московская обл.), Пируэт (Ульяновская обл.), Помор, Тайдон (Кемеровская обл.) и ряд голозерных образцов из США.

Интересные результаты были получены в совместных исследованиях с американскими коллегами из университета штата Миннесота (США) по яровому ячменю и с ВИЗР (Россия) по овсу. Эти исследования позволили выделить источники устойчивости обеих культур к фузариозу и накоплению микотоксинов в зерновках. Установлено, что наибольшей устойчивостью обладают голозерные формы ячменя и овса, но были также выделены и единичные пленчатые устойчивые образцы. Наиболее перспективны в этом отношении с многокомпонентной устойчивостью к фузариозу зерна староместные сорта овса дальневосточного и азиатского происхождения (Амурская обл., Монголия, Япония и Китай) и селекционные сорта Аргамак из Кировской области и Kigomi из Японии. Кроме того, следует отметить продуктивные голозерные сорта: Вятский голозерный из Кировской области, Тюменский голозерный из Тюменской области, Левша из Кемеровской области, Сибирский голозерный из Омской области и пленчатые – Кубанский из Краснодарского края, Борси и Сона из Ленинградской области, Кировец из Кировской области, Дерби и Пируэт из Ульяновской области, как устойчивые к фузариозной инфекции.

Изучению традиционных биохимических параметров уделяется должное внимание. Совместно с отделом биохимии и молекулярной биологии ВИР из изученного набора последних поступлений ячменя были выделены местные образцы с высоким (более 15%) содержанием белка из Узбекистана, Таджикистана, Ирана, Афганистана, Индии и Эфиопии.

К важнейшим биохимическим компонентам, повышающим пищевое значение овса, относятся жиры, β-глюканы, токоферолы, стеролы, авенантрамиды и другие компоненты. В

настоящее время это направление изучения коллекции – наиболее перспективно. Совместно с отделом биохимии и молекулярной биологии ВИР изучен набор сортов овса на содержание масла в зерновке и его жирнокислотный состав. Некоторые образцы имели более 7% масла в зерновке: голозерные – местные образцы из Китая, Монголии, Великобритании и Вятский голозерный из Кировской области, пленчатые – местный сорт из Японии, Аргамак из Кировской области и Пируэт и Дерби из Ульяновской области.

По жирнокислотному составу следует отметить, что почти все изученные образцы имели содержание олеиновой кислоты, наиболее ценной, на уровне 40%, что соответствует содержанию данного компонента в подсолнечном масле. Некоторые образцы имели этот показатель выше 40% – местные голозерные образцы из Китая, пленчатые местные формы из Испании и Великобритании, районированные сорта – Вятский голозерный, Кировец, Аргамак, Гунтер, Фауст из Кировской области и Пируэт из Ульяновской области. Кроме того, следует отметить, что наибольшие показатели по содержанию пальмитиновой, олеиновой и линолевой кислот – у голозерных сортов местный из Монголии, Вятский голозерный из Кировской области и пленчатых Аргамак и Фауст из Кировской области, Пируэт из Ульяновской области.

Совместное изучение с пивоваренной компанией «Балтика» образцов голозерного ярового ячменя на содержание β -глюканов показало, что в среднем двурядные формы ячменя имели эти показатели в 1,5 раза выше по сравнению с шестирядным ячменем. Также в совместных исследованиях с компанией «Протеин+» были выделены источники высокого содержания некрахмалистого полисахарида β -глюкана у образцов овса. Наибольшие показатели были определены у сортов Пушкинский голозерный (Ленинградская обл.), Привет (Московская обл.), Кировец (Кировская обл.), Конкур (Ульяновская обл.), Помор (Кемеровская обл.) и Vogus (Германия). Ячмень и овес, имеющие такие высокие качественные показатели, могут быть эффективно использованы в комбикормовой, пищевой промышленности и для диетических целей.

В результате проведенного изучения новых поступлений в коллекцию ячменя за последние пять лет как высокоурожайные, превышающие стандарт более чем на 115% выделены для Центрального Черноземного региона сорта Северянин (Ленинградская обл.), Ворсинский (Алтайский край), Одесский 22, Козак, Персей (Украина); для Центрального Нечерноземного региона – Одесский 22, Донецкий 15, Оболонь, Гармония (Украина), Маргрет (Германия), Jelen (Югославия), Etienne (Канада); для Северо-Западного региона – Соборный, Юкатан (Украина), Marni, Kruger (Германия).

Крупность зерна, выраженная через массу 1000 зерен, является одним из важнейших элементов структуры урожайности. В качестве источников крупнозерности выделены сорта: для Центрального Черноземного региона – Ворсинский (Алтайский край), Одесский 22, Козак (Украина), Sloop SA, Macraу (Австралия); для Центрального Нечерноземного региона – Сокол (к-30827, Ростовская обл.), Одесский 22, Донецкий, Оболонь, Гармония (Украина), Рек (Югославия); для Северо-Западного региона – Ястреб (Ростовская обл.), Вадим (Краснодарский край), Юкатан (Украина), Marni, Kruger (Германия), Sloop VIC, Maritime (Австралия). На данный признак оказывают значительное влияние погодные условия, нарушение влагообеспеченности и минерального питания растений в период формирования и налива зерна. Следует отметить сорт Ворсинский (Алтайский край), который на протяжении трех лет изучения, контрастных по погодным условиям, формировал зерно практически с одинаковой массой 1000 зерен (50,0–50,5 г).

Одним из признаков, отрицательно влияющих на урожайность сорта в условиях повышенного увлажнения, длинного светового дня, является полегание. Полегание приводит к потере 10–50% урожая, препятствует механизированной уборке, ухудшает качество зерна и

семян (Ковалев, Касаева, 1990). Выделены устойчивые к полеганию образцы с прочной и укороченной соломиной: Муссон (Приморский край), Соборный, Казковский, Юкатан, Одесский 22, Гармония, Персей (Украина), Kristaps (Латвия), Xanadu, Kruzer (Германия), Jelen (Югославия), Sloop SA, Macray (Австралия).

Большинство посевов ячменя ярового в России размещено в районах с неблагоприятными климатическими условиями. Для этих регионов, с коротким периодом вегетации, необходимы скороспелые сорта, у которых процессы роста и развития происходят интенсивнее, чем у позднеспелых. В качестве источников скороспелости выделены сорта: Вадим (Краснодарский край), Одесский 22 (Украина), C-226 ZDM 1422, Dagi barley (Китай) и сорта из Австралии – Hoop SA, Sloop VIC, Yorra, Grout.

К основным факторам, лимитирующим получение высокого урожая качественного зерна, относятся вредоносные болезни. Слабым местом современных сортов ячменя является их восприимчивость к возбудителям болезней и вредителям, что не позволяет им реализовывать высокий потенциал продуктивности (Анисимова, 2006). Наиболее вредоносные болезни: мучнистая роса, пятнистости листьев, головневые болезни (из-за отсутствия протравливания семян).

Наиболее устойчивыми (7 баллов) к возбудителям листовых пятнистостей были сорта: Медикум 336 (Саратовская обл.), Муссон (Приморский край), Прикумский 47 (Ставропольский край), Гетьман, Одесский 22, Оболонь (Украина), Белорусский 76 (Белоруссия), Илек 9 (Казахстан), Roosii (Эстония), Klinta (Латвия), Pongo, Prefect (Швеция), Prestige, Prosa, Atribut, Madera, Heris, Amulet, Maridol (Чехия), Messina (Германия), Albright (Канада). Были выделены источники устойчивости к ринхоспориозу: Безенчукский 2 (Самарская обл.), Пивденный (Украина), Местный (Узбекистан), H-2212 (Эфиопия).

За период изучения 2002–2010 гг. не поразились пыльной головней следующие сорта: Колизей (Архангельская обл.), Зевс (Белгородская обл.), ГЦ 250 (Московская обл.), Титан (Воронежская обл.), Адамовский 1 (Оренбургская обл.), Сигнал (Новосибирская обл.), Петр, Симон, Лука (Кемеровская обл.). Устойчивыми к каменной головне были Соборный (Украина), Toledo (Великобритания), Sloop SA, Sloop VIC, Dhon (Австралия).

При изучении коллекции ячменя выделены источники с комплексной устойчивостью к пыльной и каменной головне: Щедрый (Ростовская обл.), Докучаевский 15 (Воронежская обл.), Родник Прикамья, Купец (Кировская обл.), Симон (Кемеровская обл.), Clearwater и Nahby (США).

В результате полевых исследований выделен набор устойчивых образцов при сильной инфекционной нагрузке. Устойчивость к мучнистой росе проявили сорта Астер, Веслец, H 5602 (Болгария), Barlena, Elektra, Anthere, Duet, Tokio (Германия), Kimono, Aimable, Акмее, Fakir (Франция), Chan tung, Hangmi (Южная Корея).

Устойчивость к карликовой ржавчине отмечена у сортов Федор (Краснодарский край), Amina, Mohican, Orblonde (Франция), Астер, Искра, Рерун, Зенит (Болгария), Novosadski 519, Novosadski 525, Novosadski 529 (Югославия).

Совместно с ВИЗР (Россия) и американскими коллегами из университета штата Миннесота (США) среди районированных сортов ячменя были выделены источники устойчивости к наиболее вредоносной угандийской расе (Ug99) стеблевой ржавчины – это Каскад, Кедр (Краснодарский край), Прикумский (Ставропольский край) и среднеустойчивый сорт Задонский 8 (Ростовская обл.).

Заключение

Таким образом, коллекция зернофуражных культур ВИР является основным источником исходного материала по важнейшим направлениям селекции ячменя и овса. Выделенные источники селекционно ценных признаков этих культур передаются в более чем 25 селекционных центров Российской Федерации для использования в селекционном процессе, для создания новых продуктивных сортов.

Список литературы

- Анисимова А. В.* Характеристика генетического разнообразия ячменя по устойчивости к возбудителям пятнистостей листьев и создание исходного материала для селекции. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2006. 18 с.
- Батакова О. Б., Хорева В. И., Ковалева О. Н., Лоскутов И. Г.* Источники скороспелости и качества зерна ярового ячменя для условий Европейского Севера России // Селе. и семеноводство. 2008, № 3, С 21–25.
- Баталова Г.А.* Состояние и перспективы селекции и возделывания зернофуражных культур в России // Зерновое хоз-во России. 2011. № 3. С. 11–14.
- Глуховцев В. В.* Селекция ярового ячменя в Среднем Поволжье. Самара, 2005. 233 с.
- Ковалев В. М., Касаева К. А.* Полегание посевов зерновых культур и практика применения ретардантов // С.-х. биология. 1990. № 1. С. 72 – 81.
- Левитанов С. Р.* Особенности производства семян ярового ячменя // Новое сельск. хоз-во. 2006. № 2. С. 46–49.
- Лоскутов И. Г.* История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2009. 294 с.
- Лоскутов И. Г.* Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2007. 336 с.
- Лоскутов И. Г., Кобылянский В. Д., Ковалева О. Н.* Итоги и перспективы исследований мировой коллекции овса, ржи и ячменя // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2007. Т. 164. С. 80–100.
- Лоскутов И. Г., Ковалева О. Н.* Источники хозяйственно ценных признаков для селекции ячменя // Сб. трудов конф.: «Современные принципы и методы селекции ячменя». Краснодар, 2007. С. 129–133.
- Лоскутов И. Г., Ковалева О. Н., Блинова Е. В.* Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. СПб.: ВИР, 2012. 63 с.
- Лукьянова М. В., Родионова Н. А., Трофимовская А. Я.* Методические указания по изучению мировой коллекции ячменя и овса. Л., 1973. 29 с.
- Лукьянова М. В., Трофимовская А. Я., Гудкова Г. Н., Терентьева И. А., Ярош Н. П.* Культурная флора СССР. Т. 2. Ч. 2. Ячмень. 2-е изд. Л., 1990. 421 с.
- Родионова Н. А., Солдатов В. Н., Мережко В. Е., Ярош Н. П., Кобылянский В. Д.* Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. Овес. 2-е изд. М.: Колос, 1994. 367 с.
- Суринов Н. А., Ляхова Н. Е.* Селекция ячменя в Сибири. Новосибирск, 1993. 291 с.
- Филиппов Е. Г.* Особенности селекции адаптивных сортов ячменя для различных регионов РФ // Тез. докл. «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке». С-Петербург, 2007. С. 619–621.
- Шевцов В. М., Серкин Н. В.* Учение Н. И. Вавилова в селекции ячменя на Кубани // Тезисы докладов «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке». СПб, 2007. С. 645–646.
- Loskutov I G.* Vavilov and his Institute. A history of the world collection of plant resources in Russia. IPGRI. Rome, Italy, 1999. 190 p.
- Loskutov I. G., Rines H.* *Avena L.* Wild Crop Relatives: Genomic & Breeding Resources. Springer, Heidelberg, Berlin, New York, 2011. P. 109–184.
- Oat Descriptor List.* IBPGI. Rome, Italy, 1985. 35 p.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ОБЫКНОВЕННОЙ ЗЛАКОВОЙ ТЛЕ¹

Е. Е. Радченко

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

Резюме

Обсуждается проблема устойчивости генетических ресурсов зерновых культур к обыкновенной злаковой тле. Приведены сведения о вредоносности, эколого-биологических особенностях, внутривидовой изменчивости насекомого, типах и механизмах устойчивости растений. Представлен обширный материал по наследованию устойчивости пшеницы, ячменя, овса, ржи и сорго к тле, а также селекционному использованию источников устойчивости. Обсуждаются возможности пополнения запаса эффективных генов устойчивости за счет изучения коллекции культивируемых злаков, интрогрессии и создания мутантных форм. Показано, что результаты изучения устойчивости генетических ресурсов зерновых культур к обыкновенной злаковой тле подтверждают сформулированные Н. И. Вавиловым законы естественного иммунитета растений к вредным организмам.

Ключевые слова: зерновые культуры, обыкновенная злаковая тля, устойчивость.

GENETIC DIVERSITY OF CEREAL CROPS FOR GREENBUG RESISTANCE

E. E. Radchenko

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

Summary

The problem of cereal crops genetic resources resistance to the greenbug is discussed. Data about injuriousness, ecological and biological features, intraspecific variability of the insect as well categories and mechanisms of plant resistance are reviewed. Voluminous literature about greenbug resistance inheritance in wheat, barley, oat, rye and sorghum and deployment of the resistant germplasms in plant breeding are presented. The possibilities of effective genes for resistance replenishment by means of cultivated cereals genetic resources study, introgression and mutant accessions development are discussed. It is shown that the results of studies on cereal crops genetic resources for greenbug resistance confirm the laws on natural immunity of plants to harmful organisms which were stated by N. I. Vavilov.

Keywords: cereal crops, greenbug, resistance.

Обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* Rondani (Homoptera, Aphididae) – один из наиболее опасных вредителей зерновых культур. Даже при сравнительно невысокой численности насекомого может отмечаться существенное снижение урожая. Наиболее ощутимый вред озимым и яровым посевам фитофаг наносит при миграции на поля в фазу всходов (Pike, Schaffner, 1985). В опытах Т. L. Harvey, Н. L. Hackerott (1970) потери урожая зернового сорго, в зависимости от срока и интенсивности заселения тлей, варьировали от 2 до 45%. В 1968 г. практически во всех соргосеющих районах США на площади свыше 7,5 млн акров наблюдалась вспышка массового размножения тли, при этом ущерб, нанесенный посевам, превысил 68 млн долларов (Соррочк, 1969). Потери урожая зернового сорго в нашей

¹ Работа частично финансировалась РФФИ (грант № 12-04-00710).

стране при массовом размножении насекомого могут превышать 85% (Бадулин, Любименко, 1998). В лесостепи северного Зауралья масса 1000 зерен пшеницы в результате питания обыкновенной злаковой тли снижалась на 18% (Шуровенков, 1977). Снижается не только урожай зерна, но и выход зеленой массы, соломы, рост корней (Будник, 1977; Harvey, Hackerott, 1974; Pike, Schaffner, 1985).

Питание тли вызывает качественные изменения в биохимическом составе растений и ведет к серьезным изменениям в физиологических процессах – например, в поврежденных листьях накапливаются свободные аминокислоты, что обычно наблюдается в стареющих растительных тканях (Dorschner et al., 1987). Питание обыкновенной злаковой тли на всходах ячменя вызывает снижение содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза в листьях, большую интенсивность дыхания (Gerloff, Ortman, 1971). Заселение ячменя и сорго *S. graminum* обуславливает изменение метаболизма растений, сходное с воздействием засухи (Behle, Michels, 1993; Cabrera et al., 1995) и может повлечь за собой увеличение восприимчивости растений ячменя к заморозкам (Kantack, Dahms, 1957).

Известно, что насекомое является важным переносчиком вирусных заболеваний. Показано также, что сильное повреждение *S. graminum* ряда образцов сорго может способствовать распространению бактериозов (Радченко, Аббасов, 1992).

Эколого-биологические особенности обыкновенной злаковой тли

Насекомое питается на культурных и дикорастущих злаках в южных регионах России. Северная граница ареала доходит до Москвы (Шапошников, 1964). Наиболее значительный ущерб обычно причиняет сорго. Насекомое зимует на озимых и дикорастущих злаках, весной и в начале лета вредит на зерновых колосовых и овсе, а в июне массово мигрирует на всходы сорго.

Зимуют преимущественно яйца. Отрождение личинок из перезимовавших яиц обычно происходит в начале – середине мая. В конце мая появляются расселительницы. С повышением среднесуточной температуры в колониях преобладают бескрылые самки. Наибольшая численность вредителя наблюдается в конце июня – июле (Морошкина, 1930; Якушев, Добрякова, 1980). Оптимальная температура для развития бескрылых партеногенетических самок составляет 20–21°C при относительной влажности воздуха 65–70% (при этих условиях тли живут до 35 дней и рожают до 80 личинок), для крылатых партеногенетических самок – 25,8°C при влажности воздуха 70% (тли живут 17–20 дней и рожают до 42 личинок) (Цинцадзе, Надирадзе, 1977). Продолжительность личиночного развития тли равняется примерно 8 дням (Невский, 1929). Нижний температурный порог нимфального развития составляет 5,86°C, верхний – 28,33°C (Walgenbach et al., 1988). По мнению R. Kirkland et al. (1981), увеличение смертности нимф и замедление скорости их развития вызывает повышение температуры до 35°C.

В период созревания яровых злаков численность тлей на полях снижается. После появления всходов озимых наблюдается массовый лёт насекомых (Морошкина, 1930; Harvey et al., 1982). В октябре появляются самцы и самки, но одновременно происходит и партеногенетическое размножение. На появление полового поколения основное влияние оказывает фотопериод (Якушев, Добрякова, 1980), но на изменение доли яйцекладущих особей влияет также температура (Puterka, Slosser, 1983). В середине октября начинается яйцекладка, которая продолжается до наступления морозов. Одна самка способна отложить в естественных условиях при среднесуточной температуре 8,6°C не более 12 яиц за период своей жизни, равный 38 дням. Яйца откладываются обычно за влагище листа, небольшими группами по 2–4 (Морошкина, 1930). Понижение ночных температур до 0°C и ниже останавливает рост популяций тлей (Arnold, 1981).

В бывшем СССР обычно развивается до 15 поколений вредителя в год (Морошкина, 1930; Цинцадзе, Надирадзе, 1977). В некоторых странах (например, юг США) отмечено 20 и

более поколений в год (Dahms, Storcks, 1973), а также круглогодичное партеногенетическое размножение. Для массового размножения вредителя благоприятна прохладная и влажная погода в предыдущий год (Dahms, Storcks, 1973).

Тля повреждает преимущественно листья. В местах питания наблюдается хлороз или покраснение (у сорго). Затем лист все больше обесцвечивается, желтые пятна сливаются, и лист начинает усыхать с верхушки. При сильном заселении до начала колошения поврежденные растения не выколашиваются (Морошкина, 1930; Бей-Биенко и др., 1941). Пищевая специализация обыкновенной злаковой тли довольно широка. Так, Е. М. Патч (Patch, 1938) приводит список 62 растений-хозяев вредителя. Позднее была исследована возможность питания насекомого на ряде других хозяев (Dahms et al., 1954; Jackson et al., 1981). Наиболее предпочтительной зерновой культурой для питания является ячмень, наименее предпочтительными – рожь (Знаменский, 1926; Schweissing, Wilde, 1979) и рис (Wilson, Starks, 1981).

Типы и механизмы устойчивости

Устойчивость растений – одна из основных причин, лимитирующих вредоносность тли. Селекция устойчивых генотипов растений – радикальный и, вместе с тем, наиболее дешевый и экологически безопасный способ борьбы. В результате роста потерь окупаемость селекции на иммунитет растет быстрее, чем ее стоимость. Подсчитано, что возделывание устойчивых к обыкновенной злаковой тле гибридов сорго в штате Канзас увеличивает доход по меньшей мере на 3,57 млн долларов (Reese et al., 1990).

По общепринятой классификации Р. Пайнтера (1953), отражающей экологические аспекты взаимоотношений членистоногих с растениями, выделяют три типа (часто – категории, «механизма») устойчивости: непередпочитаемость = антиксеноз (Kogan, Ortman, 1978), т. е. отвергание растения при возможности выбора, антибиоз (неблагоприятное воздействие на жизнеспособность фитофагов при питании) и толерантность (выносливость). Все типы устойчивости могут проявляться одновременно у одного растения-хозяина и обуславливаться одним и тем же фактором.

В случае если легко тестируемые морфологические и биохимические маркерные признаки устойчивости отсутствуют, литературные сведения о взаимосвязях между различными механизмами устойчивости скудны и довольно противоречивы. Эксперименты с обыкновенной злаковой тлей на дикорастущем ячмене *Hordeum chilense* показали, что различные типы устойчивости контролируются разными генами. С помощью пшенично-ячменных дополненных линий в пяти хромосомах локализовано несколько генов антиксеноза, антибиоза и толерантности (Castro et al., 1995, 1996). Различные типы устойчивости пшеницы и амфиплоидов тритордеума (*Hordeum chilense* × *Triticum turgidum*, 2n = 42) к обыкновенной злаковой тле проявлялись независимо и контролировались разными генами (Castro et al., 1998, 2001). Анализ устойчивости образцов пшеницы к *S. graminum* выявил различие генетических систем, контролирующих три типа устойчивости к насекомому и, более того, продолжительность развития и плодовитость тли (т. е. проявления антибиоза) контролируют также разные гены (Castro et al., 1999). Образцы пшеницы с генами *Gb3*, *Gbx* и *Gbz* характеризуются тремя типами устойчивости к биотипам Е и I обыкновенной злаковой тле, однако при взаимодействии с биотипом К антиксеноз не обнаруживается (Zhu et al., 2005b). С другой стороны, у почти изогенной линии TXGBE273 с геном устойчивости *Gb3* к *S. graminum* проявляются все 3 типа устойчивости, которые не выявлены у восприимчивого аналога TXGBE281 (Weng et al., 2004).

В наших опытах (Радченко и др., 2007) получены данные, подтверждающие гипотезу о том, что антиксеноз и антибиоз злаков к *S. graminum* есть следствие плейотропного действия одних и тех же генов устойчивости растения-хозяина. Об этом свидетельствовало совпадение расщепления по антиксенозу и антибиозу в случаях моногенного (ген *Sgr4*), дигенного (*Sgr1*, *Sgr2* и *Sgr7*, *Sgr8*) контроля устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле и для комплексно взаимодействующих генов (*Sgr9*, *Sgr10*). В результате длительного размножения

клона *S. graminum* на образце сорго к-1206, защищенном одним геном устойчивости, наблюдали коррелированное изменение антибиоза и антиксеноза. Кроме того, соматоклональные мутанты, в отличие от исходных сортов пшеницы и ячменя, обладали и антиксенозом, и антибиозом к тле. Повышение при мутагенезе уровня двух типов устойчивости свидетельствует о возможном тождестве их генетического контроля (Radchenko, Tyryshkin, 2004). На наш взгляд, хотя и возможен различный генетический контроль антиксеноза и антибиоза, гораздо чаще отмечается их тождество. В то же время можно достаточно уверенно утверждать, что генетическая природа выносливости отличается от антиксеноза и антибиоза. Толерантность обычно связывают с быстрыми темпами развития и высокой компенсаторной реакцией растений, т. е. с неспецифичными по отношению к вредителям генетическими системами.

Н. И. Вавилов (1986) естественный (врожденный) иммунитет растений к вредным организмам делил на родовой и видовой (связан со специализацией паразитов по родам и видам растений-хозяев, обусловлен процессом дивергенции хозяев и паразитов в их эволюции), а также сортовой. «Обычный сортовой иммунитет» Николай Иванович подразделял на активный (физиологический), связанный с активной реакцией хозяина, сопровождающийся физиологическими и химическими реакциями, и пассивный. В свою очередь пассивный иммунитет можно разделить на структурный (механический), который обусловлен морфологическими и анатомическими особенностями сортов, и химический, связанный с наличием в тканях растений определенных химических веществ. Особую категорию, по существу не имеющую отношения к иммунитету, составляет уход растений от поражения в силу скороспелости. Иммунитет, по Н. И. Вавилову, – это обычно результат взаимодействия многих слагаемых. В литературе обсуждаются механизмы пассивного, а в последнее время, и активного иммунитета зерновых культур к *S. graminum*.

Образцы сорго без воскового налета или с незначительным налетом слабо заселяются *S. graminum*. Отсутствие налета контролируется рецессивными генами *bm1* и *bm2*, слабый восковой налет обусловлен рецессивными генами *h1*, *h2* и *h3*, при этом антиксеноз не проявляется в фазе всходов. Устойчивость образцов Shallu Grain и IS 809 наследуется независимо от генов *bm* (Peiretti et al., 1980; Starks, Weibel, 1981; Peterson et al., 1982; Weibel, Starks, 1986). Опушение листьев пшеницы не снижает заселенность растений обыкновенной злаковой тлей (Бурдун, Гуйда, 1978; Starks, Merkle, 1977). Растения, характеризующиеся наиболее быстрым прохождением уязвимых для насекомых этапов органогенеза, меньше страдают от повреждения тлями. Так, скороспелые сорта ячменя и сорго слабо повреждаются обыкновенной злаковой тлей (Atkins, Dahms, 1945; Teetes, Johnson, 1974).

Толерантность пшеницы и ячменя к обыкновенной злаковой тле тесно связана с концентрацией свободных ауксинов в растениях и способностью насекомого извлекать эти фитогормоны. Толерантные сорта содержат меньше ауксинов (Maxwell, Painter, 1962a, b). Устойчивость зерновых культур к обыкновенной злаковой тле может быть обусловлена повышенным содержанием бензилового спирта (Juneja et al., 1972). Однако метаболиты бензилового спирта не влияют на репродукцию тли (Juneja et al., 1975; Juneja, Gholson, 1976). Устойчивость пшеницы, ячменя и сорго к *S. graminum* коррелирует с высоким содержанием фенолов и флавоноидов в тканях растений (Todd et al., 1971; Dreyer, Jones, 1981).

Ряд исследователей отмечает токсическое и антифидантное действие циклических гидроксамовых кислот и их метаболитов, присутствующих в растениях злаковых культур (ДИМБОА, ДИБОА, МБОА, БОА), на злаковых тлей и других фитофагов, а также на возбудителей болезней. Так, различные виды семейства *Gramineae* с относительно высокой концентрацией гидроксамовых кислот устойчивы к *S. graminum* (Argandoña et al., 1981, 1982; Zuñiga et al., 1983; Corcuera et al., 1985). Наиболее высокая концентрация гидроксамовых кислот у злаков обнаруживается в молодых растениях (Argandoña et al., 1981; Zuñiga et al., 1983).

В растениях кукурузы ДИМБОА содержится в виде глюкозида, т. е. в комбинации с глюкозой. Было показано, что присутствие ДИМБОА или глюкозида контролируется геном

Bx (Hamilton, 1964; Couture et al., 1970), однако в опытах Дж. А. Клана с соавторами (Klun et al., 1970) выявлен количественный характер наследования содержания ДИМБОА. Анализ гибридов от скрещивания четырех инбредных линий (*BxBx*, *bxbx*, В49, В37) показал, что высокая концентрация гидроксаматов у линии *BxBx* контролируется главным неполностью доминантным геном, у линий В37 и В49 – генами с меньшим эффектом (предположительно, 2 и 5 локусов соответственно) (Dunn et al., 1981). В настоящее время установлено, что синтез гидроксаматов у кукурузы контролируют гены *Bx1 – Bx7* (Jonczyk et al., 2008). У пшеницы идентифицировали контролирующие синтез ДИМБОА и ДИБОА гены *TaBx1 – TaBx5* – ортологи *Bx1 – Bx5*. Гены локализованы в геномах *A*, *B* и *D*: *TaBx1A–TaBx5A*, *TaBx1B–TaBx5B* и *TaBx1D–TaBx5D*. Гомологи, локализованные в геноме *B*, вносят наиболее высокий вклад в биосинтез гидроксаматов гексаплоидной пшеницы (Nomura et al., 2002, 2003, 2005). В растениях *Hordeum brachyantherum*, *H. flexuosum*, *H. lechleri* и *H. roshevitzii* выявили ДИБОА, причем у *H. lechleri* (высокое содержание ДИБОА) идентифицировали ортологи *Bx1 – Bx5*: гены *HlBx1 – HlBx5*. Образцы *H. vulgare* и *H. spontaneum* не содержат ДИБОА (Grün et al., 2005). Во многих случаях не наблюдали явной связи содержания ДИМБОА в растениях кукурузы со степенью поврежденности тлями, что указывает на присутствие нескольких механизмов устойчивости. Полагают, что устойчивость обуславливается совместным действием ДИМБОА и других соединений, таких как аконитовая кислота (Rustamani et al., 1996).

Показано афицидное и детеррентное действие на обыкновенную злаковую тлю индольных алкалоидов злаковых и, прежде всего, грамина (Corcuera, 1984; Kawada, Lohar, 1989; Moharramipour et al., 1996). У растений ячменя, находящихся в условиях дефицита воды, происходит накопление пролина и глицин-бетаина, которые снижают вредный эффект грамина на *S. graminum* (Zúñiga, Corcuera, 1987a, b). Интересно, что биосинтез ДИБОА включает синтез в растениях грамина (Grün et al., 2005). Генетический контроль биосинтеза грамина еще недостаточно изучен. Повышенное содержание грамина характерно для *H. vulgare* subsp. *spontaneum* и ряда сортов *H. vulgare*. Присутствие грамина у взрослых растений *H. vulgare* subsp. *spontaneum* контролируют 1–2 гена, а содержание грамина могут контролировать и малые гены (Moharramipour et al., 1999). В то же время анализ 150 дигиплоидных линий ячменя, полученных от скрещивания Steptoe (высокое содержание грамина) и Moxex (следы грамина), показал, что ген *grm*, контролирующий синтез грамина в фазе проростков, локализован в хромосоме 5 и не сцеплен с малыми генами устойчивости к тлям, локализованными в хромосомах 2 и 5 (Moharramipour et al., 1997; Yoshida et al., 1997).

Необходимо также указать, что вещества вторичного обмена концентрируются обычно в запасующих тканях. Поэтому тли, которые проникают преимущественно межцеллюлярно во флоэму, способны избегать вредного воздействия данных соединений (Dreyer, Jones, 1981; Dreyer, Campbell, 1984). В этой связи важная роль может принадлежать структуре пектина – биополимера, который функционирует у растений как межклеточный цемент и влияет на способность стилетов тлей проникать во флоэму. Так, при возрастании содержания метоксильных групп в пектине повышается устойчивость к обыкновенной злаковой тле. Насекомые, у которых повышена активность пектинметилэстеразы и полисахаразы, могут питаться на некоторых ранее устойчивых сортах сорго (Dreyer, Campbell, 1984; Campbell, Dreyer, 1985). Полисахаридный матрикс играет важную роль в становлении взаимоотношений тлей с растениями-хозяевами: большинство полисахаридов подавляет акт питания обыкновенной злаковой тли (Campbell et al., 1986).

В последнее время появляется все больше работ, посвященных индуцируемой (активной – по Н. И. Вавилову) устойчивости растений к фитофагам и связывающих механизмы резистентности со сверхчувствительностью – защитной реакцией растения, проявляющейся в быстром локальном отмирании клеток в ответ на проникновение вредного организма и сопровождающейся накоплением в погибших клетках токсических продуктов. Сверхчувствительность типична для устойчивости растений к фитопатогенам и отмечена при заселении

различных сельскохозяйственных культур тлями (Smith, Boyko, 2007). Особенно активно изучается индуцируемая устойчивость злаков к ячменной (русской пшеничной) тле *Diuraphis noxia* (Mordvilko), литература по обыкновенной злаковой тле менее обширна.

У ячменя активную защитную роль могут выполнять ингибиторы гидролаз фитофагов, которые присутствуют главным образом в запасующих органах растений, а повреждение насекомыми индуцирует их накопление. Так, при заселении ячменя *S. graminum* и обыкновенной черемуховой тлей *Rhopalosiphum padi* L. повышалось содержание в листьях ингибиторов трипсина и химотрипсина, причем в устойчивом к тлям сорте Frontera накопление шло наиболее интенсивно (Casaretto, Corcuera, 1998). Заселение ячменя *D. noxia*, *S. graminum* и *R. padi* сопровождается выделением этилена (Miller et al., 1994; Argandoña et al., 2001). Питание *S. graminum* на устойчивом сорте Frontera приводило к быстрому накоплению пероксида водорода и повышению активности пероксидазы (Argandoña et al., 2001). Показано, что заселение сорго *S. graminum* индуцирует накопление в растениях фенолов и PR-белков (pathogenesis-related proteins). Так, фитофаг индуцирует в устойчивых сортах накопление хитиназ, β -1,3-глюканаз и других соединений, которые играют важную роль в процессах, ведущих к появлению сверхчувствительной реакции растительной ткани. При этом основными элиситорами (индукторами) устойчивости, видимо, являются гликопротеины (Zhu-Salzman et al., 2004; Park et al., 2006). Узнавание растением питающихся тлей приводит к активации сигнальных систем, при этом многократно повышается концентрация таких соединений, как жасмоновая и салициловая кислоты, этилен и др. (Smith, Boyko, 2007). Используя почти изогенные линии пшеницы (восприимчивую и с геном устойчивости к *S. graminum* *Gb3*), Y. Weng с соавторами (2005b) обнаружили проявление у растений системной устойчивости, индуцированной питанием насекомого.

Взаимодействие обыкновенной злаковой тли с растениями-хозяевами

Для обыкновенной злаковой тли характерно дифференциальное взаимодействие с кормовыми растениями. Внутривидовые формы обозначают термином «биотип» (Webster, Inayatullah, 1985); биотипы различаются по вирулентности, т. е. по способности преодолевать устойчивость растения-хозяина (Puterka, Peters, 1989). Взаимодействие тлей с растениями подчиняется отношениям «ген для гена»: каждому гену устойчивости хозяина соответствует специфичный ему ген вирулентности паразита (Flor, 1956). Мутация вирулентности у паразита обуславливает потерю эффективности гена устойчивости хозяина. Считается, что устойчивость и авирулентность имеют «плюс» функции (взаимодействующие продукты генов), восприимчивость и вирулентность – «минус» функции.

По результатам изучения генетики вирулентности отношения «ген для гена» продемонстрированы для систем взаимодействия *S. graminum* – пшеница (Puterka, Peters, 1989) и сорго (Puterka, Peters, 1995). Так, эксперименты с тремя биотипами *S. graminum* C, E и F показали, что вирулентность к гену устойчивости пшеницы *Gb2* сорта Amigo или *Gb3* (образец Largo) определяется у тли двумя рецессивными генами и доминантным модификатором (модификаторами), эпистатичным по отношению к одному из этих генов. Тем не менее, авторы считают наблюдаемое взаимодействие соответствующим схеме «ген для гена» в случае, если разные гены вирулентности контролируют один и тот же генный продукт. Те же данные можно объяснить ближе к классическому пониманию отношений «ген для гена». Если предположить, что гены *Gb2* и *Gb3* представляют собой два тесно сцепленных гена устойчивости в каждом случае, то для их преодоления потребуется по два гена вирулентности у тли. Получены данные, свидетельствующие о том, что устойчивость Largo и его производных контролируется мультиаллельными комплементарными генами, т. е. *Gb3* должен быть одним из выявленных локусов (Lazar et al., 1995).

Впервые различия по способности питаться на определенных сортах пшеницы и ячменя обнаружены в 1947 г. между популяциями *S. graminum* в США (Dahms, 1948), однако целенаправленные исследования внутривидовой изменчивости вредителя не проводились до 60-х годов прошлого века. С 1961 по 1997 г. в США было идентифицировано 10 биотипов тли, дифференциально взаимодействующих с различными растениями-хозяевами: А – С, Е – К (Harvey et al., 1997). При тестировании собранных в четырех штатах клонов тли на 16 дифференциаторах (образцы сорго, пшеницы, ячменя и ржи) выявили 16 клонов с тринадцатью неизвестными ранее фенотипами вирулентности (Burd, Porter, 2006), а в 2010 г. появилось сообщение об обнаружении 13 новых биотипов (Weng et al., 2010).

В 1961 г. идентифицировали биотип, который преодолел устойчивость образцов пшеницы CI 9058 и Dickinson selection 28A. Новая внутривидовая форма была обозначена как биотип В (Wood, 1961). Последующее обозначение биотипов с помощью букв алфавита отражает последовательность обнаружения адаптации насекомого к широкому кругу растений-хозяев (пшеница, сорго, ячмень, овес, рожь, дикорастущие травы). Обычно новую внутривидовую форму в США выявляют при заметном увеличении поврежденности устойчивых сортов той или иной культуры. Так, биотип С отличается от предыдущего прежде всего, способностью сильно повреждать устойчивые ранее образцы сорго. Обыкновенная злаковая тля на сорго в США отмечена еще в XIX в., однако она не наносила экономически ощутимого вреда до 1968 г., когда на обширной территории наблюдалась вспышка массового размножения тли. Оказалось, что громадные потери урожая были обусловлены появлением новой внутривидовой формы, обозначенной как биотип С (Harvey, Hackerott, 1969). Различия в степени поврежденности сортов выявили и на других культурах. Так, устойчивость образца овса CI 4888 и сорта ржи Caribou к биотипу В была преодолена. В то же время образцы овса PI 186270 и CI 1580 устойчивы к биотипу С и чувствительны к В (Boozaya-Angoon et al., 1981). Сорт ячменя Dictoo также оказался более устойчив к новой внутривидовой форме вредителя (Harvey, Hackerott, 1969). Был выявлен и биотип D тли, который, в отличие от биотипа С, характеризуется устойчивостью к фосфорорганическим препаратам (Teetes et al., 1975).

В 1979–1980 гг. выявлен биотип Е (Porter et al., 1982). Устойчивые к предыдущему биотипу сорт пшеницы Amigo и тритикале Gaucho стали сильно повреждаться тлей, хотя и сохранили некоторый антиксеноз. Устойчивость многих образцов ячменя и сорго была также преодолена тлей. Наиболее ощутимой явилась потеря устойчивости *Sorghum virgatum*, так как к 1980 г. гибриды с его участием высевались уже на обширных площадях. В то же время устойчивость овса оказалась мало затронута изменением биотипного состава (Porter et al., 1982; Puterka et al., 1982; Starks et al., 1983). Биотипы F и А сходны по способности повреждать ряд сортов зерновых культур, однако различаются по вирулентности к сорту пшеницы Amigo и по морфологическим признакам (Kindler, Spomer, 1986). Идентифицированы также биотипы G и H (Puterka et al., 1988). Тля биотипа G повреждает многие источники устойчивости пшеницы и не повреждает сорт ячменя Wintermalt, неустойчивый к биотипам А – F. «Ячменный» биотип H стал сильно повреждать сорт ячменя Post, ранее устойчивый ко всем известным внутривидовым формам. В 1990 г. на посевах устойчивых к биотипу Е гибридов сорго в штате Канзас найден биотип тли I. Практически все источники устойчивости (кроме дикого образца сорго PI 266965) сильно повреждаются этим биотипом. В то же время доноры устойчивости пшеницы, ячменя, овса и ржи сохранили свою эффективность. Очевидно, появление новой «сорговой» формы тли обусловлено широким распространением устойчивых к биотипу Е сортов и гибридов: в 1990 г. по крайней мере 60 коммерческих гибридов сорго были устойчивы к биотипу Е (Harvey et al., 1991). Биотип J авирулентен к сортам-дифференциаторам пшеницы, включая неустойчивый контроль Triumph 64, однако сильно повреждает сорт ячменя Post (Beregovoу, Peters, 1994). В 1997 г. описан очередной «сорговой» биотип К, вирулентный к образцу PI 550610 (Harvey et al., 1997). Интересно, что эта внутривидовая форма выделена из биотипа I, который использовали в 1992 – 1995 гг. для лабораторной оценки устойчивости сорго. В последнее время на посевах зерновых в США пре-

обладают биотипы E и I. На дикорастущих злаках выявлены также новые биотипы, характеризующиеся широким спектром вирулентности.

Неоднородность популяций *S. graminum* в странах бывшего СССР впервые выявлена при изучении устойчивости двух образцов сорго к ставропольской и узбекской популяциям (Радченко, Якшин, 1990). Показано, что европейские популяции тли относительно изолированы от азиатских (Узбекистан, Казахстан) популяций. Биотипы *S. graminum*, способные повреждать устойчивые сорта, формируются (по крайней мере часто) до их коммерческого возделывания, а генетическая однородность способствует распространению клонов тли со специфической вирулентностью (Радченко, 1994; Radchenko, Lychagina, 2003). Многолетний анализ генетической структуры краснодарской популяции позволил выявить высокий полиморфизм фитофага по вирулентности к шести образцам сорго с разными генами устойчивости – как общий, так и сезонный. Всего идентифицировали 42 фенотипа вирулентности (биотипа) тли, ежегодно – от 18 до 36. Важную роль в сезонной вариации частот фенотипов вирулентности играют абиотические факторы, под воздействием которых может меняться конкурентоспособность клонов и, следовательно, изменение условий среды приводит к дифференцированному отбору в популяции насекомого (Радченко и др., 2012).

Генетический контроль устойчивости растений к обыкновенной злаковой тле

Различают три типа генетического контроля устойчивости: олигогенный, полигенный и цитоплазматический. В подавляющем большинстве работ выявляют расоспецифическую олигогенную устойчивость растений к тле, цитоплазматическая устойчивость к фитофагу обсуждается лишь у сорго.

Аллелизм генов устойчивости трудно отличить от тесного сцепления. В обоих случаях наблюдают контрастно различающуюся поврежденность при взаимодействии с разными биотипами вредителя, а у гибридов F₂ от скрещивания устойчивых форм наблюдают отсутствие в случае аллелизма или очень редкое появление в случае сцепления неустойчивых фенотипов. Неаллельные взаимодействия могут быть типа эпистаза, комплементации или аддитивного эффекта. Эпистаз выражается в том, что гены с низкой экспрессивностью не проявляются в присутствии высокоэкспрессивных генов. Их проявление маскируется высокой устойчивостью, зависящей от главных генов. Гены с низкой экспрессивностью обычно проявляются при утрате эффективности главными генами. Комплементация может, по сути, не отличаться от аддитивного эффекта. Если степень экспрессивности гена устойчивости ниже порога фенотипического проявления, то он может проявляться в присутствии второго гена, также не имеющего в отдельности фенотипического выражения. Взаимодействие в данном случае напоминает комплементацию, однако фактически служит проявлением аддитивного эффекта генов устойчивости.

Реализующийся генотип растения зависит от биотипа насекомого, т. е. у одного и того же сорта могут экспрессироваться разные гены устойчивости против различных популяций фитофага. Гены устойчивости, проявляющиеся в фазе всходов («ювенильные гены»), действуют, как правило, на протяжении всей жизни растений. Вместе с тем экспрессивность устойчивости может меняться в онтогенезе растений. Гены устойчивости могут различаться по стабильности проявления, что зависит от окружающей и генетической среды. Показано, например, что гибрид сорго Cargill 607E утрачивает устойчивость к биотипу I обыкновенной злаковой тли при пониженной температуре (Harvey et al., 1994).

Гены устойчивости обозначают буквенным символом, который отражает латинское или англоязычное название вредителя: *Gb* – для генов устойчивости пшеницы к обыкновенной злаковой тле (greenbug), *Rsg* – для генов устойчивости ячменя (resistance to *Schizaphis graminum*). Далее следует арабская цифра, обозначающая номер локуса в порядке его идентификации. Отличие предполагаемого нового гена от ранее известных демонстрируют по расщеплению гибридов с линиями, несущими известные гены устойчивости, а также по взаимо-

действию с разными биотипами насекомого. Для обозначения постоянным символом гена устойчивости пшеницы необходимо установить его локализацию в хромосоме.

Генетическое разнообразие пшеницы по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

Систематическое изучение наследования устойчивости пшеницы к *S. graminum* проводится в США с конца 50-х годов прошлого века. Результаты изучения обширного генофонда свидетельствуют о весьма небольшом запасе генов устойчивости. Так, к настоящему времени у пшеницы идентифицировано 14 *Gb*-генов устойчивости к фитофагу.

Устойчивость к тле, которую обнаружили у сортов Dickinson selection 28A и CI 9058, контролировалась рецессивным геном *gb* (позднее обозначенным символом *Gb1*) с участием генов-модификаторов (Painter, Peters, 1956; Daniels, Porter, 1958; Curtis et al., 1960). Устойчивость этих образцов была преодолена биотипом В вредителя (Wood, 1961), однако ген *Gb1* эффективен к выявленному позднее биотипу F (Kindler, Spomer, 1986).

В результате скрещиваний сорта мягкой пшеницы Chinese Spring с аргентинским образцом ржи Insave F.A., несущим доминантный ген устойчивости к тле *Rpv* (Arriaga, Re, 1963), и сортов ржи Elbon и Balbo, отселектирован устойчивый к биотипу С вредителя сорт октоплоидного тритикале Gaucho (Wood et al., 1974), который также защищен доминантным геном (Sebesta et al., 1996). Впоследствии получили сорт пшеницы Amigo с устойчивостью, перенесенной от Gaucho (Sebesta, Wood, 1978). Устойчивость Amigo контролируется доминантным геном *Gb2*, локализованным в хромосоме 1A (транслокация 1AL.1RS) (Hollenhorst, Joppa, 1983) и тесно сцепленным с локусом *Sec-1* (Mater et al., 2004). Сорта Amigo и Gaucho, в отличие от исходного сорта ржи, сильно повреждаются тлей биотипа Е, т. е. Insave F.A. несет не менее двух генов устойчивости (Porter et al., 1982; Starks et al., 1983).

Устойчивость к биотипу С обыкновенной злаковой тли была найдена у *Triticum tauschii* var. *strangulata* и *T. tauschii* var. *typica* (*Aegilops* ssp.). Устойчивость *typica* доминирует, а *strangulata* неполностью доминантна. Гены, контролирующие устойчивость к тле у *T. tauschii* и сорта Amigo, нетождественны (Harvey et al., 1980). С использованием образца PI 268210 *T. tauschii* (*Aegilops squarrosa*) получен сорт Largo (CI 17895), несущий доминантный ген устойчивости *Gb3*, который локализован в хромосоме 7D (Joppa et al., 1980; Joppa, Williams, 1982; Hollenhorst, Joppa, 1983). С помощью молекулярных маркеров показано, что *Gb3* локализован в длинном плече хромосомы 7D (Weng, Lazar, 2002; Azhaguvel et al., 2012). Ген *Gb3* эффективен к биотипам тли С и Е, но неэффективен к В (Webster et al., 1986), F и G (Puterka, Peters, 1988; Puterka et al., 1988).

Доминантный ген устойчивости *Gb4* к биотипам С и Е вредителя обнаружен у линии CI 17959, полученной с участием *T. tauschii* (Martin et al., 1982); тесно сцеплен или аллелен гену *Gb3* (Zhu et al., 2005a). Ген эффективен также к биотипу I (Harvey et al., 1991) и неэффективен к В (Tyler et al., 1987).

Доминантный ген *Gb5* линии CI 17882 перенесен в мягкую пшеницу от *Ae. speltoides*. Он эффективен к биотипам С и Е, но неэффективен к В (Tyler et al., 1985, 1986, 1987) и локализован в длинном плече хромосомы 7A (Dubcovsky et al., 1998).

Устойчивость к биотипу G, который повреждает все известные доноры устойчивости пшеницы, выявлена у пшенично-ржаных гибридов. Линии GRS 1201 – GRS 1205 слабо повреждаются биотипами тли В, С, Е и G, т. е. гены устойчивости этих линий отличаются от идентифицированных ранее (Porter et al., 1991). У линии GRS 1201 идентифицирован доминантный ген *Gb6*, который локализован в плече 1RS транслоцированной хромосомы T1AL.1RS (Porter et al., 1994) и сцеплен с геном *Gb2* (Lu et al., 2010). Устойчивость к различным биотипам тли линий GRS 1201 и GRS 1204 сходна, т. е. обе линии защищены геном *Gb6*. Вместе с тем уровень экспрессии гена устойчивости линии GRS 1204 ниже, что связывается с различием генетической среды (Friebe et al., 1995). Из комбинации GRS1201 × TAM202 отобрана линия N96L9970, которая несет ген *Gb6* (Graybosch et al., 2004).

Доминантный ген *Gb7*, контролирующий устойчивость к биотипам обыкновенной злаковой тли В, С, Е, G и К, идентифицирован у гексаплоидной линии W7984, полученной с использованием образца *Ae. tauschii* TA1651. Ген локализован в длинном плече хромосомы 7D и сцеплен с геном *Gb3* (Weng et al., 2005a).

Ряд идентифицированных в последнее время генов устойчивости имеют временные символы. Ген *Gby*, выявленный у линии Sando's selection 4040, локализован в хромосоме 7A (Boyko et al., 2004). Толерантность к биотипу I обыкновенной злаковой тли линии мягкой пшеницы KSU97-85-3, имеющей в своей родословной образец *Ae. tauschii* 1675, контролирует доминантный ген *Gbz*. *Gbz* локализован в длинном плече хромосомы 7D и аллелен либо тесно сцеплен с геном устойчивости *Gb3* (Zhu et al., 2004). Еще 5 доминантных генов идентифицированы у линий с генетическим материалом *Ae. tauschii*: образец KS89WGRC4 (Wichita/TA1695//2*Wichita) имеет ген *Gbx1*, TA4152L94 (CETA/*Ae. tauschii*) – *Gba*, TA4152L24 (CROC 1/*Ae. tauschii*) – *Gbb*, TA4063.1(68111/RUBGY//WARD/[TA2477]) – *Gbc*, TA4064.2 (ALTAR 84/[2481]) – *Gbd*. *Gbx1*, *Gba*, *Gbb*, *Gbc*, *Gbd*, так же как и *Gbz*, локализованы в длинном плече хромосомы 7D. Предполагается, что ген *Gbd* отличен от *Gbx1* или *Gbz*. *Gbx1*, *Gba*, *Gbb*, *Gbc*, *Gbd* аллельны либо тесно сцеплены с геном устойчивости *Gb3* (Zhu et al., 2005a).

У доноров эффективных генов обычно выявляют все три типа устойчивости по классификации Р. Пайнтера (1953), более или менее выраженные. При утрате эффективности сохраняется некое «последствие» – например, слабый антибиоз. Например, при изучении пищевого поведения вредителя выявляли слабую устойчивость образцов с генами *Gb2* и *Gb3* (Niassy et al., 1987). Наиболее вероятная причина данного явления – присутствие генов устойчивости со слабым фенотипическим проявлением.

В последнее время идентифицирован ряд генов со слабой экспрессией устойчивости – локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTL). Так, с использованием дигиплоидных замещенных линий у синтетического гексаплоида Synthetic 7D (*T. dicoccoides* × *Ae. squarrosa*) (AABB × DD) в хромосоме 7D выявили 2 QTL, обуславливающих антибиоз к *S. graminum* (Castro et al., 2004). Используя аналогичный подход, у замещенной линии Chinese Spring (Synthetic 6A) (*T. dicoccoides* × *Ae. tauschii*) в хромосоме 6A возле центромеры идентифицировали QTL антиксеноза к обыкновенной злаковой тле (Castro et al., 2005). Интересная работа, связывающая гены устойчивости и иммунный ответ, проведена с использованием серии замещенных линий, созданных с участием восприимчивого сорта Chinese Spring и устойчивого синтетика *T. dicoccum* × *Ae. tauschii*. Сравнивали биомассу, а также содержание углеводов и растворимых белков в растениях этих линий и родительских форм, заселенных *S. graminum*, и контрольных без заселения. Биомасса растений замещенных линий 5A и 6A была сходной в двух вариантах опыта. Ранее показано, что эти линии обладают антиксенозом к насекомому и, видимо, несут гены, обуславливающие конституциональную устойчивость. Заселение тлей замещенных линий 1A, 1B, 7B и 7D приводило к существенному повышению содержания белков. В предыдущих опытах линии характеризовались антибиозом к тле, т. е. антибиотическая устойчивость может быть связана с экспрессией генов, ответственных за синтез белков. Наиболее высокое содержание углеводов при заселении насекомым выявили в линиях 1D и 6D, которые несут гены толерантности к *S. graminum*. Полагают, что повышение содержания углеводов обуславливает более интенсивный рост растений (Castro et al., 2007).

В настоящее время широкое распространение получила интрогрессия генов устойчивости. Основное достоинство этого способа расширения генетического разнообразия – уверенность, что источник данного гена еще не использовался в селекции. О важной роли интрогрессии свидетельствуют результаты изучения наследования устойчивости пшеницы к *S. graminum*: из семи генов, которым присвоены постоянные символы, два гена интрогрессированы от *Secale cereale*, четыре – от *Aegilops* ssp.

В результате изучения различных видов рода *Triticum* показано, что устойчивость культурной однозернянки *T. monoccum* к фитофагу обусловлена антибиозом и антиксенозом (Migui, Lamb, 2003), а образец 168 *T. araraticum* характеризуется высоким антибиозом к

S. graminum (Smith et al., 2004). Синтетические гексаплоиды (*T. dicoccum* × *Ae. tauschii*), полученные в Международном центре улучшения кукурузы и пшеницы (СІММУТ), устойчивы к обыкновенной злаковой тле (Lage et al., 2003). Среди 149 линий пшеницы, содержащих генетический материал *Ae. tauschii*, свыше 50% образцов характеризовались умеренной или высокой устойчивостью (прежде всего, антибиозом) к биотипу I *S. graminum* (Smith, Starkey, 2003). Толерантность является основным типом устойчивости к биотипу I обыкновенной злаковой тли образца *Ae. tauschii* 1675 и полученной с его использованием линии мягкой пшеницы KSU 97-85-3 (Flinn et al., 2001). У образца 8052 *Ae. neglecta* выявлен антибиоз к обыкновенной злаковой тле (Smith et al., 2004).

С развитием биотехнологических методов возможности интрогрессии значительно расширились. Кроме того, тканевые культуры неожиданно оказались новым и богатым источником генетической изменчивости. Наблюдаемая среди соматклонов (растений, полученных с помощью культуры *in vitro*) изменчивость столь велика, что применение мутагенов нередко не повышает ее уровень (Larkin, Scowcroft, 1981). Перспективным объектом при изучении соматклональной изменчивости может быть *S. graminum* – вид, который, как полагают, во время питания впрыскивает в растения токсины. Исследовали антиксеноз и антибиоз соматклональных мутантов зерновых культур к *S. graminum*. Среди линий регенерантов сортов пшеницы (Orofen) и ячменя (Golden Promise) выявили меньше повреждаемые насекомым линии R₃, которые значимо превышали по степени антиксеноза и антибиоза к тле исходные формы (Radchenko, Tyryshkin, 2000, 2004).

Генетическое разнообразие ячменя по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

К настоящему времени известны лишь 2 гена устойчивости ячменя к обыкновенной злаковой тле. I. M. Atkins, R. G. Dahms (1945) выделили 2 корейских сорта озимого ячменя Omugi и Dobaku, показав высокую наследуемость признака устойчивости. С использованием Omugi был выведен устойчивый сорт Kerr (Starks, Burton, 1977). В результате отбора из Composite Cross III (CI 5530), сделанного в 1941 г., получен высокоустойчивый к тле сорт Kearney (Johnson, 1953). Анализ наследования устойчивости к тле у этих и ряда других форм показал, что образцы Omugi, Dobaku, Derbent, Kearney, CI 5087 имеют общий доминантный ген устойчивости, впоследствии обозначенный символом *Rsg1a* (Gardenhire, Chada, 1961; Smith et al., 1962; Gardenhire, 1965; Gardenhire et al., 1973). В результате отбора из комбинации скрещивания Rogers × Kearney получены устойчивые сорта Will (Jackson, Schlehner, 1965) и Nebar (Schmidt, Dreier, 1976). Согласно результатам трисомного анализа ген устойчивости сорта Will локализован в центромерном сегменте хромосомы 1 (Gardenhire et al., 1973). Путем индивидуального отбора из гибридной популяции Harrison × Will отселектирован сорт Post (Edwards et al., 1985). Гетерогенность этого сорта по устойчивости к тле обусловила необходимость отбора сорта Post 90 (Mornhinweg et al., 2004).

Считается, что все упомянутые выше образцы защищены геном *Rsg1a*, который контролирует устойчивость к биотипам тли В – G, I – K, CWR, WWG, но не к H (Webster, Starks, 1984; Puterka et al., 1988; Harvey et al., 1991; Anstead et al., 2003). Этот ген обуславливает индуцированную устойчивость к насекомому: питание авирулентного биотипа E на растениях почти изогенной линии, несущей *Rsg1a*, изменяло пищевое поведение вирулентного биотипа H (большее число пробных уколов, меньшая продолжительность питания во флоэме) на этих же растениях (Hays et al., 1999). Имеются данные и о возможном присутствии малых генов устойчивости. Например, сорт Post обладает антибиозом и антиксенозом к биотипам C и F, однако при взаимодействии с биотипом E антиксеноз не обнаруживается (Webster, Starks, 1984; Puterka et al., 1988).

Второй доминантный ген *Rsg2b*, обуславливающий устойчивость к тем же биотипам тли, что и *Rsg1a*, идентифицирован у местного образца из Пакистана PI 426756 (Webster, Starks, 1984; Merkle et al., 1987; Anstead et al., 2003). В то же время экспрессия гена *Rsg2b* не-

сколько ниже по сравнению с *Rsg1a*, т. е. лучше использовать в селекции сорт Post 90 (Porter, Mornhinweg, 2004a). Однако, в последующих экспериментах (Porter et al., 2007), PI 426756 отличался несколько большей устойчивостью к биотипу E по сравнению с сортом Post 90. Кроме того, ген *Rsg2b*, в отличие от *Rsg1a*, был эффективен против изолята тли TX1, т. е. наблюдали дифференциальное взаимодействие насекомого и растения-хозяина. На этом основании предложены новые символы генов – *Rsg1* и *Rsg2*.

Слабо повреждается биотипами G и J сорт Wintermalt, восприимчивый ко всем остальным внутривидовым формам насекомого (Puterka et al., 1988; Anstead et al., 2003). Устойчивостью к биотипу G, помимо Wintermalt, обладают также сорта Colter и Bancroft, рекомендованные для селекции (Porter, Mornhinweg, 2004b). Затем было показано, что Wintermalt и Colter сильно повреждаются биотипом тли TX1 (Porter et al., 2007).

Изучили 490 образцов ячменя (преимущественно местных форм) из Китая и выделили 93 гетерогенных по устойчивости к *S. graminum* образца. Поврежденность устойчивых компонентов 44-х образцов была очень слабой, умеренная устойчивость выявлена у 49 форм. Для некоторых образцов характерен широкий спектр варьирования поврежденности растений, что может обуславливаться проявлением генов с низкой экспрессивностью и (или) присутствием в популяции фитофага клонов с различной вирулентностью к изученным формам. Для 9 образцов – источников высокой устойчивости к *S. graminum* (к-12175, 16111, 16118, 16175, 16179, 16219, 16220, 18991, 18996) характерна высокая однородность по изученному признаку. Клоном тли, вирулентным к сорту Post с геном устойчивости *Rsg1*, заселили устойчивые образцы к-16111, 16118, 16175, 16179, 16190, 16219, 16220, 16222, 18455. Все 9 образцов слабо повреждались насекомым, т. е. они имеют аллели генов устойчивости, отличающиеся от аллелей гена *Rsg1* (Радченко, Звейнек, 2001). Выявили также 10 устойчивых образцов ячменя из Индии, КНДР и Непала (Радченко и др., 2004).

Генетическое разнообразие овса по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

Сведения об устойчивости овса к *S. graminum* весьма скудны. J. H. Gardenhire (1964) нашел, что устойчивость образца овса Russian 77 (CI 2898) к биотипу A обыкновенной злаковой тли контролируется доминантным геном, впоследствии обозначенным символом *Tg1*. Затем R. L. Wilson et al. (1978) выявили 4 устойчивых к *S. graminum* образца: PI 186270 (Аргентина), CI 1579 (Южная Африка), CI 1580 (Шотландия) и CI 4888 (Италия). Изучение наследования устойчивости трех образцов к двум биотипам вредителя показало, что линии PI 186270 и CI 1580 имеют по одному доминантному гену (*Grb1* и *Grb2* соответственно), которые обуславливают устойчивость к биотипу C; линия CI 4888 защищена доминантным геном устойчивости *Grb3* к биотипу тли B. Показано также возможное присутствие малых генов устойчивости к обоим биотипам у всех трех образцов. Цитоплазматическая устойчивость не выявлена (Boozaya-Angoon et al., 1981). Ген устойчивости *Grb2* эффективен также к биотипам E (Starks et al., 1983), I (Harvey et al., 1991) и лишь отчасти к F – H (Kindler, Spomer, 1986; Puterka et al., 1988). Очевидно, это еще раз подтверждает контроль устойчивости также и малыми генами. Среди 277 образцов овса из Приморского края, Монголии, Китая и Японии мы выделили 85 гетерогенных по устойчивости к *S. graminum* форм. Предполагается, что устойчивые компоненты у этих образцов защищены генами, отличающимися от идентифицированных ранее (Radchenko, 2004).

Генетическое разнообразие ржи по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

Известно лишь несколько публикаций, обсуждающих взаимодействие *S. graminum* и ржи. Устойчивость сорта Caribou к биотипу B обуславливается, видимо, одним доминантным геном (Livers, Harvey, 1969), который неэффективен к биотипу тли C (Harvey, Hackerott, 1969). Контроль устойчивости сорта Insave F.A., служившего донором гена *Gb2* пшеницы,

обсуждался нами ранее. Гены устойчивости этого образца эффективны к биотипам В, С, Е, G, Н и I (Harvey, Hackerott, 1969; Porter et al., 1982; Puterka et al., 1988; Harvey et al., 1991), но неэффективны к F (Tyler et al., 1988; Puterka et al., 1988). Устойчивостью к биотипу F обладают образцы CI 187 и PI 240675, т. е. их гены устойчивости нетождественны генам Insave F.A. (Tyler et al., 1988).

Генетическое разнообразие сорго по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

Устойчивость к биотипу С тли, выявленная у образцов дикого сорго *Sorghum virgatum* PI 38108 и T.S. 1636, контролируется двумя доминантными комплементарными генами. Гены устойчивости *S. virgatum* и Sudan-grain (производное *S. virgatum*) идентичны. С использованием *S. virgatum* получены высокоустойчивые формы SA 7536-1 (Shallu Grain) и KS-30, которые широко использовались в селекции на иммунитет (Wood, 1971; Hackerott et al., 1972). По сведениям D. E. Weibel et al. (1972), у образцов IS 809, PI 264453 (*S. bicolor*) и SA 7536-1 установлен моногенный неполностью доминантный контроль устойчивости. Уровень устойчивости IS 809 превышал устойчивость других образцов, что может обуславливаться действием малых генов. Производные *S. virgatum* и линия IS 809 утратили устойчивость к биотипу Е, однако KS-30 устойчив к биотипам F – Н. Образцы PI 264453 и Сарвам устойчивы к биотипу Е, т. е. их гены устойчивости отличаются от генов *S. virgatum*. Устойчивостью к биотипу В и чувствительностью к С характеризуются образцы веничного сорго Deeg и суданской травы Piper, что также свидетельствует об отличии генетического контроля у этих форм от обсуждавшихся ранее (Harvey, Hackerott, 1969).

По мнению A. G. O. Dixon et al. (1991), устойчивость к биотипу Е у образцов PI264453, Sarvasi и ряда других форм наследуется полигенно. Кроме того, у этих образцов была выявлена цитоплазматическая устойчивость к вредителю.

Образец зернового сорго KS 97 обладает двумя комплементарными доминантными генами устойчивости, экспрессирующимися против биотипа I (Tuinstra et al., 2001).

С использованием RFLP-анализа изучали локализацию генов устойчивости к четырем биотипам (С, Е, I, К) *S. graminum* у четырех образцов сорго. Анализировали образцы ВТх 623, PI 550607, линию Тх 2783, выделенную из образца Сарвам, и линию Тх 2737, полученную с использованием образца SA7536-1. Выявили, по крайней мере, 9 локусов (*Ssg1 – Ssg9*) в 8-ми группах сцепления, которые влияют на устойчивость. Ни один из локусов не обуславливал устойчивость ко всем биотипам тли (Katsar et al., 2002).

Для идентификации QTL-устойчивости сорго к биотипам I и К получили 93 рекомбинантные инбредные линии от скрещивания образцов GBIK и Redlan. С помощью 113 молекулярных маркеров (38 SSR и 75 RAPD) выявили 9 QTL, контролирующих устойчивость и толерантность к *S. graminum*. При этом каждый QTL обуславливал 5,6–38,4% фенотипической вариации. С экспрессией всех признаков устойчивости и толерантности связаны 4 SSR-маркера и 1 RAPD-маркер. Авторы полагают, что эти маркеры сцеплены с генами специфической устойчивости и толерантности, остальные 4 маркера связаны со специфической устойчивостью (Agrama et al., 2002).

Сравнение генетического сходства 26 источников устойчивости сорго к биотипу I обыкновенной злаковой тли с помощью маркеров AFLP позволило выявить высокий уровень полиморфизма исследованных образцов, большинство из которых были разделены на 2 кластера (Wu et al., 2006).

Единственный донор устойчивости к *S. graminum*, использовавшийся в селекционных программах России, – венгерский сорт зернового сорго Сарваши. По сведениям А. Г. Троценко, В. И. Скляр (1978), устойчивость Сарваши к ставропольской популяции вредителя контролируется доминантным геном. В настоящее время Сарваши стал сильно повреждаться популяциями тли из европейской зоны соргосеяния. Гены устойчивости к распространенным в США биотипам С и Е также неэффективны в России (Радченко, 1994,

1995). Исследовали разнообразие рода *Sorghum* по устойчивости к краснодарской (5059 коллекционных образцов сорго) и ставропольской (1046 образцов) популяциям *S. graminum*. Высоким уровнем устойчивости обладают образцы только культивируемых видов сорго. Генотип род характеризуется также широким распространением слабо экспрессирующихся генов устойчивости. Показана генетическая однородность доноров, используемых в селекционных программах России и США. Выделено 25 образцов сорго, аллели генов устойчивости которых отличаются от используемых в селекции (Радченко, Якшин, 2001). Устойчивость образца к-1362 (Сирия) к ставропольской популяции тли контролируется доминантным геном, к-924 (Китай) – доминантным и рецессивным; образец Оранжевое 66 защищен двумя рецессивными генами устойчивости. Гены образцов к-924 и к-1362 нетождественны генам устойчивости Оранжевого 66. Установлено также, что устойчивость к тле детерминирована только со стороны ядра (Якшин, 1990). Показано, что гены устойчивости образца Оранжевое 66 неэффективны к краснодарской популяции насекомого (Радченко, 2000). Сорт сахарного сорго Соргоградское (к-9436, Ростовская обл.) защищен доминантным геном устойчивости, образцы зернового сорго из западного Китая к-923 и к-924 имеют по 2 гена устойчивости (доминантного и рецессивного) к краснодарской популяции тли. Устойчивый компонент гетерогенной линии А-278 несет доминантный ген, который контролирует умеренное проявление признака и независим от генов образца к-923. Показано, что гены образцов к-9436 и к-1362 эффективны только по отношению к европейским, а сорта Сарваши – только к азиатским популяциям тли (Радченко, 1995).

Во ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова идентифицировали гены устойчивости сорго к фитофагу. Доминантный (*Sgr1*) и рецессивный (*Sgr2*) гены устойчивости имеет образец к-457 (PI 264453, США). Ген *Sgr1* выявлен также у образцов и-589430 (PI 264453, Испания) и к-3852 (Сарваши, Венгрия). Предполагается, что эти формы имеют и ген *Sgr2*. Образцы к-9921 (Shallu, США) и к-9922 (KS-30, США) имеют неполностью доминантный ген устойчивости *Sgr3*. Доминантному гену образца к-6694 (Deer, США) присвоен символ *Sgr4*. Доминантный (*Sgr5*) и рецессивный (*Sgr6*) гены выявлены у образцов к-1362 (Дурра белая, Сирия) и к-1240 (Джугара белая, Китай). Сорт Соргоградское (к-9436, Ростовская обл.) имеет ген *Sgr5*. Предполагается наличие генов *Sgr5* и *Sgr6* у образцов к-10092 (Одесский 360, Украина) и к-5091 (Cherhata, Марокко). Доминантным (*Sgr7*) и рецессивным (*Sgr8*) генами защищен образец к-924 (Джугара белая, Китай). По крайней мере один из этих генов есть у образца к-923 (Джугара белая, Китай). У образца к-930 (Джугара белая, Китай) выявлены два доминантных комплементарных гена устойчивости (*Sgr9*, *Sgr10*). Одному из двух доминантных генов образца к-1237 (Джугара белая, Китай) присвоен символ *Sgr11*. Гены устойчивости *Sgr5–Sgr11* – новые, ранее не использовавшиеся в селекции (Радченко, 2000а).

Анализировали также наследование устойчивости к краснодарской популяции обыкновенной злаковой тли у 9 форм зернового сорго и суданской травы. Доминантный ген образца Сарват (к-455, США), проявляющийся против отдельных клонов насекомого, отличается от идентифицированных ранее генов устойчивости *Sgr1–Sgr11* и обозначен символом *Sgr12*. Предложено использовать Сарват в качестве сорта-дифференциатора для проведения популяционно-генетических исследований *S. graminum*. Сорт Сарваши (к-3852, Венгрия), помимо доминантного гена *Sgr1*, защищен также рецессивным геном (очевидно, *Sgr2*) против отдельных клонов тли. Образцы зернового сорго к-928 и к-929 (Джугара белая, Западный Китай) имеют по 2 высокоэффективных доминантных гена устойчивости, отличающихся от генов *Sgr1 – Sgr4*, *Sgr6*, *Sgr9*, *Sgr10*. Гены устойчивости образца к-929 отличаются также от гена *Sgr5*. У образца к-928 выявлен третий доминантный ген устойчивости, экспрессирующийся против отдельных клонов тли. Этому гену присвоен символ *Sgr13*. Образцы суданской травы к-100 и к-122 (Украина) имеют по 2 доминантных гена устойчивости к насекомому; по одному доминантному и рецессивному гену устойчивости выявлено у образцов к-62, к-99 (Украина) и к-96 (Россия). Доминантные гены устойчивости сорта Одесская 25

(к-122), которые проявляются против части клонов из природной популяции тли, обозначены символами *Sgr14* и *Sgr15* (Радченко, 2006).

Как и в рассматривавшихся выше системах взаимодействия *S. graminum* с генотипами хозяина, в литературе имеются многочисленные данные о сохранении слабой устойчивости образцами сорго при утрате эффективности главных генов (Schuster, Starks, 1973; Starks et al., 1983; Puterka et al., 1988). Анализировали совместное наследование олигогенов (*Sgr1*, *Sgr4*, *Sgr5*, *Sgr6*) и слабо выраженной устойчивости, проявляющейся при заселении растений вирулентными клонами насекомого. Показали, что устойчивость в этом случае зависит не от остаточного эффекта олигогенов, а от взаимодействия малых генов устойчивости – вирулентности. Малые гены могут быть независимы или слабо сцеплены с главным геном устойчивости. Они дифференциально взаимодействуют с генотипами фитофага и, вопреки постулатам Ван дер Планка (Van der Plank, 1968), не могут быть основой длительно сохраняющейся (горизонтальной) устойчивости. Возможность быстрого преодоления малых генов устойчивости подтверждена наблюдениями за сезонной динамикой состава природной популяции насекомого на устойчивом сорте (Радченко и др., 2001).

Генофонд и селекция зерновых культур на устойчивость к обыкновенной злаковой тле

Возрастающая генетическая однородность возделываемых культур способствует ускорению адаптивной микроэволюции вредных организмов. Результаты наших исследований показывают, что по характеру фенотипического проявления и наследования нельзя отличить потенциально преодолеваемую обыкновенной злаковой тлей устойчивость от непреодолеваемой (длительной). И большие, и малые гены устойчивости зерновых культур к *S. graminum* дифференциально взаимодействуют с генотипами вредителя. Следовательно, возможность приспособления насекомого вполне очевидна в обоих случаях.

Значение специализации паразитов определил Н. И. Вавилов в своей итоговой работе «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям», которая была доложена на заседании биологического отделения АН СССР 20 февраля 1940 г. и посмертно опубликована в 1961 г. Николай Иванович пишет: «Первой и основной закономерностью, определяющей существование видов и сортов растений, иммунных к тому или другому паразиту, является специализация паразитов, приуроченность их к определенному кругу хозяев, к тому или другому виду или роду диких и культурных растений. В эволюции паразитизма явление специализации представляется основным... Чем уже специализация паразита по родам и видам растений, тем больше шансов на нахождение иммунных форм в пределах отдельных видов» (Вавилов, 1986). Специфичность отношений *S. graminum* с растениями-хозяевами обсуждается в многочисленной литературе уже более шестидесяти лет. За эти годы было выявлено большое число устойчивых форм, некоторые из них широко использовались в селекции и, к сожалению, неизбежно утрачивали эффективность.

Срок «полезной жизни» гена устойчивости, видимо, не превышает 10 лет. Наиболее очевидный пример – возделывание устойчивых к биотипу Е тли гибридов сорго в США. Семена этих гибридов начали продавать с 1982 г., к 1986 г. объем продаж в штате Оклахома составил 38% от общего количества (Kerns et al., 1987). В штате Канзас в 1989 г. примерно половина площадей сорго была занята устойчивыми гибридами, в Техасе – 90% (Reese et al., 1990). Распространение «соргового» биотипа I отмечено в 1990 г., при этом все найденные ранее источники устойчивости оказались неэффективны (Harvey et al., 1991). В России сорго – менее распространенная культура, поэтому преобладание вирулентных к сорту Сарваши клонов в краснодарской популяции тли отмечено нами примерно через 20 лет после выпуска в производство сортов и гибридов, имеющих в родословной этот донор устойчивости.

Рациональная стратегия селекции предусматривает прежде всего расширение генетического разнообразия возделываемых сортов. В зависимости от особенностей культуры

удельное значение того или иного способа расширения (поиск устойчивых форм среди культивируемых видов, интрогрессия, мутагенез) может быть разным.

«Вторым основным законом, определяющим вероятность нахождения иммунных сортов и видов среди данного культурного растения, является наличие или отсутствие резкой генетической дивергенции... Наиболее контрастные различия по иммунитету выявляют растения, цитогенетически резко дифференцированные на различные виды» (Вавилов, 1986). Обсуждая это положение, Н. И. Вавилов указывает, что у пшеницы (большое число хорошо разграниченных ботанических видов) выявляют резко выраженные различия по иммунитету к болезням, тогда как у ячменя, представляющего более узкую генетическую группу, эти различия менее выражены. Действительно, для мягкой пшеницы удельное значение интрогрессии генов устойчивости от диких видов, а также от других родичей (прежде всего *Aegilops*) сегодня наиболее высоко, о чем свидетельствует изложенный выше материал.

Мировой опыт подтверждает и положение о том, что «...групповой, или комплексный иммунитет является вполне реальным фактом, широко распространенным в природе» (Вавилов, 1986). Так, выявлены образцы однозернянки *T. monosocum*, сочетающие устойчивость к трем видам тлей, в том числе и к *S. graminum* (Радченко, 2000б). Литературные сведения показывают, что *T. monosocum* комплексно устойчив к целому ряду вредителей и болезней: злаковым мухам, пилильщикам, пьявице, мучнистой росе, головневым грибам, ржавчинам и др. (Чесноков, 1956; Вавилов, 1986).

Выявление новых генов устойчивости из коллекции культурных растений – самый простой способ пополнения их запаса, однако доноры новых генов встречаются, как правило, редко. Например, из более 23000 образцов сорго, оцененных в 80-е годы прошлого века по устойчивости к *S. graminum*, Т. L. Harvey et al. (1991) не смогли выявить ни одной устойчивой к биотипу I формы. Тем не менее, генофонд культивируемых злаков еще далеко не исчерпан, о чем свидетельствуют обширные сведения.

Высокой устойчивостью к фитофагу зачастую обладают местные образцы культивируемых злаков. Н. И. Вавилов (1986) считал, что «... иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора только в тех условиях, которые содействуют развитию инфекции, и, как правило, выявляются только там, где имеется в наличии тот или другой паразит, в отношении которого отбор вырабатывает иммунитет». Мы нашли наиболее устойчивые к *S. graminum* формы сорго среди местных образцов из Китая, а не из Африки (первичной родины культуры). Видимо, это связано с давностью взаимоотношений насекомого и растения-хозяина. По мнению Г. X. Шапошникова (1967), вероятный центр происхождения большинства групп тлей – горные районы Маньчжурско-Китайской и Индийской подобластей. Выделили также 93 слабо повреждаемых тлей образца ячменя из Китая. При этом встречаемость устойчивых форм наиболее высока среди материала из провинций Шэньси (47,1% от числа изученных) и Шаньси (34,9%) в Центральном природном районе Китая, что может быть связано с благоприятными для развития тли условиями и длительностью сосуществования насекомого и растения-хозяина (Радченко, Звейнек, 2001). Кроме того, свыше 30% изученных образцов овса из Приморского края, Монголии, Китая и Японии оказались гетерогенными по устойчивости к *S. graminum*. Предполагается, что устойчивые компоненты у этих форм защищены генами, отличающимися от идентифицированных ранее (Radchenko, 2004). Очевидно, это подтверждает и другие закономерности, выявленные Н. И. Вавиловым (1986). «Зная эволюцию данного культурного растения, ... можно предвидеть в значительной мере местонахождение интересующих селекционера иммунных форм». «Эколого-географические правильности в выявлении иммунитета являются сравнительно общими, присущими различным растениям, относящимся нередко к разным родам и даже семействам».

Иммунологический скрининг генетических ресурсов зерновых культур, результаты изучения взаимодействия насекомого с растениями-хозяевами и генетики устойчивости злаков к фитофагу свидетельствуют о несомненной актуальности всех положений «... эволюционной, или генетической в широком смысле, теории естественного иммунитета» (Вавилов, 1986).

Список литературы

- Бадулин А. В., Любименко Т. А. Обыкновенная злаковая тля – вредитель сорго // Защита растений. М., 1998. № 5. С. 25.
- Бей-Биенко Г. Я., Богданов-Катков Н. Н., Ильинский А. М., Фалькенштейн Б. Ю., Щеголев В. Н. Сельскохозяйственная энтомология. М.–Л.: Сельхозгиз, 1941. 648 с.
- Будник Г. С. Злаковые тли на сорго // Вопросы биологии, селекции и семеноводства сорго. Сб. науч. тр. Ставропольского НИИСХ. Ставрополь, 1977. Вып. 33.
- Бурдун А. М., Гуйда А. Н. Исходный материал яровой пшеницы в селекции на устойчивость к злаковой тле *Toxoptera graminum* R. // С.-х. биология. 1978. Т. 13. № 1. С. 136–139.
- Вавилов Н. И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука, 1986. 520 с.
- Знаменский А. В. Насекомые, вредящие полеводству. Ч. 1. Вредители зерновых злаков // Тр. Полтавской с.-х. опытной станции. 1926. Вып. 50. 296 с.
- Морошкина О. С. Злаковая тля (*Toxoptera graminum* Rond.). (Биология, экология, испытание мер борьбы). Ростов-на Дону, 1930. 60 с.
- Невский В. П. Тли Средней Азии. Ташкент: Узбекстанская опытная станция защиты растений. 1929. 424 с.
- Пайнтер Р. Устойчивость растений к насекомым. М.: Изд-во иностранной литературы, 1953. 442 с.
- Радченко Е. Е. Генетика устойчивости зерновых культур к тлям и проблемы селекции // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1374–1380.
- Радченко Е. Е. Новые гены устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле // Генетика. 1995. Т. 31. № 5. С. 668–673.
- Радченко Е. Е. Идентификация генов устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле // Генетика. 2000а. Т. 36. № 4. С. 510–519.
- Радченко Е. Е. Наследственное разнообразие пшеницы по устойчивости к злаковым тлям. Вестник защиты растений. 2000б. № 1. С. 36–42.
- Радченко Е. Е. Наследование устойчивости образцов зернового сорго и суданской травы к обыкновенной злаковой тле // Генетика. 2006. Т. 42. № 1. С. 65–70.
- Радченко Е. Е., Аббасов Г. Г. Изучение устойчивости индийских образцов сорго к бактериозу и обыкновенной злаковой тле // Сб. науч. трудов СПГАУ. СПб., 1992. С. 43–46.
- Радченко Е. Е., Берим М. Н., Зубов А. А. Генетический контроль различных типов устойчивости зерновых культур к тлям (Homoptera, Aphididae) // Энтомолог. обозрение. 2007. Т. 86. Вып. 2. С. 247–258.
- Радченко Е. Е., Звейнек И. А. Наследственное разнообразие коллекции ячменя из Китая по устойчивости к обыкновенной злаковой тле // Генетические ресурсы культурных растений. Тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. 13-16 ноября 2001 г. СПб., 2001. С. 392–394.
- Радченко Е. Е., Звейнек И. А., Тыртышкин Л. Г., Коновалова Г. С., Семенова А. Г., Хохлова А. П. Ячмень. Устойчивость образцов из Юго-Восточной Азии к вредителям и болезням. Каталог мировой коллекции ВИР, вып. 751. СПб: ВИР, 2004. 43 с.
- Радченко Е. Е., Кузнецова Т. Л., Зубов А. А. Многолетний сезонный полиморфизм краснодарской популяции обыкновенной злаковой тли по вирулентности к образцам сорго с различными генами устойчивости // Экология. 2012. Т. 43. № 3. С. 182–187.
- Радченко Е. Е., Одинцова И. Г., Власова Т. В. Наследование признака слабо выраженной устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле // Генетика. 2001. Т. 37. № 10. С. 1364–1370.
- Радченко Е. Е., Якишин Г. В. Устойчивые к обыкновенной злаковой тле образцы сорго // Селекция и семеноводство. 1990. № 1. С. 26–27.
- Радченко Е. Е., Якишин Г. В. Наследственное разнообразие сорго по устойчивости к обыкновенной злаковой тле // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2001. Т. 159. С. 24–34.
- Троценко А. Г., Скляр В. И. Некоторые вопросы селекции сорговых культур на устойчивость к злаковым тлям // Селекция и семеноводство. Киев: Урожай, 1978. Вып. 40. С. 43–48.
- Цинцадзе Н. К., Надирадзе Н. В. К изучению биологии обыкновенной злаковой тли *Schizaphis* (= *Toxoptera*) *graminum* Rond. в Грузии // Тр. Грузинского с.-х. ин-та. 1977. Т. 102. С. 97–104.
- Чесноков П. Г. Устойчивость зерновых культур к насекомым. М.: Советская наука, 1956. 307 с.
- Шапошников Г. Х. Подотряд Aphidinea – тли // В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением / Под редакцией Г. Я. Бей-Биенко. М.–Л.: Наука, 1964. С. 489–616.
- Шапошников Г. Х. Эволюция тлей в связи со специализацией и сменой хозяев. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1967. 41 с.

- Шуровенков Ю. Б. Сосущие вредители злаковых культур в лесостепи Северного Зауралья // Тр. Всерос. НИИ защиты растений. 1977. Т. 5. С. 29–38
- Якушев Б. С., Добрякова Е. П. Некоторые особенности биологии обыкновенной злаковой тли на сорго в Саратовской области // Защита растений от вредителей и болезней на юго-востоке и в западном Казахстане. Саратов, 1980. С. 3–7.
- Якушин Г. В. Устойчивость сорго к обыкновенной злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond. в связи с селекцией на иммунитет. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л.: ВИР, 1990. 18 с.
- Agrama H. A., Widle G. E., Reese J. C., Campbell L. R., Tuinstra M. R. Genetic mapping of QTLs associated with greenbug resistance and tolerance in *Sorghum bicolor* // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 104. No. 8. P. 1373–1378.
- Anstead J. A., Burd J. D., Shufran K. A. Over-summering and biotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) populations on noncultivated grass hosts // Environ. Entomol. 2003. V. 32. No. 3. P. 662–667.
- Argandoña V. H., Chaman M., Cardemil L., Muñoz O., Zúñiga G. E., Corcuera L. J. Ethylene production and peroxidase activity in aphid-infested barley // J. Chem. Ecol. 2001. V. 27. No. 1. P. 53–68.
- Argandoña V. H., Niemeyer H. M., Corcuera L. J. Effect of content and distribution of hydroxamic acids in wheat on infestation by the aphid *Schizaphis graminum* // Phytochemistry. 1981. V. 20. No. 4. P. 673–676.
- Argandoña V. H., Peña G. F., Niemeyer H. M., Corcuera L. J. Effect of cysteine on stability and toxicity to aphids of cyclic hydroxamic acid from Gramineae // Phytochemistry. 1982. V. 21. No. 7. P. 1573–1574.
- Arnold D. C. Effects of cold temperatures and grazing on greenbug populations in wheat in Noble County, Oklahoma, 1975–76 // J. Kans. Entomol. Soc. 1981. V. 54. No. 3. P. 571–577.
- Arriaga H. O., Re R. R. Comportamiento hereditario de la resistencia a la toxemia del pulgon verde en centeno, cebada y trigo // Rev. Fac. Agron., Univ. Nac. de la Plata (Tercera Epoca). 1963. T. 39 (1a). P. 35–50.
- Atkins I. M., Dahms R. G. Reaction of small-grain varieties to green bug attack // USDA. 1945. Techn. bull. No. 901. 30 p.
- Azhaguvel P., Rudd J. C., Ma Y., Luo M.-C., Weng Y. Fine genetic mapping of greenbug aphid-resistance gene *Gb3* in *Aegilops tauschii* // Theor. Appl. Genet. 2012. V. 124. No. 3. P. 555–564.
- Behle R. W., Michels G. J. Jr. Greenbug (Homoptera, Aphididae) feeding affects nonstructural carbohydrate levels in seedling sorghum // J. Econ. Entomol. 1993. V. 86. No. 2. P. 363–368.
- Beregovoy V. H., Peters D. C. Biotype J, a unique greenbug (Homoptera: Aphididae) distinguished by plant damage characteristics // J. Kans. Entomol. Soc. 1994. V. 67. No. 3. P. 248–252.
- Boozaya-Angoon D., Starks K. J., Edwards L. H., Pass H. Inheritance of resistance in oats to two biotypes of the greenbug // Environm. Entomol. 1981. V. 10. No. 4. P. 557–559.
- Boyko E., Starkey S., Smith M. Molecular genetic mapping of *Gby*, a new greenbug resistance gene in bread wheat // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 109. No. 6. P. 1230–1236.
- Burd J. D., Porter D. R. Biotypic diversity in greenbug (Hemiptera: Aphididae): characterizing new virulence and host associations // J. Econ. Entomol. 2006. V. 99. No. 3. P. 959–965.
- Cabrera H. M., Argandoña V. H., Zúñiga G. E., Corcuera L. J. Effect of infestation by aphids on the water status of barley and insect development // Phytochemistry. 1995. V. 40. No. 4. P. 1083–1088.
- Campbell B. C., Dreyer D. L. Host-plant resistance of sorghum: differential hydrolysis of sorghum pectic substances by polysaccharases of greenbug biotypes (*Schizaphis graminum*, Homoptera: Aphididae) // Arch. Insect Biochem. and Physiol. 1985. V. 2. No. 2. P. 203–215.
- Campbell B. C., Jones K. C., Dreyer D. L. Discriminative behavioral responses by aphids to various plant matrix polysaccharides // Entomol. Exp. et Appl. 1986. V. 41. No. 1. P. 17–24.
- Casaretto J. A., Corcuera L. J. Proteinase inhibitor accumulation in aphid-infested barley leaves // Phytochemistry. 1998. V. 49. No. 8. P. 2279–2286.
- Castro A. M., Chúa A. A., Gimenez D. O., Tocho E., Tacaliti M. S., Collado M., Worland A., Bottini R., Snape J. W. Genetic resistance to greenbug is expressed with higher contents of proteins and non-structural carbohydrates in wheat substitution lines // Wheat Production in Stressed Environments (Eds. Buck H. T., Nisi J. E., Salomón N.) / Devel. Plant Breed. 2007. V. 12. P. 139–147.
- Castro A. M., Martin L. M., Dixon A. F. G. Genetic variability in antibiotic resistance to the greenbug *Schizaphis graminum* in *Hordeum chilense* // Plant Breed. 1995. V. 114. No. 6. P. 510–514.
- Castro A. M., Martin A., Martin L. M. Location of genes controlling resistance to greenbug (*Schizaphis graminum*) in *Hordeum chilense* // Plant Breed. 1996. V. 115. No. 5. P. 335–338.
- Castro A. M., Ramos S., Vasicek A., Worland A., Giménez D., Chúa A. A., Suárez E. Identification of wheat chromosomes involved with different types of resistance against greenbug (*Schizaphis graminum*, Rond.) and the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*, Mordvilko) // Euphytica. 2001. V. 118. No. 3. P. 321–330.

- Castro A. M., Vasicek A., Manifiesto M., Giménez D. O., Tacaliti M. S., Dobrovolskaya O., Röder M. S., Snape J. W., Börner A. Mapping antixenosis genes on chromosome 6A of wheat to greenbug and to a new biotype of Russian wheat aphid // *Plant Breed.* 2005. V. 124. N. 3. P. 229–233.
- Castro A. M., Vasicek A., Ramos S., Martin A., Martin L. M., Dixon A. F. G. Resistance against greenbug, *Schizaphis graminum* Rond., and Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* Mordvilko, in tritordeum amphiploids // *Plant Breed.* 1998. V. 117. N. 6. P. 515–522.
- Castro A. M., Vasicek A., Ramos S., Worland A., Suárez E., Munoz M., Giménez D., Clúa A. A. Different types of resistance against greenbug, *Schizaphis graminum* Rond., and the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* Mordvilko, in wheat // *Plant Breed.* 1999. V. 118. N. 2. P. 131–137.
- Castro A. M., Worland A. J., Vasicek A., Ellerbrook C., Giménez D. O., Tocho E., Tacaliti M. S., Clúa A., Snape J. W. Mapping quantitative trait loci for resistance against greenbug and Russian wheat aphid // *Plant Breed.* 2004. V. 123. No. 4. P. 361–365.
- Coppock S. Greenbugs. They're back on sorghum // *Crops and soils.* 1969. V. 21. No. 9. P. 9–10.
- Corcuera L. J. Effects of indole alkaloids from Gramineae on aphids // *Phytochemistry.* 1984. V. 23. No. 3. P. 539–541.
- Corcuera L. J., Queirolo C. B., Argandona V. H. Effects of 2-b-D-glycosyl-4-hydroxy-7-metoxo-1,4-benzoxazin-3-one on *Schizaphis graminum* (Rondani) (Insecta, Aphididae) feeding on artificial diets // *Experientia.* 1985. V. 41. No. 4. P. 514–516.
- Couture R. M., Routley D. G., Dunn G. M. Role of cyclic hydroxamic acids on monogenic resistance to *Helminthosporium turcicum* in maize // *Maize Gen. Coop. Newslet.* 1970. V. 44. P. 169–170.
- Curtis B. C., Schlehber A. M., Wood E. A. Jr. Genetics of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in two strains of common wheat // *Agron. Journ.* 1960. V. 52. No. 10. P. 599–602.
- Dahms R. G. Comparative tolerance of small grains to greenbugs from Oklahoma and Mississippi // *J. Econ. Entomol.* 1948. V. 41. No. 5. P. 825–826.
- Dahms R. G., Connin R. V., Guthrie W. D. Grasses as hosts of the greenbug // *J. Econ. Entomol.* 1954. V. 47. No. 6. P. 1151–1152.
- Dahms R. G., Storks K. J. Preventing greenbug outbreaks // USDA. 1973. Leaflet. No. 309. 8 p.
- Daniels N. E., Porter K. B. Greenbug resistance studies in winter wheat // *J. Econ. Entomol.* 1958. V. 51. No. 5. P. 702–704.
- Dixon A. G. O., Bramel-Cox P. J., Harvey T. L. Complementarity of genes for resistance to greenbug [*Schizaphis graminum* (Rondani)], biotype E, in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] // *Theor. Appl. Genet.* 1991. V. 81. No. 1. P. 105–110.
- Dorschner K.W., Ryan J.D., Johnson R.C., Eikenbary R.D. Modification of host nitrogen levels by the greenbug (Homoptera: Aphididae): its role in resistance of winter wheat to aphids // *Environm. Entomol.* 1987. V. 16. No. 4. P. 1007–1011.
- Dreyer D. L., Campbell B. C. Association of the degree of methylation of intercellular pectin with plant resistance to aphids and with induction of aphid biotypes // *Experientia.* 1984. V. 40. No. 2. P. 224–226.
- Dreyer D. L., Jones K. C. Feeding deterency of flavonoids and related phenolics towards *Schizaphis graminum* and *Myzus persicae*: aphid feeding deterrents in wheat // *Phytochemistry.* 1981. V. 20. No. 11. P. 2489–2493.
- Dubcovsky J., Lukaszewski A. J., Echaide M., Antonelli E. F., Porter D. R. Molecular haracterization of two *Triticum speltoides* interstitial translocations carrying leaf rust and greenbug resistance genes // *Crop Sci.* 1998. V. 38. No. 6. P. 1655–1660.
- Dunn G. M., Long B. J., Routley D. C. Inheritance of cyclic hydroxamates in *Zea mays* L. // *Can. J. Plant Sci.* 1981. V. 61. No. 3. P. 583–593.
- Edwards L. H., Smith E. L., Pass H., Morgan G. H. Registration of Post barley // *Crop Sci.* 1985. V. 25. No. 2. P. 363.
- Flinn M., Smith C. M., Reese J. C., Gill B. Categories of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* germplasm // *J. Econ. Entomol.* 2001. V. 94. No. 2. P. 558–563.
- Flor H. H. The complementary genetic systems in flax and flax rust // *Adv. Genet.* 1956. V. 8. P. 29–54.
- Friebe B., Zhang W., Raupp J. W., Gill B. S., Porter D. R. Non-homoeologous wheat-rye chromosomal translocations conferring resistance to greenbug // *Euphytica.* 1995. V. 84. No. 2. P. 121–125.
- Gardenhire J. H. Inheritance of greenbug resistance in oats // *Crop Sci.* 1964. V. 4. No. 4. P. 443.
- Gardenhire J. H. Inheritance and linkage studies on greenbug resistance in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Crop Sci.* 1965. V. 5. No. 1. P. 28–29.

- Gardenhire J. H., Chada H. L. Inheritance of greenbug resistance in barley // *Crop Sci.* 1961. V. 1. P. 349–352.
- Gardenhire J. H., Tuleen N. A., Stewart K. W. Trisomic analysis of greenbug resistance in barley, *Hordeum vulgare* L. // *Crop Sci.* 1973. V. 13. No. 6. P. 684–685.
- Gerloff E. D., Ortman E. E. Physiological changes in barley induced by greenbug feeding stress // *Crop Sci.* 1971. V. 11. No. 2. P. 174–176.
- Graybosch R. A., Peterson C. J., Porter D. R., Chung O. K. Registration of N96L9970 greenbug resistant wheat // *Crop Sci.* 2004. V. 44. No. 4. P. 1492–1493.
- Grün S., Frey M., Gierl A. Evolution of the indole alkaloid biosynthesis in the genus *Hordeum*. Distribution of gramine and DIBOA and isolation of the benzoxazinoid biosynthesis genes from *Hordeum lechleri* // *Phytochemistry*. 2005. V. 66. No. 11. P. 1264–1272.
- Hackerott H. L., Harvey T. L., Ross W. M. Registration of KS 30 sorghum germplasm // *Crop Sci.* 1972. V. 12. No. 5. P. 719.
- Hamilton R. H. A corn mutant deficient in 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3(4H)-one with an altered tolerance of atrazine // *Weeds*. 1964. V. 12. No. 1. P. 27–31.
- Harvey T. L., Hackerott H. L. Plant resistance to a greenbug biotype injurious to sorghum // *J. Econ. Entomol.* 1969. V. 62. No. 6. P. 1271–1274.
- Harvey T. L., Hackerott H. L. Chemical control of a greenbug on sorghum and infestation effects on yields // *J. Econ. Entomol.* 1970. V. 63. No. 5. P. 1536–1539.
- Harvey T. L., Hackerott H. L. Effects of greenbugs on resistant and susceptible sorghum seedlings in the field // *J. Econ. Entomol.* 1974. V. 67. No. 3. P. 377–380.
- Harvey T. L., Hackerott H. L., Martin T. J. Dispersal of alate biotype C greenbugs in Kansas // *J. Econ. Entomol.* 1982. V. 75. No. 1. P. 36–39.
- Harvey T. L., Kofoid K. D., Martin T. J., Sloderbeck P. E. A new greenbug virulent to E-biotype resistant sorghum // *Crop Sci.* 1991. V. 31. No. 6. P. 1689–1691.
- Harvey T. L., Martin T. J., Livers R. W. Resistance to biotype C greenbug in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum tauschii* // *J. Econ. Entomol.* 1980. V. 73. No. 3. P. 387–389.
- Harvey T. L., Wilde G. E., Kofoid K. D. Designation of a new greenbug biotype K, injurious to resistant sorghum // *Crop Sci.* 1997. V. 37. No. 3. P. 989–991.
- Harvey T. L., Wilde G. E., Kofoid K. D., Bramel-Cox P. J. Temperature effects on resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype I in sorghum // *J. Econ. Entomol.* 1994. V. 87. No. 2. P. 500–503.
- Hays D. B., Porter D. R., Webster J. A., Carver B. F. Feeding behavior of biotypes E and H greenbug (Homoptera: Aphididae) on previously infested near-isolines of barley // *J. Econ. Entomol.* 1999. V. 92. No. 5. P. 12123–1229.
- Hollenhorst M. M., Joppa L. R. Chromosomal location of genes for resistance to greenbug in "Largo" and "Amigo" wheats // *Crop Sci.* 1983. V. 23. No. 1. P. 91–93.
- Jackson B. R., Schlehner A. M. Will barley // *Crop Sci.* 1965. V. 5. No. 2. P. 195.
- Jackson O. W., Vessels K. J., Potter D. A. Resistance of selected cool and warm season turfgrasses to the greenbug (*Schizaphis graminum*) // *Hort Science*. 1981. V. 16. No. 4. P. 558–559.
- Johnson I. J. Registration of barley varieties // *Agronomy Journal*. 1953. V. 45. No. 7. P. 320–322.
- Jonczyk R., Schmidt H., Osterrieder A., Fiesselmann A., Schullehner K., Haslbeck M., Sicker D., Hofmann D., Yalpani N., Simmons C., Frey M., Gierl A. Elucidation of the final reactions of DIMBOA-glucoside biosynthesis in maize: characterization of *Bx6* and *Bx7* // *Plant Physiol.* 2008. V. 146. No. 3. P. 1053–1063.
- Joppa L. R., Timian R. G., Williams N. D. Inheritance of resistance to greenbug toxicity in an amphiploid of *Triticum turgidum*/*T. tauschii* // *Crop Sci.* 1980. V. 20. No. 3. P. 343–344.
- Joppa L. R., Williams N. D. Registration of Largo, a greenbug resistant hexaploid wheat // *Crop Sci.* 1982. V. 22. No. 4. P. 901–902.
- Juneja P. S., Gholson R. K. Acidic metabolites of benzyl alcohol in greenbug resistant barley // *Phytochemistry*. 1976. V. 15. No. 5. P. 647–648.
- Juneja P.S., Gholson R.K., Burton R.L., Starks K.J. The chemical basis for greenbug resistance in small grains. I. Benzyl alcohol as a possible resistance factor // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1972. V. 65. No. 4. P. 961–964.
- Juneja P.S., Pearcy S.C., Gholson R.K., Burton R.L., Starks K.J. Chemical basis for greenbug resistance in small grains. II. Identification for the major neutral metabolite of benzyl alcohol in barley // *Plant Physiology*. 1975. V. 56. No. 3. P. 385–389.

- Kantack E. J., Dahms R. G. A comparison of injury caused by the apple grain aphid and greenbug to small grains // J. Econ. Entomol. 1957. V. 50. No. 2. P. 156–158.
- Katsar K. S., Paterson A. H., Teetes G. L., Peterson G. C. Molecular analysis of sorghum resistance to the greenbug (Homoptera: Aphididae) // J. Econ. Entomol. 2002. V. 95. No. 2. P. 448–457.
- Kawada K., Lohar M. K. Effect of gramine on the fecundity, longevity and probing behaviour of the greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) // Ber. Ohara Inst. Landwirt. Biol. Okayama Univ. 1989. V. 19. No. 4. P. 199–204.
- Kerns D. L., Peters D. C., Puterka G. J. Greenbug biotype and grain sorghum seed sale surveys in Oklahoma // Southwest. Entomol. 1987. V. 12. No. 3. P. 237–243.
- Kindler S. D., Spomer S. M. Biotypic status of six greenbug (Homoptera: Aphididae) isolates // Environ. Entomol. 1986. V. 15. No. 3. P. 567–572.
- Kirkland R., Peries I. D., Hamilton G. C. Differentiation and developmental rate of nymphal instars of greenbug reared on sorghum // J. Kans. Entomol. Soc. 1981. V. 54. No. 4. P. 743–747.
- Khun J. A., Gutrie W. D., Hallauer A. R., Russel W. A. Genetic nature of the concentration of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one and resistance to the European corn borer in a diallel set of eleven maize inbreds // Crop Sci. 1970. V. 10. No. 1. P. 87–90.
- Kogan M., Ortman E. F. Antixenosis – a new term proposed to define Painter's "non-preference" modality of resistance // Bull. Entomol. Soc. Amer. 1978. V. 24. P. 175–176.
- Lage J., Skovmand B., Andersen S. B. Expression and suppression of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum dicoccum* × *Aegilops tauschii* crosses // J. Econ. Entomol. 2003. V. 96. No. 1. P. 202–206.
- Larkin P. J., Scowcroft W. R. Somaclonal variation – a novel source of variability from cell cultures for plant improvement // Theor. Appl. Genet. 1981. V. 60. No. 4. P. 197–214.
- Lazar M. D., Peterson G. L., Hu J. Multigenic inheritance of biotype-E greenbug resistance in wheat // Plant Breed. 1995. V. 114. No. 5. P. 492–496.
- Livers R. W., Harvey T. L. Greenbug resistance in rye // J. Econ. Entomol. 1969. V. 62. No. 6. P. 1368–1370.
- Lu H., Rudd J. C., Burd J. D., Weng Y. Molecular mapping of greenbug resistance genes *Gb2* and *Gb6* in T1AL.1RS wheat-rye translocations // Plant Breed. 2010. V. 129. No. 5. P. 472–476.
- Martin T. J., Harvey T. L., Hatchett J. H. Registration of greenbug and Hessian fly resistant wheat germplasm // Crop Sci. 1982. V. 22. No. 5. P. 1089.
- Mater Y., Baenziger S., Gill K., Graybosch R., Whitchee L., Baker C., Specht J., Dweikat I. Linkage mapping of powdery mildew and greenbug resistance genes in recombinant IRS from “Amigo” and “Kavkaz” wheat-rye translocations of chromosome IRS.1AL // Genome. 2004. V. 47. No. 2. P. 292–298.
- Maxwell F. G., Painter R. H. Auxin content of extracts of certain tolerant and susceptible host plants of *Toxoptera graminum*, *Macrosiphum pisi*, and *Therioaphis maculata* and relation to host plant resistance // J. Econ. Entomol. 1962a. V. 55. No. 1. P. 46–56.
- Maxwell F. G., Painter R. H. Plant growth hormones in ether extracts of the greenbug, *Toxoptera graminum*, and the pea aphid, *Macrosiphum pisi*, fed on selected tolerant and susceptible host plants // J. Econ. Entomol. 1962b. V. 55. No. 1. P. 57–62.
- Merkle O. G., Webster J. A., Morgan G. H. Inheritance of a second source of greenbug resistance in barley // Crop Sci. 1987. V. 27. No. 2. P. 241–243.
- Migui S. M., Lamb R. J. Patterns of resistance to three cereal aphids among wheats in the genus *Triticum* (Poaceae) // Bull. Entomol. Res. 2003. V. 93. No. 4. P. 323–333.
- Miller H. L., Neese P. A., Ketring D. L., Dillwith J. W. Involvement of ethylene in aphid infestation of barley // J. Plant Growth Regul. 1994. V. 13. No. 4. P. 167–171.
- Moharrampour S., Murata S., Kanehisa K., Tsumuki H. Relationship between gramine concentration and cereal aphid populations in seedling and maturation stages in barley lines // Bull. Res. Inst. Bioresour. Okayama Univ. 1996. V. 4. No. 1. P. 49–58.
- Moharrampour S., Takeda K., Sato K., Yoshida H., Tsumuki H. Inheritance of gramine content in barley // Euphytica. 1999. V. 106. No. 2. P. 181–185.
- Moharrampour S., Yoshida H., Sato K., Takeda K., Iida T., Tsumuki H. Mapping cereal aphid resistance in Steptoe/Morex doubled haploid population // Barley Gen. Newsl. 1997. V. 27. P. 48–50.
- Mornhinweg D. W., Edwards L. H., Smith E. L., Morgan G. H., Webster J. A., Porter D. R., Carver B. F. Registration of “Post 90” barley // Crop Sci. 2004. V. 44. No. 6. P. 2263.
- Niassy A., Ryan J. D., Peters D. C. Variations in feeding behavior, fecundity, and damage of biotypes B and E of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) on three wheat genotypes // Environ. Entomol. 1987. V. 16. No. 5. P. 1163–1168.

- Nomura T., Ishihara A., Imaishi H., Endo T.R., Ohkawa H., Iwamura H. Molecular characterization and chromosomal localization of cytochrome P450 genes involved in the biosynthesis of cyclic hydroxamic acids in hexaploid wheat // *Mol. Genet. Genomics*. 2002. V. 267. No. 2. P. 210–217.
- Nomura T., Ishihara A., Imaishi H., Ohkawa H., Endo T. R., Iwamura H. Rearrangement of the genes for the biosynthesis of benzoxazinones in the evolution of Triticeae species // *Planta*. 2003. V. 217. No. 5. P. 776–782.
- Nomura T., Ishihara A., Yanagita R. C., Endo T. R., Iwamura H. Three genomes differentially contribute to the biosynthesis of benzoxazinones in hexaploid wheat // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2005. V. 102. No. 45. P. 16490–16495.
- Painter R. H., Peters D. C. Screening wheat varieties and hybrids for resistance to the greenbug // *J. Econ. Entomol.* 1956. V. 49. No. 4. P. 546–548.
- Park S.-J., Huang Y., Ayobi P. Identification of expression profiles of sorghum genes in response to greenbug phloem-feeding using cDNA subtraction and microarray analysis // *Planta*. 2006. V. 223. No. 5. P. 932–947.
- Patch E. M. Food plant catalogue of the aphids of the world including the Phylloxeridae // *Maine Agr. Exp. Stn.* 1938. Bull. No. 293. P. 35–431.
- Peiretti R. A., Araj A., Weibel D. E., Starks K. J., McNew R. W. Relationship of "bloomless" (*bm bm*) sorghum to greenbug resistance // *Crop Sci.* 1980. V. 20. No. 2. P. 173–176.
- Peterson G. C., Suksayretrup K., Weibel D. E. Inheritance of some bloomless and sparse-bloom mutants in sorghum // *Crop Sci.* 1982. V. 22. No. 1. P. 63–67.
- Pike K. S., Schaffner R. L. Development of autumn populations of cereal aphids, *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae) and their effects on winter wheat in Washington state // *J. Econ. Entomol.* 1985. V. 78. No. 3. P. 676–680.
- Porter D. R., Burd J. D., Mornhinweg D. W. Differentiating greenbug resistance genes in barley // *Euphytica*. 2007. V. 153. No. 1-2. P. 11–14.
- Porter D. R., Mornhinweg D. W. Characterization of greenbug resistance in barley // *Plant Breed.* 2004a. V. 123. No. 5. P. 493–494.
- Porter D. R., Mornhinweg D. W. New sources of resistance to greenbug in barley // *Crop Sci.* 2004b. V. 44. No. 4. P. 1245–1247.
- Porter D. R., Webster J. A., Burton R. L., Puterka G. J., Smith E. L. New sources of resistance to greenbug in wheat // *Crop Sci.* 1991. V. 31. No. 6. P. 1502–1504.
- Porter D. R., Webster J. A., Friebe B. Inheritance of greenbug biotype G resistance in wheat // *Crop Sci.* 1994. V. 34. No. 3. P. 625–628.
- Porter K. B., Peterson G. L., Vise O. A new greenbug biotype // *Crop Sci.* 1982. V. 22. No. 4. P. 847–850.
- Puterka G. J., Peters D. C. Rapid technique for determining greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes B, C, E, and F // *J. Econ. Entomol.* 1988. V. 81. No. 1. P. 396–399.
- Puterka G. J., Peters D. C. Inheritance of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani), virulence to *Gb2* and *Gb3* resistance genes in wheat // *Genome*. 1989. V. 32. No. 1. P. 109–114.
- Puterka G. J., Peters D. C. Genetics of greenbug (Homoptera: Aphididae) virulence to resistance in sorghum // *J. Econ. Entomol.* 1995. V. 88. No. 2. P. 421–429.
- Puterka G. J., Peters D. C., Kerns D. L., Slosser J. E., Bush L., Worrall D. W., McNew R. W. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H // *J. Econ. Entomol.* 1988. V. 81. No. 6. P. 1754–1759.
- Puterka G. J., Slosser J. E. Inducing oviparae and males of biotype C greenbugs, *Schizaphis graminum* (Rond.) // *Southwest. Entomol.* 1983. V. 8. No. 4. P. 268–272.
- Puterka G. J., Slosser J. E., Gilmore E. C. Biotype C and E greenbugs: distribution in the Texas rolling plains and damage to four small grain varieties // *Southwest. Entomol.* 1982. V. 7. No. 1. P. 4–8.
- Radchenko E. E. Greenbug resistance in local oat samples from East Asia // *Agrifood research reports* 51. Proc. 7-th International oat conference. MTT Agrifood research, Finland. 2004. P. 188.
- Radchenko E. E., Lychagina N. S. Physiological and genetic variation in *Schizaphis graminum* (Stenomorphina: Aphididae) populations // *Acta Soc. Zool. Bohem.* 2003. V. 67. No. 3. P. 15–23.
- Radchenko E. E., Tyryshkin L. G. Somaclonal variability in barley for greenbug resistance // *Barley Genetics VIII. Proc. 8th Intern. Barley Genetics Symp. Vol. II – Contributed Papers. 22 - 27 October 2000, Adelaide, South Australia.* P. 166–167.
- Radchenko E. E., Tyryshkin L. G. Components of the greenbug (*Schizaphis graminum* Rond.) resistance in wheat and barley somaclonal variants // *Cereal Res. Commun.* 2004. V. 32. No. 2. P. 255–258.

- Reese J. C., Bramel-Cox P., Ma R., Dixon A. G. O., Mize T. W., Schmidt D. J. Greenbug and other pest resistance in sorghum // 44th Annual Corn and Sorghum Research Conference. 1990. 29 p.
- Rustamani M. A., Kanehisa K., Tsumuki H., Shiraga T. The relationship between DIMBOA concentration in corn lines and resistance to aphids // Bull. Res. Inst. Bioresour. Okayama Univ. 1996. V. 4. No. 1. P. 33–42.
- Schmidt J. W., Dreier A. F. Registration of Nebar barley // Crop Sci. 1976. V. 16. No. 3. P. 444.
- Schuster D. J., Starks K. J. Greenbugs: components of host-plant resistance in sorghum // J. Econ. Entomol. 1973. V. 66. No. 5. P. 1131–1134.
- Schweissing F., Wilde G. Predisposition and nonpreference of greenbug for certain host cultivars // Environ. Entomol. 1979. V. 8. No. 6. P. 1070–1072.
- Sebesta E. E., Wood E. A. Jr. Transfer of greenbug resistance from rye to wheat with x-rays // Agron. Abstr. 1978. No. 70. P. 61–62.
- Sebesta E. E., Wood E. A. Jr., Porter D. R., Webster J. A. Development of a triticale resistant to the greenbug: an historical perspective // Euphytica. 1996. V. 87. No. 1. P. 65–67.
- Smith C. M., Boyko E. V. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status // Entomol. Exp. et Appl. 2007. V. 122. No. 1. P. 1–16.
- Smith C. M., Havlicková H., Starkey S., Gill B. S., Holubec V. Identification of *Aegilops* germplasm with multiple aphid resistance // Euphytica. 2004. V. 135. No. 3. P. 265–273.
- Smith C. M., Starkey S. Resistance to greenbug (Heteroptera: Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* synthetic wheats // J. Econ. Entomol. 2003. V. 96. No. 5. P. 1571–1576.
- Smith O. D., Schlehner A. M., Curtis B. C. Inheritance studies of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in four varieties of winter barley // Crop Sci. 1962. V. 2. P. 489–491.
- Starks K. J., Burton R. L. Greenbugs: determining biotypes, culturing, and screening for plant resistance with notes on rearing parasitoids // USDA. 1977. Techn. bull. № 1556. 12 p.
- Starks K. J., Burton R. L., Merkle O. G. Greenbugs (Homoptera: Aphididae) plant resistance in small grains and sorghum to biotype E // J. Econ. Entomol. 1983. V. 76. No. 4. P. 877–880.
- Starks K. J., Merkle O. G. Low level resistance in wheat to greenbug // J. Econ. Entomol. 1977. V. 70. No. 3. P. 305–306.
- Starks K. J., Weibel D. E. Resistance in bloomless and sparse-bloom sorghum to greenbugs // Environ. Entomol. 1981. V. 10. No. 6. P. 963–965.
- Teetes G. L., Johnson J. W. Assessment of damage by the greenbug in grain sorghum hybrids of different maturities // J. Econ. Entomol. 1974. V. 67. No. 4. P. 514–516.
- Teetes G. L., Schaefer C. A., Gipson J. R., McIntyre R. G., Iatham E. E. Greenbug resistance to organophosphorous insecticides on the Texas High Plains // J. Econ. Entomol. 1975. V. 68. No. 2. P. 214–216.
- Todd G. W., Getahun A., Cress D. C. Resistance in barley to greenbug, *Schizaphis graminum*. 1. Toxicity of the phenolic and flavonoid compounds and related substances // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1971. V. 64. No. 3. P. 718–722.
- Tuinstra M. R., Wilde G. E., Kriegshäuser T. Genetic analysis of biotype I greenbug resistance in sorghum // Euphytica. 2001. V. 121. No. 1. P. 87–91.
- Tyler J. M., Webster J. A., Merkle O. G. Designations for genes in wheat germplasm conferring greenbug resistance // Crop Sci. 1987. V. 27. No. 3. P. 526–527.
- Tyler J. M., Webster J. A., Merkle O. G. Identification of rye genotypes resistant to biotypes B, C, E, and F of the greenbug // Euphytica. 1988. V. 37. No. 1. P. 65–68.
- Tyler J. M., Webster J. A., Sebesta E. E., Smith E. L. Inheritance of biotype E greenbug resistance in bread wheat CI 17882 and its relationship with wheat streak mosaic virus resistance // Euphytica. 1986. V. 35. No. 2. P. 615–620.
- Tyler J. M., Webster J. A., Smith E. L. Biotype E greenbug resistance in wheat streak mosaic virus-resistant wheat germplasm lines // Crop Sci. 1985. V. 25. No. 4. P. 686–688.
- Van der Plank J. E. Disease resistance in plants. New York, Academic Press. 1968. 206 p.
- Walgenbach D. D., Elliott N. C., Kieckhefer R. W. Constant and fluctuating temperature effects on developmental rates and life table statistics of the greenbug (Homoptera: Aphididae) // J. Econ. Entomol. 1988. V. 81. No. 2. P. 501–507.
- Webster J. A., Inayatullah C. Aphid biotypes in relation to plant resistance: a selected bibliography // Southwest. Entomol. 1985. V. 10. No. 2. P. 116–125.
- Webster J. A., Inayatullah C., Merkle O. G. Susceptibility of "Largo" wheat to biotype B greenbug (Homoptera : Aphididae) // Environm. Entomol. 1986. V. 15. No. 3. P. 700–702.

- Webster J. A., Starks K. J. Sources of resistance in barley to two biotypes of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani), Homoptera: Aphididae // Protection Ecology. 1984. V. 6. No. 1. P. 51–55.
- Weibel D. E., Starks K. J. Greenbug nonpreference for bloomless sorghum // Crop Sci. 1986. V. 26. No. 6. P. 1151–1153.
- Weibel D. E., Starks K. J., Wood E. A. Jr., Morrison R. D. Sorghum cultivars and progenies rated for resistance to greenbugs // Crop Sci. 1972. V. 12. No. 3. P. 334–336.
- Weng Y., Lazar M. D. Amplified fragment length polymorphism- and simple sequence repeat-based molecular tagging and mapping of greenbug resistance gene *Gb3* in wheat // Plant Breed. 2002. V. 121. No. 3. P. 218–223.
- Weng Y., Lazar M. D., Michels G. J., Rudd J. C. Phenotypic mechanisms of host resistance against greenbug (Homoptera: Aphididae) revealed by near isogenic lines of wheat // J. Econ. Entomol. 2004. V. 97. No. 2. P. 654–660.
- Weng Y., Li W., Devkota R. N., Rudd J. C. Microsatellite markers associated with two *Aegilops tauschii*-derived greenbug resistance loci in wheat // Theor. Appl. Genet. 2005a. V. 110. No. 3. P. 462–469.
- Weng Y., Michels G. J., Jr, Lazar M. D., Rudd J. C. Spatial and temporal distribution of induced resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) herbivory in preconditioned resistant and susceptible near isogenic plants of wheat // J. Econ. Entomol. 2005b. V. 98. No. 3. P. 1024–1031.
- Weng Y., Perumal A., Burd J. D., Rudd J. C. Biotypic diversity in greenbug (Hemiptera: Aphididae): microsatellite-based regional divergence and host-adapted differentiation // J. Econ. Entomol. 2010. V. 103. No. 4. P. 1454–1463.
- Wilson R. L., Starks K. J. Effect of culture-host preconditioning on greenbug response to different plant species // Southwest. Entomol. 1981. V. 6. No. 3. P. 229–232.
- Wilson R. L., Starks K. J., Pass H., Wood E. A. Jr. Resistance in four oat lines to two biotypes of the greenbug // J. Econ. Entomol. 1978. V. 71. No. 6. P. 886–887.
- Wood E.A.Jr. Biological studies of a new greenbug biotype // J. Econ. Entomol. 1961. V. 54. No. 6. P. 1171–1173.
- Wood E.A.Jr. Designation and reaction of three biotypes of the greenbug cultured on resistant and susceptible species of sorghum // J. Econ. Entomol. 1971. V. 64. No. 1. P. 183–185.
- Wood E. A. Jr., Sebesta E. E., Starks K. J. Resistance of Gaucho triticale to *Schizaphis graminum* // Environ. Entomol. 1974. V. 3. No. 4. P. 720–721.
- Wu Y. Q., Huang Y., Tauer C. G., Porter D. R. Genetic diversity of sorghum accessions resistant to greenbugs as assessed with AFLP markers // Genome. 2006. V. 49. No. 2. P. 143–149.
- Yoshida H., Iida T., Sato K., Moharramipour S., Tsumuki H. Mapping a gene for gramine synthesis in barley // Barley Genet. Newsl. 1997. V. 27. P. 22–24.
- Zhu L. C., Smith C. M., Fritz A., Boyko E. V., Flinn M. B. Genetic analysis and molecular mapping of a wheat gene conferring tolerance to the greenbug (*Schizaphis graminum* Rondani) // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 109. No. 2. P. 289–293.
- Zhu L. C., Smith C. M., Fritz A., Boyko E., Voothuluru P., Gill B. S. Inheritance and molecular mapping of new greenbug resistance genes in wheat germplasms derived from *Aegilops tauschii* // Theor. Appl. Genet. 2005a. V. 111. No. 5. P. 831–837.
- Zhu L. C., Smith C. M., Reese J. C. Categories of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype K in wheat lines containing *Aegilops tauschii* genes // J. Econ. Entomol. 2005b. V. 98. No. 6. P. 2260–2265.
- Zhu-Salzman K., Salzman R. A., Ahn J.-E., Koiwa H. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid // Plant Physiol. 2004. V. 134. No. 1. P. 420–431.
- Zúñiga G. E., Argandona V. H., Niemeyer H. M., Corcuera L. J. Hydroxamic acid content in wild and cultivated Gramineae // Phytochemistry. 1983. V. 22. No. 12. P. 2665–2668.
- Zúñiga G. E., Corcuera L. J. Glycine-betaine accumulation influences susceptibility of waterstressed barley to the aphid *Schizaphis graminum* // Phytochemistry. 1987a. V. 26. No. 2. P. 367–369.
- Zúñiga G. E., Corcuera L. J. Glycine-betaine in wilted barley reduces the effects of gramine on aphids // Phytochemistry. 1987b. V. 26. No. 12. P. 3197–3200.

ОЦЕНКА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МИРОВОГО ГЕНОФОНДА КАРТОФЕЛЯ В СОВРЕМЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ

С. Д. Киру, Л. И. Костина, Е. В. Рогозина, Э. В. Трускинов, Н. А. Чалая
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: s.kiru@vir.nw.ru

Резюме

Анализ результатов, полученных при комплексном изучении образцов картофеля коллекции ВИР по важнейшим хозяйственно ценным признакам, представлен в настоящей статье. Отмечается значение результатов изучения генетического разнообразия коллекции видов и сортов, выделенных из нее генетических источников важнейших хозяйственно ценных признаков для селекции картофеля. Выделенные из коллекции образцы культурных, диких видов и сортов, обладающие высокой продуктивностью, скороспелостью, качеством клубней, устойчивостью к наиболее вредоносным болезням: фитофторозу, вирусам, картофельной нематоде, рекомендуются селекционерам для использования в качестве исходного материала. Подчеркивается значение вовлечения в гибридизацию диких видов картофеля с целью создания сортов с комплексом признаков, отвечающих современным требованиям.

Ключевые слова: картофель, признак, гены, источники, доноры, селекция.

STUDYING AND USING POTATO GERMLASM IN THE MODERN BREEDING

S. D. Kiru, L. I. Kostina, E. V. Rogozina, E. V. Truskinov, N. A. Chalaya
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: s.kiru@vir.nw.ru

Summary

The analysis of the results obtained on results of complex studying of VIR Potato Collection on major commercial valuable traits is submitted in present article. A value of results of studying of a genetic diversity of wild and cultivated species and singled out genetic sources of the major valuable characters for potato breeding is marked. Accession of cultivated and wild species, singled out from a collection and the varieties, having high yield, precocity, tuber quality, resistance to the most dangerous pathogens – late blight, viruses, nematodes etc., are recommended to breeders for use an initial material. The value of involving in hybridization of potato wild species with the purpose to create new varieties, possessing by complex of the characters, answering to modern requirements is emphasized.

Key words: potato, character, genes, sources, donors, breeding.

Введение

Сегодня перед современной отечественной селекцией картофеля стоит задача создать сорта, отвечающие высоким требованиям потребительского рынка. Ее решение связано со значительным расширением числа признаков, по которым ведется поиск, выделение и создание исходного материала для селекции. Сокращение посевных площадей под картофелем при одновременной интенсификации отрасли приводит к необходимости выведения новых высокопродуктивных сортов, устойчивых к болезням и вредителям. Чтобы решить эту проблему, необходимо выделить новые источники ценных признаков для важнейших направлений селекции картофеля.

Особенно актуальна проблема создания и использования исходного материала для селекции сортов, сочетающих хозяйственные признаки (скороспелость, высокую продуктив-

ность, пригодность к промышленной переработке, высокие столово-кулинарные качества и др.) с высокой устойчивостью к наиболее вредоносным болезням и вредителям.

Одним из наиболее богатых по генетическому разнообразию источников исходного материала для селекции остается мировая коллекция картофеля ВИР, насчитывающая более 8600 образцов, включая более 2100 селекционных сортов и более 5500 образцов 170 дикорастущих и культурных видов. Многолетнее комплексное лабораторно-полевое изучение образцов коллекции с целью выделения ценного материала для селекции позволяет ежегодно выделять и создавать исходный материал, способный значительно повысить эффективность селекционной работы.

Возделывание устойчивых к болезням и вредителям сортов картофеля становится особенно актуальным в связи со структурными и качественными изменениями в агрофитоценозах, отмечаемых в последнее время (Павлюшин, 2011). Мониторинг популяций возбудителя фитофтороза, зеленой персиковой тли (переносчика вирусов картофеля), очагов распространения золотистой нематоды свидетельствует об изменениях в характере распространения вредителей и патогенов, усилении инфекционной нагрузки (Elansky et al., 2001; Гуськова, 2005; Зейрук и др., 2008; Патрикеева и др., 2010).

Наиболее рациональный способ борьбы с вредными организмами – генетическая защита культуры. Селекция на устойчивость к болезням и вредителям требует постоянной работы над поиском новых форм устойчивости растений, противостоящих новым расам и штаммам возбудителей, изучения генетики устойчивости и взаимоотношений хозяина и патогена, разработки стратегии рационального использования генетических ресурсов устойчивости растений к вредным объектам.

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

Источником устойчивости картофеля к широкому кругу вредных организмов служат дикие клубненоносные виды рода *Solanum* L. Большинство возделываемых сегодня сортов картофеля – сложные межвидовые гибриды, однако для их создания использована только небольшая часть генофонда диких родичей. Анализ ДНК-маркеров указывает на существование в современном сортименте картофеля трех отдельных, но частично перекрывающихся групп сортов (англо-американская, центральноевропейская и восточноевропейская), отражающих историю селекции и различия в селекционных приоритетах (Vryan et al., 2004). Известно, что генетическая однородность культуры приводит к возникновению эпифитотий, и потому для селекции важно генетическое разнообразие исходного материала и систематическое его обновление.

Одним из актуальных вопросов современной селекции является повышение ее эффективности за счет ускорения селекционного процесса. В этой связи наиболее важно использование новых методов поиска, изучения, выделения и создания исходного материала для селекции. В основе разработанной в ВИРе новой технологии по оценке исходного материала для ускорения селекционного процесса и повышения его результативности (Костина, Коро-

лева, 1999; Костина и др., 2009) лежит использование для селекции исходного материала с донорскими свойствами, выделенного на основе многоступенчатого скрининга в четыре этапа. I. Выделение образцов с ценными признаками по результатам полевой и лабораторной оценок. II. Выявление потенциальных возможностей образцов, выделенных на I этапе. Для этого проводится анализ выделенных образцов по их родословным, с учетом всех сортов и гибридов, использованных при их выведении по хозяйственно ценным и отрицательным признакам. III. Анализ выделенных образцов по потомству от самоопыления. IV. Проверка выделенных образцов по результатам скрещивания. Данная технология апробирована в диссертационных работах Л. В. Королевой (2000), Д. А. Бычкова (2005), О. С. Косаревой (2012) на коллекции селекционных сортов картофеля при исследованиях на скороспелость, продуктивность, содержание крахмала, устойчивость к картофельной нематоде и фитофторозу.

Материалы и методы исследований

Материал исследований – образцы селекционных сортов, культурных и диких видов картофеля из коллекции ВИР. Оценка устойчивости коллекционных образцов диких сортов, видов и межвидовых гибридов картофеля к возбудителям фитофтороза, рака картофеля, Y-вирусу, золотистой нематоде патотипа Ro1 проведена в полевых и лабораторных испытаниях в ВИР, ВИЗР, ВНИИФ.

Агробиологическое изучение перспективных клонов сложных межвидовых гибридов проведено на опытных станциях ВИР: Полярной, Екатеринбургской, Майкопской, в Центральном (ВНИИКХ им. А. Г. Лорха, Московская обл.) и в Западно-Сибирском (СибНИИСХ, г. Омск) регионах России. Изучение наследования устойчивости к патогенам при межвидовой гибридизации проводили с использованием образцов диких видов картофеля, представителей южноамериканских серий *Bukasoviana*, *Simpliciora*, а также межвидовых гибридов диких видов с культурным картофелем и видом *S. chacoense*.

Гибридизация выполнена методом декапитации по общепринятой методике. Гибридологический анализ проводили на стадии семян и повторно – в первой клубневой репродукции (в тех семьях, где формировались клубни). Пloidность межвидовых гибридов определяли путем подсчета числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц листа и числа хромосом в меристеме корешков у растений второй или третьей клубневой репродукции (Абрамова, 1988). Молекулярно-генетический анализ наличия ДНК-маркеров генов устойчивости к патогенам выполнен в ВНИИСБ, ВНИИКХ и ВИР. Используются SCAR-маркеры генов *R1*, *R3* и *RB*, сконструированные в лаборатории ВНИИСБ (Khavkin et al., 2010; Pankin et al., 2010), пары праймеров TG 689 и Gro1, действенные для отбора сортообразцов, устойчивость которых к золотистой нематоде контролируют гены *H1*, *Gro1* соответственно (Virjukova et al., 2008).

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

Результаты и обсуждение

Изучение образцов коллекции селекционных сортов

Е. П. Шанина (2012) справедливо отмечает, что результативность прямого использования в селекции образцов, выделенных по данным полевой и лабораторной оценок, не превышает 5%. Она поддерживает необходимость проведения дополнительного анализа выделенных образцов по их родословным, по потомству от самоопыления и результатам скрещивания.

Устойчивость к картофельной нематодe. Золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis* Woll. – опасный паразит, наносящий большой ущерб картофелеводству во многих странах мира. Химические средства борьбы с ней недостаточно эффективны и очень дороги, поэтому основное внимание в настоящее время следует уделять выведению нематодоустойчивых сортов. Мировой сортимент насчитывает уже более 700 сортов картофеля, устойчивых к данному паразиту. В Германии выведено более 240, в Нидерландах около 200, в Польше более 40, в Англии 24, в Белоруссии более 50, в России около 40, в Украине около 30 и др. Проблема выведения нематодоустойчивых сортов в России стоит очень остро. В Государственный реестр 2011 г. было включено 126 нематодоустойчивых сортов, из них отечественных только 31. Поэтому выделение и создание исходного материала весьма важный и актуальный этап в селекции таких сортов. Для повышения результативности скрещиваний целесообразно использовать образцы, оцененные по потомству от самоопыления и результатам скрещивания. К. З. Будным (1977) установлено, что если в потомстве от самоопыления 50% семян сорта устойчивы, то такой сорт обладает донорскими свойствами. По результатам оценки на инфекционном фоне у сортов установлен процент семян, устойчивых к картофельной нематодe: сорт Almaria имеет в потомстве 88% семян, Bobr – 62, Gitte – 70, Granola – 71, Margit – 50, Omega – 45, Provita – 68, Quarta – 61, Thomana – 78, Van Gogh – 64, Вихола – 57, Журавинка – 25, Росинка – 63, Скарб – 44.

В результате исследований по оценке нематодоустойчивых сортов выделен исходный материал для создания новых сортов, устойчивых к *Globodera rostochiensis*, и комплексом хозяйственно ценных признаков (Косарева, 2012). Выделены сорта, сочетающие продуктивность и низкую степень поражения болезнями: Ania, Bobr, Dorisa, Frila, Moli, Mors, Sante, Tewadi, Аврора, Лукьяновский, Наяда; с низкой степенью поражения болезнями и высоким содержанием крахмала: Albatros, Dunajec, Harpun и Сузорье. В результате оценки нематодоустойчивых сортов картофеля по потомству от самоопыления для селекции представляют интерес сорта, дающие в потомстве высокий процент семян, устойчивых к картофельной нематодe. Такой показатель имеют Bobr, Thomana, Van Gogh, Вихола, Росинка (устойчивость к патотипу Ro1). Сорта Вихола, Журавинка, Росинка, Скарб сочетают устойчивость к нематодe с относительно высокой устойчивостью к фитофторозу, а сорт Margit сочетает устойчивость с высокой продуктивностью.

Источники устойчивости к фитофторозу. Селекция фитофтороустойчивых сортов картофеля – одно из приоритетных направлений современной отечественной селекции. В Пушкинских лабораториях ВИР выделены сорта, слабо поражаемые фитофторозом листьев (7 – 8 баллов): Ania, Baszta, Dunajec, Grot, Клера, Koga, Medusa, Omulev, Triada (Польша); Аврора, Аспия, Вдохновение, Вестник, Вихола, Журавинка, Лукьяновский, Наяда, Никулинский, Удача, Россиянка, Ручеек (Россия); Здабыток, Ласунак, Скарб, Сузорье (Белоруссия); Зарево, Луговской, Лыбидь, Свитанок киевский (Украина) и др.

Некоторые сорта в потомстве от самоопыления показали высокий процент семян, устойчивых к фитофторозу: Астра (82), Bobr (42), Clarissa (82), Аврора (62), Вихола (62), Журавинка (56), Наяда (67), Росинка (67), Скарб (77).

Источники высокой продуктивности. В результате исследований выделены высокопродуктивные сорта (превышающие стандарты Невский и Петербургский): из Германии – Alwara, Arkula, Margit, Velox; Польши – Ania, Baszta, Bobr, Vzura, Koga, Triada, Tristar; Нидерландов – Agata, Concorde, Latona, Van Gogh; России – Аврора, Акросия, Алена, Вдохновение, Елизавета, Лазарь, Малиновка, Наяда, Русский сувенир, Рябинушка, Холмогорский; Белоруссии: Вихола, Журавинка, Здабыток, Милавица, Талисман и др.; Украины – Зарево, Ласунак.

Некоторые сорта выделены по продуктивности также на Полярной опытной станции (г. Апатиты, Мурманская обл.). За три года наивысшую продуктивность показали сорта: Ascant, Andra, Concorde, Corine, Irga, Karlana, Korella, Red Scarlet, Sante, Здабыток, Снегирь,

Удача и др. (Травина, Киру и др., 2009). В Приморском НИИСХ подтверждена высокая продуктивность сортов Desiree, Latona, Sante, Наяда (Новоселов, Ким и др., 2009).

В результате оценки по потомству от самоопыления выделены сорта с высокой степенью наследования высокой продуктивности (% сеянцев): Alcmaria (75), Arkula (58), Bobr (25), Desiree (55), Granola (53), Margit (60), Ora (50), Provita (52), Quarta (54), Thomana (29), Van Gogh (24), Вихола (23), Журавинка (33), Ласунак (71), Невский (62), Росинка (44).

Источники скороспелости. Важным направлением в селекции картофеля является создание ранних сортов, особенно в условиях Северо-Запада России. В Пушкинских лабораториях ВИР выделены скороспелые образцы, представляющие интерес для использования в качестве исходного материала в этом направлении селекции, из: Германии – Andra, Axilia, Bonus, Dorisa, Velox; Нидерландов – Alcmaria, Anosta; Польши – Aster, Bekas, Irga, Harpun, Lena, Sasanka; Чехии – Kobra, Korela, Korneta, Krasa, Tegal; России – Алена, Бежицкий, Брянский деликатес, Даренка, Дебрянск, Жаворонок, Жуковский ранний, Лакомка, Лина, Любава, Погарский, Снегирь, Удача, Холмогорский и др. По некоторым сортам проведена оценка по потомству от самоопыления. Большой процент скороспелых сеянцев установлен в потомствах сортов: Воротынский ранний (86), Anosta (62), Axilia (67), Dorisa (73), Laura (64).

Повышенное содержание крахмала. Увеличение содержания в клубнях крахмала очень важно для перерабатывающей промышленности. К сожалению, высококрахмалистых сортов для промышленной переработки в последнее десятилетие создается очень мало. Содержание крахмала в большинстве современных сортов картофеля снизилось до 15–16% в сравнении со старыми сортами – с крахмалистостью до 20% и выше. Продолжаемое из года в год изучение коллекции селекционных сортов позволяет выделить новые источники повышенного содержания крахмала. Так, в результате оценки последних лет в Пушкинских лабораториях ВИР, по повышенному содержанию крахмала (более 20%) выделены сорта: Голубизна (Россия); Альпинист, Вербя, Выток, Зубренок, Лазурит, Милавица, Синтез (Белоруссия); Зарево (Украина); Asaja, Assia, Indira (Германия); Agria, Karida, Vebeca (Нидерланды); Ceza (Польша). Наиболее высокое содержание крахмала выявлено у сортов (%): Ceza до 24,5, Karida – 23,3, Выток – 23,4, Зарево – 26,8, Зубренок – 25,6. Среднеранние сорта Agria и Лазурит превышали по содержанию крахмала стандарт сорт Невский на 5,8–6,9%, среднеспелые и поздние превышали сорт Петербургский на 2,4–8,4%.

Сорта с повышенным содержанием крахмала были оценены по потомству от самоопыления. Высокий процент сеянцев с повышенным содержанием крахмала имели сорта (%): Assia – 76,5, Ceza – 90, Выток – 70, Зарево – 60, Зубренок – 60,1, Лазурит – 58,8, Синтез – 90,5. Эти сорта рекомендуются в селекции на повышенное содержание крахмала (Бычков, 2005). Сорта картофеля, сочетающие высокую крахмалистость с продуктивностью и высоким выходом крахмала с единицы площади – Ceza, Зарево, Лазурит и Милавица, рекомендуются для непосредственного внедрения в производство.

Таким образом, в результате оценки по многоступенчатому скринингу для использования в качестве исходного материала рекомендуются сорта на: скороспелость – Anosta, Axilia, Dorisa, Laura, Linzer Fruhe, Воротынский ранний; продуктивность – Agria, Arkula, Desiree, Grata, Ora, Margit, Provita, Sasanka, Ласунак, Невский; высокое содержание крахмала – Assia, Ceza, Karida, Выток, Зарево, Лазурит, Милавица; устойчивость к картофельной нематоде – Alcmaria, Hydra, Granola, Marijke, Morene, Provita, Quarta, Sagitta, Sante, гибрид SVP (VTn)2 62-33-3; высокую полевую устойчивость к фитофторозу – Астра, Clarissa, Свитанок киевский (Костина, Фомина и др., 2009). Сорта Andra, Korella и Снегирь выделены по скороспелости в различных регионах России – от Мурманской области (Полярная опытная станция ВИР) до Алтайского края (Травина, Киру и др., 2009; Стрельцова, 2009).

Эколого-географическое изучение. На Майкопской опытной станции ВИР за последние 10 лет изучено более 500 сортов картофеля (Горковенко, 2007). Выделены сорта в качестве исходного материала для селекции по комплексу хозяйственно ценных признаков: вы-

сокоурожайные и устойчивые к вирусам и фитофторозу – Корона, Удача, Успех; вирусам и парше обыкновенной – Лира, Сказка, Атлант, Adretta, Ania, Valbina, Drop; фитофторозу и макроспориозу – Arkadia, Baszta, КТ-12 (к-22900), Triada; фитофторозу и парше обыкновенной – Бородянский розовый. Выделены сорта с высокой продуктивностью и крахмалистостью в сочетании с устойчивостью к вирусам Маг, Здабыток, Elles, Omulev, Vestula; парше обыкновенной – Искра, Никулинский, Свитанок киевский; фитофторозу – Amigo, Asaja.

На Майкопской опытной станции ВИР не отмечалось сортов, устойчивых к колорадскому жуку. Были выделены слабо повреждаемые жуком сорта: Альпинист, Ариадна, Атлант, Белорусский 3, Брянский надежный, Зарево, Здабыток, Калинка, Ласунак, Луговской, Лыбидь, Накра, Наяда, Никулинский, Победа, Подарунок, Свитанок киевский, Солист, Сузорье, Успех, Varys, Baszta, Vzuga, Dunajec, Omulev, Triada и др. Слабое повреждение колорадским жуком сорта Зарево отмечено также и другими авторами (Шпаков, 1993; Яшина, 2007).

Изучение образцов коллекций диких и культурных видов картофеля

Скрининг на устойчивость к золотистой картофельной нематоды. В 2008–2010 гг. была проведена оценка 76 образцов 36 диких видов картофеля из коллекции ВИР на устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*. В результате скрининга у 27 образцов 16 видов выявлены отдельные растения, высокоустойчивые к патогену. Результаты исследований показали, что наиболее часто устойчивые к патогену образцы встречаются среди южноамериканских видов серии *Bukasoviana* Gorbat.: *S. alandiae*, *S. gourlayi*, *S. kurtzianum*, *S. sparsipillum*, *S. sucrense* и др., а также серии *Tarijensia* Cogn.: *S. berthaultii*, *S. tarijense*. Впервые устойчивые к *G. rostochiensis* (Ro1) генотипы выделены у видов *S. alandiae* (к-19443, 19956, 20408, 21240), *S. doddsii* (к-19817), *S. multiinterruptum* (к-18809) и *S. yungasense* (к-2820) (Чалая, Киру, 2011). Эти образцы – источники устойчивости к паразиту – выявлены нами среди ранее неиспользованных в селекции дикорастущих видов картофеля. Анализ результатов оценки устойчивости выделенных 16 видов, у которых выявлены образцы с устойчивыми формами, показал, что между ними существует определенная дифференциация по степени поражаемости фенотипов. У образцов таких видов, как *S. alandiae*, *S. berthaultii*, *S. doddsii*, *S. dolichostigma*, *S. sparsipillum*, *S. sucrense* и *S. vernei*, выделяется наибольшая доля (от 30 до 50 – 60%) устойчивых фенотипов, в то время как у других видов доля таковых составляет 10 – 20%. Однако, несмотря на эти показатели, образцы видов, у которых выделены устойчивые к патогену фенотипы, представляют не меньший интерес для селекции картофеля.

Анализ полученных данных показал также, что наибольшее число устойчивых форм обнаружено среди образцов видов, относящихся к южноамериканским сериям *Tarijensia* и *Bukasoviana*. Проведенные исследования также подтвердили выявленную ранее взаимосвязь устойчивости форм различных дикорастущих видов картофеля с основным центром происхождения нематоды. Так, из общего числа выделенных устойчивых форм 14 образцов имеют аргентинское происхождение, 11 – боливийское и 2 – перуанское.

Комплексная оценка образцов культурных видов по другим хозяйственно важным признакам позволила выявить новые ценные источники для селекции. Так, в результате анализа содержания крахмала выделены формы с высоким его содержанием в клубнях (более 20%) среди образцов вида *S. Andigenum*: к-4005, 10379, 17781, 19369, 20316, 21610, 21681, 21684 и 23694. Среди примитивных культурных видов выделены источники раннеспелости: у *S. phureja* – образцы к-1815, 8940; у *S. rybinii* – к-9253, 9354, 9322, 16527.

Одним из важных и ценных элементов продуктивности в селекции считается большое число клубней (многоклубневость). Этим признаком обладают многие образцы южноамериканских культурных видов. Исследования последних лет позволили также выделить новые источники этого признака среди образцов видов: *S. andigenum* – к-1819, 7086; *S. goniocalyx* – к-14892; *S. phureja* – к-9426, 9428, 9845, 11538; *S. rybinii* – к-16533; *S. stenotomum* – к-5975 6504.

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

В результате исследований фотопериодической чувствительности среди образцов пяти южноамериканских культурных видов выделены формы, проявившие в совокупности изучаемых биологических и хозяйственно ценных признаков слабую фотопериодическую чувствительность к естественному длинному дню в условиях Санкт-Петербурга. Среди форм культурного вида *S. andigenum* выделены образцы (к-8101, 13873, 15361, 15645), сочетающие слабую фотопериодическую чувствительность с такими хозяйственно ценными признаками, как многоклубневость, устойчивость к патогенам: раку картофеля, парше обыкновенной, фитофторозу, ризоктониозу, золотистой и стеблевой картофельной нематоде. Выделенный образец *S. goniocalyx* к-13698 представляет интерес для селекции как источник устойчивости к раку картофеля и парше обыкновенной, а три образца *S. rybinii* (к-3648, 7352, 9369) сочетают слабую чувствительность к длинному дню с такими ценными признаками, как раннеспелость, многоклубневость, высокое содержание крахмала, а также устойчивость к раку и парше. Два образца вида *S. stenotomum* к-9889 и 11023 также представляют интерес для использования в селекции на продуктивность, высокое содержание крахмала, белка а также устойчивость к раку и X-вирусу картофеля. Эти образцы рекомендуются для использования в селекции сортов, пригодных для возделывания в северных регионах страны, где основная часть вегетации картофеля проходит в условиях длинного дня (Кирилов и др., 2011).

Результаты исследований в области межвидовой гибридизации и создания исходного материала для селекции

Одна из основных задач исследований ученых ВИР – выделение из коллекции генетических источников ценных признаков и использование их в гибридизации с целью создания доноров различных признаков, в том числе устойчивости картофеля к болезням и вредителям.

На основе анализа литературных данных и обобщения результатов многолетней экспериментальной работы по изучению образцов коллекции картофеля ВИР сформулирована стратегия использования генетического материала его диких видов в селекции на устойчивость к патогенам (Рогозина, 2012). При создании исходного материала и доноров для селекции картофеля, устойчивого к вредным организмам, рекомендовано привлекать в качестве источников новых генов устойчивости эндемичные или узко распространенные южноамериканские диплоидные дикие виды. Формирование таких видов в условиях, благоприятствующих развитию и сопряженной эволюции растения-хозяина и паразита, способствует возникновению устойчивых форм иной генетической природы, нежели той, что присутствует у современных сортов картофеля.

ДНК-маркеры, разработанные на основе соответствующих *R*-генов устойчивости, в сочетании с фитопатологическим и гибридологическим анализом использованы для изучения генетического разнообразия и селекционной практики применения диких родичей в качестве источников устойчивости картофеля к патогенам (Соколова и др., 2009; Pankin et al., 2011; Рогозина и др., 2012).

В последние годы в ВИРе вовлечены в селекцию новые, ранее не использовавшиеся виды из Южноамериканского генцентра картофеля. Впервые получены межвидовые гибриды от скрещивания диких видов серии *Bukasoviana*: *S. abancayense*, *S. avilesii*, *S. alandiae*, *S. ambosinum*, *S. doddsii*, *S. hondelmannii*, *S. incamayoense*, *S. marinasense*, *S. pampasense*, *S. venturii*, *S. vidaurrei*; серии *Simpliciora*: *S. gandarillasii* с дигаплоидами сортов картофеля Atzimba, Delos, Kardula, Apta. Впервые плохо скрещивающиеся с культурным картофелем виды *S. okadae*, *S. multiinterruptum* вовлечены в гибридизацию с помощью вида-посредника *S. chacoense* (Рогозина, 2005; Рогозина и др., 2008).

В поколении F₁ выделены клоны, устойчивые к фитофторозу, золотистой нематодой Ro1, возбудителю рака картофеля, Y-вирусу (Рогозина, 2005; Рогозина и др., 2008). Наибольшую практическую ценность имеют клоны, отобранные в комбинациях Atzimba × *S. alandiae* к-21240 и *S. okadae* к-20921 × *S. chacoense* к-19759.

В потомстве F₁ от скрещивания дигаплоида сорта Atzimba и образца к-21240 диплоидного вида *S. alandiae* выделены клоны с наибольшим проявлением комплекса положительных качеств культурного картофеля и дикого родича, которые имеют хорошую продуктивность (700 – 1200 г/куст), вкусовые качества (3,0–3,8 баллов по шкале 1–5, где 5– отличный вкус), умеренное содержание крахмала (15–18%), отличаются обильным или умеренным цветением, ягодообразованием при свободном опылении. Среди клонов F₁ (Atzimba × *S. alandiae* к-21240) выявлены устойчивые одновременно к двум опасным патогенам: клоны 24–1, 24–2, 117–4, 117–5 устойчивы к фитофторозу (балл 7) и золотистой картофельной нематодой (Рогозина и др., 2007). Цитологическое изучение клонов F₁ (Atzimba × *S. alandiae* к-21240) показало, что все они – тетраплоиды (2n = 48), точнее, амфидиплоиды, образование которых произошло благодаря формированию нередуцированных диплогамет у обоих родительских компонентов скрещивания.

Также тетраплоидное потомство получено в первом поколении от скрещивания двух других диплоидных видов: *S. okadae* к-20921 × *S. chacoense* к-19759. В поколении гибридов около 40 % сеянцев проявили несомненный гетерозис и в поле заметно выделялись среди остальной малоурожайной части потомства. По комплексу положительных качеств отобрано 8 клонов F₁ (*S. okadae* к-20921 × *S. chacoense* к-19759), у которых высокая продуктивность сочетается с одновременной устойчивостью к золотистой картофельной нематодой и вирусу Y (Рогозина и др., 2008).

Клоны амфидиплоидных межвидовых гибридов F₁ (Atzimba × *S. alandiae* к-21240) и (*S. okadae* к-20921 × *S. chacoense* к-19759) наследуют селекционно-ценные признаки обеих родительских форм (устойчивость к фитофторозу дигаплоида Atzimba и образца к-21240 вида *S. alandiae*, устойчивость к нематодой образцов к-21240 вида *S. alandiae* и к-20921 вида *S. okadae*, устойчивость к вирусу Y образца к-19759 вида *S. chacoense*). Устойчивость к вредным организмам сочетается с комплексом хозяйственно полезных признаков: высокой продуктивностью, культурным типом гнезда, правильной формой клубней, вкусовыми качествами (табл.).

В потомстве других комбинаций скрещивания также выделены клоны – источники устойчивости к фитофторозу: гибриды F₁ (Apta × *S. avilesii* к-20158), (Delos × *S. avilesii* к-20884), устойчивости к золотистой нематодой – гибриды F₁ (Kardula × *S. doddsii* к-20704), (Delos × *S. gandarillasii* к-20698). Хозяйственно ценные качества этих гибридных клонов требуют улучшения, что не умаляет их значения как исходного материала для селекции, возможно, источников новых генов.

Групповой устойчивостью к вредным организмам характеризуются клоны сложных межвидовых гибридов картофеля. С целью совершенствования качеств ранее созданного селекционного материала и расширения генетической базы селекции картофеля проведена работа по улучшению уже существующих в коллекции ВИР клонов и созданию новых межвидовых гибридов-доноров устойчивости картофеля к патогенам. Для улучшения их агрономических качеств и придания резистентности к большему числу патогенов проведена серия скрещиваний гибридных клонов 170-1, 180-1, 204-1, 102-85-3, 90-6-2, 90-7-7 с сортами Bobr, Hertha, Загадка Питера, клоном I-1035. Партнеры, с которыми скрещивали гибридные клоны, служили источником признака продуктивности (Загадка Питера), скороспелости (Hertha), устойчивости к нематодой (Bobr, Hertha, I-1035), устойчивости клубней к фитофторозу (I-1035).

Характеристика клонов межвидовых гибридов картофеля по комплексу селекционно ценных признаков

Номер клона	Происхождение	Группа спелости ¹	Продук- тив- ность, г/куст	Крах- мал, %	Дегуста- ционная оценка, балл	Устойчивость к патогенам ²						Ягодо- обра- зо- вание ³
						фитофторозу		вирусам		RoI	раку	
						листьев, балл	клубней	поле, балл	имму- нитет			
97-152-8	204-1 × (102-85-3 × I-1035)	р	840	15–20	3	8	п.у.	5		в	у	1
97-155-1	Bobr × (102-85-3 × I-1035)	с.сп	750	13–14	4	8–9	в	7	УВК	в	у	1
97-159-3	90-7-7 × (I-1035 × 102-85-3)	с.сп	500	18–22	4–5	8–9	у	5	УВК	в	у	5
97-162-5	204-1 × (I-1035 × 102-85-3)	п	750	14–19	3	8–9	у	5	н.д.	в	в	1
159-1	F2 90-7-7	с.сп	800	16–17	3,6	8–9	н.д.	7	УВК	в	в	1
88-2	180-1 × Hertha	р, рк	1200	21–23	3,5–4,2	5	у	7	УВК	у	у	5
99-6-1	90-6-2 × Hertha	с.сп	800	17–21	3,6–4,2	5	в	7	УВК	у	п.у.	1
99-6-2	»	с.сп	400	15–19	3,9–4,2	5	н.д.	5	УВК	у	п.у.	5
99-6-5	»	с.сп, рк	500	17–21	3,7–4,8	5	н.д.	9	УВК	у	в	1
99-6-6	»	с.сп, рк	760	18–19	3–4	7	н.д.	7	УВК	у	п.у.	5
99-6-10	»	с.сп, рк	700	16–21	4,0–4,3	3	п.у.	9	УВК	у	п.у.	5
51-3	Загадка Питера × 99-6-1	ср, рк	1200	21	4,1	7	п.у.	9	н.д.	в	у	1
52-8	Загадка Питера × 99-6-6	ср	620	15–16	4,1	3–5	н.д.	7	н.д.	в	у	9
99-10-1	Bobr × <i>S. chacoense</i> к-19759	р	700	20–21	3,6–4,4	5	н.д.	5	УВК	у	у	1
94-5	»	р	1100	15–19	3	3	н.д.	7	УВК	у	у	1
24-1	Atzimba × <i>S. alandiae</i> к-21240	с.сп	700	16,5	3,0–3,8	7	в	5	н.д.	у	п.у.	1
24-2	»	с.сп	1000	15–19	3,0–4,0	7–5	в	5	н.д.	у	п.у.	5
117-2	»	с.сп	1100	17–21	3,8–4,2	7–5	в	7	н.д.	у	п.у.	5
117-5	»	с.сп	700	17–22	4,0–4,2	7–5	н.д.	9	н.д.	у	п.у.	1
8-1-(137)	(<i>S. okadae</i> к-20921 × <i>S. chacoense</i> к-19759)	с.сп, рк	1000	17–23	3,4–4,0	5	в	9	УВК	у	у	9
8-8-(137)	»	с.сп	1200	16–22	3,6–4,3	5	п.у.	7	УВК	у	у	9
8-3-(138)	»	ср, рк	900	14–15	3,9–4,3	5	в	9	УВК	у	н.д.	9
8-5-(138)	»	с.сп	1100	17–15	3,8–4,2	5	н.д.	7	УВК	у	у	9

Номер клона	Происхождение	Группа спелости ¹	Продук- тив- ность, г/куст	Крах- мал, %	Дегуста- ционная оценка, балл	Устойчивость к патогенам ²						Ягодо- обра- зо- вание ³
						фитофторозу		вирусам		Ro1	раку	
						листьев, балл	клубней	поле, балл	имму- нитет			
135-3- 2005	(<i>S. okadae</i> к-20921× <i>S. chacoense</i> к-19759)	с.сп	1000	14	4,0	5	в	7	УВК	у	у	9
135-4- 2005	»	ср	1200	13	3,0	5–7	н.д.	7	н.д.	у	н.д.	9
135-5- 2005	»	с.сп, рк	650	16–22	3,0–4,8	5	н.д.	5	УВК	у	у	9

¹ р – ранняя, ср – среднеранняя, с.сп – средней спелости, п – поздней спелости, рк – раннее клубнеобразование.

² у – устойчивость, п.у. – полевая устойчивость, в – восприимчивость, н.д. – нет данных.

³ 1 – единичные ягоды, 5 – умеренное, 9 – обильное ягодообразование.

При конвергентных скрещиваниях клонов межвидовых гибридов или в скрещиваниях с сортами устранены нежелательные признаки родительских форм. Получено новое поколение гибридов с улучшенным комплексом качеств: более скороспелые, устойчивые к фитофторозу клубней, нематодe Ro1, вирусам и возбудителю рака картофеля (Рогозина и др., 2003). Созданные межвидовые гибриды имеют хороший вкус, содержание крахмала от 13–14 до 20–23%, образуют ягоды, что означает их пригодность для использования в качестве материнского компонента в скрещиваниях (см. табл.).

Сложные межвидовые гибриды-доноры устойчивости картофеля к фитофторозу созданы с участием дикого мексиканского вида *S. stoloniferum*, вторичного дигаплоида южноамериканских культурных видов *S. andigenum*, *S. rybinii*, сортов-демиссоидов Atzimba, Bobr, Sunia, Tunika, интродуцированных селекционных клонов (Будин, Рогозина, 1998). В течение многих лет репродукции, в том числе в период эпифитотий, клоны трех-четырех видовых гибридов 90-7-7, 97-155-1, 97-162-5 имеют устойчивость 8–9 баллов.

В современных эпидемиологических условиях, при возрастающем значении почвенной инфекции фитофтороза, особую значимость приобретает устойчивость клубней к заболеванию. Высокий урожай, сформированный на растениях с устойчивыми к фитофторозу наземными органами, может быть в значительной мере, и даже полностью, утерян в послеуборочный период. Оценка межвидовых гибридов картофеля к фитофторозу клубней в полевых и лабораторных опытах выявила клоны разных сроков спелости, с устойчивыми к заболеванию клубнями: 97-162-5, 97-159-3, 88-2 (Rogozina, Patrikeyeva, 2004). Особый интерес для селекции представляют клоны 97-152-8, 51-3, способные рано формировать товарный урожай, имеющие устойчивые к фитофторозу клубни и листья (см. табл.). Такое сочетание признаков является приоритетным в современной селекции картофеля (Незаконова и др., 2002; Яшина и др., 2010).

В результате скрещивания сорта Hertha с клонами межвидовых гибридов картофеля 180-1 и 90-6-2 достигнуто запланированное сочетание селекционно-ценных признаков: устойчивости к нематодe патотипа Ro1 и раннеспелости. Каждая из родительских форм наряду с положительными обладает рядом отрицательных качеств: сорт Hertha слабоустойчив к фитофторозу, гибрид 90-6-2 – позднеспелый, гибрид 180-1 восприимчив к нематодe. При использовании сорта Hertha как опылителя гибридных клонов 180-1 и 90-6-2 в потомстве наблюдали различия по частоте отбора селекционно ценных форм, результативность которого оказалась более высокой в комбинации двух нематодоустойчивых родителей: гибридного клона 90-6-2 и сорта Hertha. Отобрано пять клонов: 99-6-1, 99-6-2, 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, унаследовавших устойчивость к нематодe и более скороспелых, чем материнская форма – клон 90-6-2. В комбинации скрещивания 180-1 × Hertha отобран клон 88-2, раннеспелый и устойчивый к нематодe (см. табл.).

Клоны межвидовых гибридов картофеля 97-155-1, 97-159-3, 159-1, 88-2, 99-6-1, 99-6-2, 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10 унаследовали крайнюю устойчивость к YBK в сочетании с полевой устойчивостью к другим вирусам (см. табл.). Источниками признака крайней устойчивости к Y-вирусу этих клонов являются виды *S. andigenum*, *S. stoloniferum*. Крайняя устойчивость клонов 99-10-1, 94-5, 8-1(137), 8-8(137), 8-3(138), 8-5(138), 135-3-2005, 135-5-2005 передана от *S. chacoense* к-19759.

Клоны 51-3, 52-8 устойчивы к мозаичным вирусам, возбудителю рака картофеля, имеют хорошие вкусовые качества и относятся к среднеранней группе спелости.

Донорские качества клонов межвидовых гибридов определены по результатам комплексного исследования, с помощью гибридологического, фитопатологического и маркерного анализов (Рогозина и др., 2007; Рогозина и др., 2012). Доказана донорская способность клонов 97-162-5, 97-155-1, 159-1, 97-159-3 по признаку устойчивости к фитофторозу листьев; клонов 99-6-1, 99-6-2, 99-6-6, 8-1 (137) – по устойчивости к Y-вирусу; клонов 99-6-6, 99-6-10, 24-1, 24-2, 117-5 – по устойчивости к нематодe патотипа Ro1.

Установлено, что нематодоустойчивость клона 24-1 детерминируют два гена, один из которых может соответствовать гену *H₁*, контролирующему резистентность к нематоду культурного вида *S. andigenum* и созданных с его участием сортообразцов картофеля. Другой ген, отличный от гена *H₁*, контролирует устойчивость к нематоду у генотипов 24-2, 117-5.

Эти клоны, отобранные в первом поколении гибридов F₁ (*Atzimba* × *S. alandiae* к-21240), имеют иную генетическую природу, чем у ранее использованных в селекции источников устойчивости к золотистой нематоду патотипа Ro1.

Клоны, полученные в скрещиваниях видов *S. berthaultii*, *S. microdontum*, *S. stoloniferum*, *S. bulbocastanum*, *S. acaule*, *S. alandiae*, *S. polytrichon*, *S. simplicifolium*, *S. vernei* с сортами-демиссоидами, дигаплоидами сортов и вторичными дигаплоидами культурных видов *S. andigenum*, *S. rybinii*, охарактеризованы по устойчивости к фитофторозу в разных регионах России и наличию маркеров *R*-генов устойчивости. Сопоставление результатов маркерного анализа и данных фитопатологического изучения указывает на наличие тесной связи между присутствием маркера гена *R₁* и устойчивостью к фитофторозу клонов межвидовых гибридов картофеля. Диагностический фрагмент, соответствующий гену *R₁*, обнаружен в геномах 9 из 11 гибридных клонов, слабо поражаемых фитофторозом, т. е. имевших не более 20% инфицированной площади листовой поверхности в период эпифитотийного развития заболевания 2007–2009 гг. Двувыворочный непараметрический тест Манна-Уитни ($z = -1,97$, $p = 0,04$) указывает на достоверное различие двух выборок по наблюдаемому признаку (Рогозина, 2012).

Все изученные клоны межвидовых гибридов созданы с участием сортов-демиссоидов, что объясняет достаточно высокую частоту встречаемости в их геномах маркера гена *R₁*. У гибридных клонов 24-2, 93-5-30, 159-31 маркеры генов *R₁*, *R₃*, *R_B* не обнаружены. Высокую степень горизонтальной устойчивости гибридного клона картофеля 93-5-30 подтверждают результаты неоднократных тестов по искусственному заражению отделенных листьев этого образца сложной высоковирулентной расой *P. infestans* (Рогозина и Патрикеева, неопубл.). В отсутствие генов *R₁*, *R₃*, *R_B* устойчивость клонов 93-5-30 и 159-31 к фитофторозу могут обеспечивать другие гены вертикальной устойчивости, подобно генам *R₂* – *R₄*, уже перенесенным из вида *S. demissum*, или малые гены горизонтальной устойчивости. Гибридные клоны 24-1 и 24-2 отобраны в потомстве скрещивания дигаплоида сорта *Atzimba* с образцом к-21240 боливийского вида *S. alandiae*, т. е. имеют иное происхождение, чем сорта и ранее созданные в ВИРе межвидовые гибриды картофеля. Сорт *Atzimba* по результатам ранее проведенных исследований не содержит гена *R₁* (Бекетова, Хавкин, 2006). Клон 24-1 имеет нечетко детектируемый фрагмент, соответствующий маркеру гена *R₁* (Рогозина и др., 2007). Возможное присутствие гена *R₁* или его структурных гомологов у *S. alandiae* предстоит исследовать.

Локусы, сходные с геном *R_B*, обнаружены в геномах хозяйственно ценных гибридных клонов, агрономические качества которых соответствуют требованиям, предъявляемым к сорту. Ген *R_B* идентифицирован как ген устойчивости к фитофторозу дикого североамериканского вида *S. bulbocastanum*, филогенетически удаленного от *S. tuberosum* и многих других диких родичей. Американские исследователи методом соматической гибридизации осуществили интрогрессию в культурный картофель гена *R_B* вида *S. bulbocastanum* (Helgeson et al., 1998). Позднее гомологи гена *R_B* были обнаружены у североамериканских видов серии *Longipedicellata*: *S. stoloniferum*, *S. fendleri*, *S. papita*, *S. polytrichon* (Wang et al., 2008). При изучении диких клубнеобразующих видов *Solanum* обнаружена частая встречаемость гомологов *R_B*-гена (Соколова и др., 2009; Pankin et al., 2011). Наличие гомологов гена *R_B* у гибридных клонов, созданных методом половой гибридизации и сходных по своим хозяйственным качествам с сортообразцами картофеля, позволяет сделать вывод, что интрогрессия *R_B*-подобных локусов в культурный картофель не сопровождается проявлением признаков «дикого типа».

Итогом проведенных исследований является генетически разнообразный исходный материал для различных направлений селекции. Созданы клоны межвидовых гибридов с комплексом полезных признаков, получены доноры устойчивости картофеля к фитофторозу, Y-вирусу, возбудителям карантинных заболеваний: раку картофеля и золотистой картофельной нематоды, в том числе с групповой устойчивостью к вредным организмам.

Сегодня в мире развивается новое направление селекции картофеля – создание специальных диетических сортов для поддержания и улучшения здоровья человека, защиты от болезней. Основой для такой селекции служат южноамериканские формы культурных видов картофеля (*S. andigenum*, *S. phureja*, *S. goniocalyx* и *S. tuberosum* subsp. *chilotanum*), а также некоторые стародавние сорта *S. tuberosum*: Blue Kongo, Muro Schocco, Challina, Negra, Dark Red Norland, Congo, Blaue Hindelbank, All Blue, Red Pearl, Purple Peruvian, Cranberry Red, Mc Intosh Black, Alaska Sweetheart pink-flesh и др.) с высоким содержанием антоцианинов и каротиноидов и, соответственно, высокой антиоксидантной способностью. Использование такого картофеля в пищу помогает защитить организм от таких серьезных заболеваний как рак, атеросклероз, сердечные коронарно-сосудистые заболевания, ухудшение зрения и др. (Lachman, Homouz, 2005). В США, при финансовой поддержке Конгресса, активно развивается селекция сортов данного направления.

Учитывая актуальность нового направления селекции, в ВИРе уже несколько лет проводится исследование по поиску генетических источников и созданию исходного материала для данного направления селекции. В результате уже созданы первые гибриды с антоциановой (фиолетовой и розовой) окраской мякоти клубней, рекомендованные для использования в селекции (153-25; 05-12/19; 46-08; 49-08, 58-08 и др.).

Проблема зараженности вирусными болезнями коллекционных образцов картофеля

Поддержание образцов коллекции картофеля в вегетативном состоянии в полевых условиях непременно влечет за собой неизбежный процесс заражения его вирусными болезнями. Изучение зараженности вирусными болезнями коллекции картофеля ВИР насчитывает много лет. Его проводили в разные годы А. Я. Камераз, В. Н. Иванова (1965), Э. В. Трускинов, Д. В. Фролова (2002), Э. В. Трускинов, Е. В. Рогозина (2007). Последнее вирусологическое обследование сортовой коллекции картофеля на зараженность вирусами с использованием иммуно-ферментного анализа (ИФА) и с целью выявления сортов с полевой вирусостойкостью проводилось на протяжении 2008–2011 гг. (Трускинов и др., 2011). В наибольшей степени был распространен на этой коллекции МВК (74–76% образцов), в наименьшей ХВК (18–26%). Очень сильное распространение получил YВК (42–48%). При почти полной зараженности сортов теми или иными вирусами все же можно было выделить ряд сортов с полевой устойчивостью к ним по типу толерантности, т. е. при отсутствии внешних признаков поражения и наличии вирусной инфекции по данным ИФА. За проведенные последние годы выделено до 16% таких сортов.

Несколько иная картина отмечена на коллекции диких видов. По многолетним данным Е. В. Рогозиной выявлено всего 11% образцов с ХВК и в то же время 57% оказались пораженными YВК. При этом если среди североамериканских видов картофеля было инфицировано YВК 40% образцов, то таковых среди южноамериканских оказалось 64%. От 25% заражения YВК у сеянцев диких видов до 55% у клубневых образцов показано по результатам обследования 2011 г. Тем не менее, именно среди диких видов *S. chacoense*, *S. stoloniferum*, *S. pinnatisectum*, *S. cardiophyllum* обнаружена крайняя устойчивость к YВК. В течение многих лет почти не отмечался ХВК на коллекции *S. andigenum*. Именно от этого вида выведен ряд высокоустойчивых, практически иммунных к этому вирусу сортов, в том числе сорт селекции А. Я. Камеразы – Детскосельский. Иммунитет к этому вирусу установлен и у ряда образцов *S. acaule*. В последние годы крайняя устойчивость к ХВК отмечена и у некоторых других видов. Если селекция на устойчивость сортов к ХВК достигла довольно стабильных результатов, то в отношении YВК это не так, хотя имеется уже немало сортов с крайней устойчиво-

стью к нему. Дело во многом осложняется сильной штаммовой гетерогенностью вируса, появлением все более вирулентных и патогенных штаммов. Несмотря на многие годы исследований, до сих пор весьма скромные результаты достигнуты в отношении очень распространенного и весьма опасного МВК. Выбор источников устойчивости к нему по-прежнему невелик: некоторые образцы *S. gourlayi* и *S. megistacrolobum*.

В настоящее время в селекции на вирусоустойчивость предпринимается попытка преодоления инерции традиционных путей межвидовой половой гибридизации, привлекая более быстрые генно-инженерные методы. Однако результаты и эффективность этих работ требуют проверки. Прежние источники устойчивости и методы их интрогрессии все еще остаются востребованными в селекции.

Заключение

Широкое генетическое разнообразие одной из крупнейших в мире коллекций картофеля ВИР позволяет, благодаря комплексным исследованиям, постоянно выделять из него новые ценные генотипы. Ежегодно в ВИРе выделяются десятки источников и создаются доноры таких ценных признаков, как устойчивость к наиболее вредоносным патогенам, продуктивность, раннеспелость, качество клубней и др. Использование новых генетических источников и новых исходных форм, которые систематически выделяются и создаются в ВИРе в результате многолетнего изучения генетического разнообразия культурных и диких видов, а также селекционных сортов, способствует повышению эффективности современной селекции сортов, отвечающих всем требованиям современного рынка.

Список литературы

- Абрамова Л. И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений. Л., 1988. 61 с.
- Амбросов А. Л. Вирусные болезни картофеля и меры борьбы с ними. Минск, 1975. С. 41–49.
- Бекетова М. В., Хавкин Э. Е. Ген R1 устойчивости к фитофторозу у восприимчивых и устойчивых сортов картофеля // С.-х. биология, 2006. № 3. С. 109–114.
- Будин К. З., Rogozina E. B. Доноры и источники устойчивости к патогенам картофеля. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб., 1998. Вып. 691. 23 с.
- Букасов С. М. Принципы систематики картофеля // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1978. Т.2. Вып.1 С. 3–35.
- Бычков Д. А. Многоступенчатый скрининг при выделении исходного материала для селекции картофеля на повышенное содержание крахмала. Дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2005. 128 с.
- Горбатенко Л. Е. Виды картофеля Южной Америки (Экология, география, интродукция, систематика, селекционная значимость). СПб.: ВИР, 2006. 456 с.
- Горковенко М. Н. Результаты многоступенчатого скрининга генофонда картофеля в условиях Юга России // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.:ВИР, 2007. Т. 163. С.157–162.
- Гуськова Л. А. Болезни, вызываемые нематодами (нематодозы) // Сб.: Болезни культ. раст. СПб., 2005. С.204–215
- Зейрук В. Н., Овэс Е. В., Абашкин О. В. и др. Изменение видового состава переносчиков вирусов картофеля по итогам многолетнего мониторинга // Сб.: Картофелеводство. Минск, 2008. Т. 14. С. 391–396.
- Камераз А. Я., Иванова В. Н. Исходный материал для селекции картофеля на устойчивость к вирусам // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1965. Т 37. Вып. 3. С.161–189.
- Кирилов Д. А., Киру С. Д., Пыженков В.И. Фотопериодическая чувствительность образцов южноамериканских культурных видов картофеля с ценными признаками для селекцию // Известия СПбГАУ. 2011. № 22. С.41–47.
- Киру С. Д. Генетические ресурсы картофеля для новых направлений селекции // Сб. тр. ВНИИКХ. Науч. обеспечение и инновацион. развитие картофелеводства. М., 2008. С. 49–56.
- Королева Л. В. Выделение исходного материала для селекции картофеля на основе генеалогии и анализа потомств от самоопыления. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2000. 16 с.

- Косарева О. С. Исходный материал для селекции нематодоустойчивых сортов картофеля с комплексом хозяйственно-ценных признаков. Дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2012. 184 с.
- Костина Л. И., Королева Л. В. Новая технология выделения исходного материала для селекции картофеля на хозяйственно-ценные признаки // Сб. науч. трудов: Биол. продуктивность и пути ее повышения. Горки, Беларусь, 1999. С. 146.
- Костина Л. И., Фомина В. Е., Королева Л. В., Косарева О. С. Исходный материал для секции картофеля, выделенный на основе многоступенчатого скрининга // В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения (Матер. Всерос. науч.-координац. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения К. З. Будина). СПб., 2009. С. 44–50.
- Международный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. / Сост.: СССР – С. Букасов, К. Будин, А. Камераз, В. Лехнович, Л. Костина, Н. Бавыко, В. Корнейчук, ЧССР – Н. Задина, И. Виднер, М. Майор, И. Бареш, В. Одегнал, Н. Баранек. Л.: ВИР, 1984. 43 с.
- Методические указания по изучению и поддержанию образцов мировой коллекции картофеля / Сост.: К. З. Будин, А. Я. Камераз, Н. Ф. Бавыко, Л. И. Костина, Е. В. Морозова, Л. М. Турулева. ВИР, 1986. 23 с.
- Методические указания по поддержанию и изучению мировой коллекции картофеля / Сост.: С. Д. Киру, Л. И. Костина, Э. В. Трускинов, Н. М. Зотева, Е. В. Рогозина, Л. В. Королева, В. Е. Фомина и др. ВИР, 2010. 28 с.
- Незаконова Л. В., Колядко И. И., Пискун Г. И. и др. Результаты селекции нематодоустойчивых и фитотфороустойчивых сортов в Беларуси // Сб.: Вопросы картофелеводства. М., 2002. С. 41–47.
- Новоселов А. К., Ким И. В., Новоселова Л. А., Ильяшик Т. М. Источники хозяйственно-ценных признаков картофеля и оценка их как компонентов скрещивания // В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 133–140.
- Павлюшин В. А. Проблемы фитосанитарного оздоровления агроэкосистем // Вестн. защиты раст. 2011 (2). С. 3–9.
- Патрикеева М. В., Веденятина Е. Г., Воробьев Н. И. Изменения в популяции *Phytophthora infestans* в Ленинградской области за последние 10 лет // Сб.: Технологии создания и использования сортов и гибридов картофеля с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. СПб., 2010. С. 106–116.
- Рогозина Е. В., Горбатенко Л. Е., Палеха С. В. Межвидовая гибридизация картофеля с участием дикорастущих видов серии *Bukasoviana* Gorbat. // Сб.: Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития. М., 2003. С. 212–216.
- Рогозина Е. В., Патрикеева М. В., Маковская С. А. и др. Новые ценные для селекции межвидовые гибриды картофеля // Матер. междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Института картофелеводства НАН Беларуси. Минск, 2003. С. 215–221.
- Рогозина Е. В. Южноамериканские дикорастущие виды картофеля: особенности онтогенеза и перспективы использования в селекции // С.-х. биология. 2005. № 5. С. 33–41.
- Рогозина Е. В., Патрикеева М. В., Гуськова Л. А. и др. Использование генетического разнообразия видов картофеля в селекции на устойчивость к патогенам // Картофелеводство России: актуальные проблемы науки и практики. Матер. Междунар. конгресса «Картофель, Россия-2007». М., 2007. С. 27–32.
- Рогозина Е. В., Лиманцева Л. А., Хютти А. В. Исходный материал для селекции сортов картофеля с групповой устойчивостью к патогенам // Вест. защиты раст. 2008. № 4. С. 62–64.
- Рогозина Е. В., Лиманцева Л. А., Бирюкова В. А. Доноры устойчивости к патотипа Ro1 – золотистой картофельной нематоды, производные от *S. alandiae* Card. // Докл. РАСХН. 2012. № 3. С. 16–19.
- Рогозина Е. В. Дикие клубненосные виды рода *Solanum* L. и перспективы их использования в селекции картофеля на устойчивость к патогенам // Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2012.
- Соколова Е. А., Рогозина Е. В., Хавкин Э. Е. Маркеры R генов устойчивости к фитотфорозу у дикорастущих сородичей картофеля // Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 255–259.

- Стрельцова Т. А. Экологическая изменчивость продуктивности картофеля различных групп спелости в условиях вертикальной зональности Горного Алтая // В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 76–85.
- Травина С. Н., Киру С. Д., Абакишина С. В. Источники высокой продуктивности картофеля для Северо-Западного региона России // В кн.: Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 162–169.
- Трускинов Э. В., Фролова Д. В. Вирусологическая оценка мировой коллекции картофеля // Вестн. защиты раст. СПб. – Пушкин, 2002. № 1. С. 22–26.
- Трускинов Э. В., Rogozina E. V. Мировой генофонд картофеля ВИР: ретроспектива, реальные итоги и перспектива селекции на вирусоустойчивость. К 80-летию мировой коллекции картофеля ВИР // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2007. Т. 163. С. 90–98.
- Трускинов Э. В. Современная стратегия и тактика борьбы с вирусными болезнями картофеля. Картофельводство. Результаты исследований, инновации, практический опыт // В кн.: Научное обеспечение и инновационное развитие картофелеводства (Матер. науч.-практич. конф. и координацион. совещ.). М., 2008. Т. II. С. 26–33.
- Трускинов Э. В., Хрусталева Я. Б., Королева Л. В., Косарева О. С. Обследование коллекции картофеля ВИР с целью выявления сортов с полевой устойчивостью к вирусным болезням // Вестн. защиты раст. СПб.–Пушкин, 2011. № 3. С. 41–44.
- Филиппов А. В., Rogozina A. N., Кузнецова М. А. и др. Защита картофеля от фитофтороза // Картофельводство. 2005. № 3. С. 4–10.
- Чалая Н. А., Киру С. Д. Выделены источники устойчивости картофеля к золотистой картофельной нематоды // Картофель и овощи. 2011. № 6. С. 30–31.
- Шанина Е. П. Селекция сортов различного целевого назначения на Среднем Урале. Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Тюмень, 2012. 32 с.
- Шелабина Т. А. Устойчивость к вирусам районированных сортов картофеля и особенности защиты их в Северо-Западном регионе Нечерноземья // Дис. ... канд. с.-х. н. Л., 1989. 20 с.
- Шпаков Л. Т. Подбор и оценка гибридов-беккроссов межвидового происхождения для селекции картофеля на устойчивость к колорадскому жуку // Дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1993. 177 с.
- Яшина И. М., Склярова Н. П., Симаков Е. А. Результаты использования генетических источников из коллекции ВИР в селекции картофеля на устойчивость к болезням и вредителям // Тр. по прикл. бот., ген и сел. 2007. Т. 163. С. 157–162.
- Яшина И. М., Симаков Е. А., Морозова Н. Н. и др. Доноры и генетические источники для использования в селекционном процессе картофеля. Каталог. М., 2010.
- Biryukova V., Zhuravlev A., Abrosimova S. et al. Use of molecular markers of potato golden nematode resistance genes *H1* and *Gro1*. // Rus. Agric. Sci. 2008. No. 34. P. 365–368.
- Bryan G., W. De Jong, J. Provan et al. Potato genomics: a general strategy for the molecular genetic characterization of *Solanum* germplasm // Breed. and gen. SCRI. 2004. P. 101–104.
- Elansky S., Smirnov A., Dyakov Y. et al. Genotypic Analysis of Russian isolates of *Phytophthora infestans* from the Moscow Region, Siberia and Far East // Phytopath. 2001. No. 149. P. 605–611.
- Khavkin E., Sokolova E., Beketova M. et al. Potato resistance to late blight as related to the *R1* and *R3* genes introgressed from *Solanum demissum* // PPO-Special Report. 2010. No. 14. P. 231–238.
- Lachman J., Homouz K. Red and purple colored potatoes as a significant antioxidant source in human nutrition (review) // Plant Soil environment. 2005. V. 51. No. 11. P. 477–482.
- Pankin A., Sokolova E., Rogozina E. et al. Searching among wild *Solanum* species for homologues of *RB/Rpi-blb1* gene conferring durable late blight resistance. // PPO-Special Report. 2010. No. 14. P. 277–284.
- Pankin A., Sokolova E., Rogozina E. et al. Allele mining in the gene pool of wild *Solanum* species for homologues of late blight resistance gene *RB/Rpi-blb1* // Plant Gen. Res.: Characterization and Utilization. 2011. V. 9. No. 2. P. 305–308.
- Rogozina E., Patrikeyeva M. Resistance of potato tubers to *Phytophthora infestans* evaluated in laboratory tests and field trials // Plant Breed. and Seed Sci. Poland, Radzikow. 2004. No. 50. P. 147–154.
- Helgeson J., Pohlman J., Austin S. et al. Somatic hybrids between *Solanum bulbocastanum* and potato: a new source of resistance to late blight // Theor. Appl. Gen. 1998. No. 96. P. 738–742.
- Wang M., Allefs S., van den Berg R. et al. Allele mining in *Solanum*: conserved homologues of *Rpi-blb1* are identified in *Solanum stoloniferum* // Theor. Appl. Genet. 2008. No. 116. P. 933–943.

100 ЛЕТ КОЛЛЕКЦИИ ФАСОЛИ ВИР

Т. В. Буравцева, Г. П. Егорова

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

Резюме

В статье описана история формирования коллекции фасоли, начиная с 1912 г., роль экспедиций Н. И. Вавилова в процессе ее становления. Приведены краткие сведения о состоянии коллекции в настоящее время и указаны основные направления работы с коллекцией.

Ключевые слова: фасоль, коллекция, Н. И. Вавилов, экспедиции, образцы.

100 YEARS OF VIR COMMON BEAN COLLECTION

T. V. Buravtseva, G. P. Egorova

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

Summary

The history of formation of a common bean collection since 1912, a role of expeditions of N. I. Vavilov in the course of its formation are described. The collection status and the basic directions of work with a collection are shortly given.

Key words: common bean, collection, N. I. Vavilov, expeditions, accessions.

Коллекция фасоли ВИР по праву называется вавиловской. Именно в период работы Николая Ивановича Вавилова в нашем институте произошло формирование и становление коллекции, наблюдался ее основной рост (рис. 1). Собранные экспедициями Н. И. Вавилова образцы послужили основой мировой коллекции фасоли Всесоюзного института растениеводства.

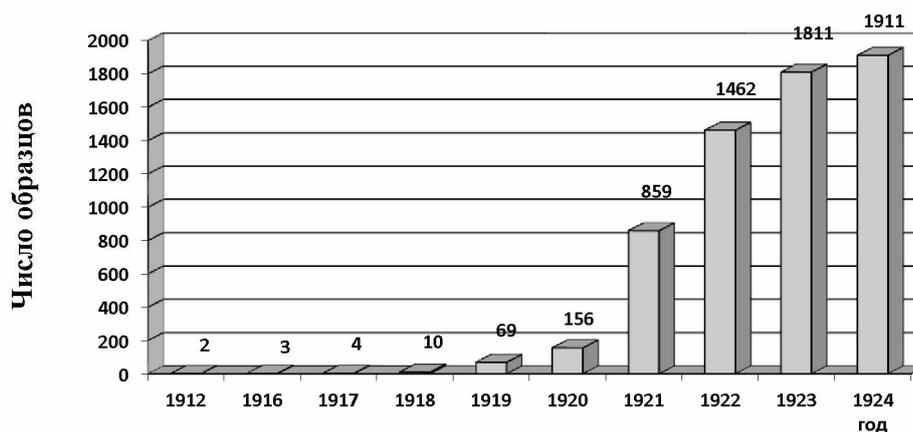


Рис. 1. Динамика роста коллекции фасоли в 1912–1924 гг.

Сегодня коллекция уникальна на 30–40% (~ 2000–2500 образцов). В это число входят сборы фасоли в основных и вторичных очагах происхождения (экспедиции Н. И. Вавилова, С. М. Букасова, С. В. Юзепчука, П. М. Жуковского, К. З. Будина), привлеченные в 20-х годах, селекционные и староместные сорта США (Д. Н. Бородин), местные сорта Европы, Сре-

диземноморья и СССР, раннеспелые и ультраскороспелые сорта, полученные в первые годы создания коллекции.

Первые поступления в коллекцию датируются 1910 и 1912 гг. и относятся к периоду, когда заведующим Бюро по прикладной ботанике (с 1915 г. Отдел Прикладной ботаники и селекции при сельскохозяйственном Ученом Комитете ОПБиС СХУК) был известный русский ученый Роберт Эдуардович Регель. С целью создания коллекции возделываемых культур и сопутствующих им сорных растений Российской Империи Регель организует регулярные экспедиционные обследования и сборы местных сортов и полезных дикорастущих растений на территории России (в 1912 г. – специальная экспедиция В. М. Бензина в Семиреченскую обл., в 1913 и 1914 гг. – экспедиция А. К. Гольбека в Туркестан, Бухару и Закаспийскую обл.).

Благодаря усилиям Регеля по улучшению финансового состояния Бюро в 1912 году бобовые растения выделяются в отдельную группу, и в штате появляется сотрудник по бобовым П. И. Мищенко. Эту дату мы и склонны считать началом формирования коллекции фасоли. На тот момент она состояла всего из двух образцов (см. рис. 1). Самый первый образец фасоли обыкновенной – сорт *Porotos bayos grandes* (к-63) – поступил из Аргентины с международной выставки, проходившей в Буэнос-Айресе в 1910 г. (1909 – год урожая) по поводу празднования столетия независимости Аргентины. К сожалению, образец не сохранился. Привез его и передал в коллекцию украинский ученый, ботаник, побывавший на всех континентах земного шара, кроме Австралии и Антарктиды, Владимир Ипполитович Липский, который в это время работал в ботаническом саду Петербурга.

Второй по времени поступления и существующий ныне образец – сорт Чи-со-дро (к-61) – из Китая был передан в коллекцию в 1912 г. китайским подданным Мудяном, получен из Полтавского станичного округа Уссурийского казачьего войска. В этом округе, образованном еще в 1890 г., кроме семей казаков-переселенцев Дона, Кубани, Оренбурга, Урала и Забайкалья было и несколько китайских дворов. С одного из этих дворов, возможно, и был получен этот образец фасоли.

Дальнейшие поступления относятся к виrowsкой эпохе Николая Ивановича Вавилова. Хочется отметить, что во время всех своих экспедиций (даже самых первых), несмотря на то, что Вавилов занимался иммунитетом пшеницы, он собирал все культурные растения, в том числе и фасоль. Из своих зарубежных экспедиций Вавилов лично привез 314 образцов различных видов фасоли американского происхождения (табл. 1).

Таблица 1. Количество образцов фасоли, собранных Н. И. Вавиловым во время зарубежных экспедиций

Экспедиция	Год	Количество образцов	
		привезено	сохранилось
Памир	1916	3	1
Афганистан	1924	8	1
Страны Средиземноморья	1926-1927	60	19
Китай, Япония, Корея	1929	16	4
Центральная Америка и Мексика	1930	119	6
Канада, Куба, Юкатан, Перу, Чили и т. д.	1932-1933	69	5
Другие		39	
Всего		314	

Еще в 1916 г., работая на Селекционной станции Московского сельскохозяйственного института, Н. И. Вавилов проводит свою первую самостоятельную зарубежную экспедицию в Иран и Горный Таджикистан (Памир). Из этой экспедиции Вавилов привез образцы маша

(*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek.), 1 образец лимской (*Phaseolus lunatus* L.) (к-1845, Узбекистан, Ферганская долина, Наманганское опытное поле) и 2 образца обыкновенной фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) (к-1850, Дагестанская обл., дер. Чу-сиб; к-59, Памир, Язгулем).

Необходимо отметить, что многие годы в коллекцию входили еще и так называемые азиатские мелкосемянные виды фасоли, которые позже были отнесены к роду *Vigna* Savii.: *V. radiata* (L.) R. Wilczek., *V. angularis* (Willd.) Ohwi et Ohashi, и др. В данной статье рассматриваются только американские виды фасоли: *P. vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. coccineus* L., *P. acutifolius* A. Gray. О сборах Н.И. Вавиловым азиатских видов фасоли написано ранее (Курлович, Волузнева, 1991).

В 1917 г. Вавилов переезжает в Саратов и перевозит туда практически всю коллекцию семян, собранных в Иране, Фергане и на Памире. Будучи заведующим кафедры частного земледелия и селекции Саратовского университета и руководителем Саратовского отделения ОПБиС сельскохозяйственного ученого комитета Наркомзема РСФСР, он летом 1920 г. организует экспедицию по юго-востоку европейской части России с целью сбора культур, возделываемых в Астраханской, Царицынской, Саратовской и Самарской губерниях. Из дельты Волги, с крестьянских посевов в поселке "Пушкино", привезен один образец фасоли (к-57, Астраханская обл.).

Осенью 1920 г. Вавилов сам становится заведующим ОПБиС СХУК в Петрограде и начинает планомерный сбор мировой коллекции. Вся коллекция семян, находившаяся на Саратовском отделении Отдела, постепенно перекочевывает в будущий ВИР. В результате за год коллекция фасоли увеличивается до 156 образцов. Это образцы с Носовской сельскохозяйственной ОС (Черниговская обл.) происхождением из США и Черниговской области от В. К. Омельченко (46 обр.), с Омской СС от В. Е. Писарева (11 обр.), из Крымского университета от М. В. Никитиной происхождением из США и Франции (5 обр.) и, конечно же, образцы из Саратовского отделения, переданные соратницами Вавилова О. В. Якушкиной и К. Г. Прозоровой (80 обр.). В число последних входили местные и сортовые образцы, собранные в экспедициях и поездках с участием Н. И. Вавилова. Часть образцов была приобретена в семенных магазинах дворянина-помещика, сельскохозяйственного предпринимателя, крупного общественного деятеля Николая Павловича Корбутовского, имя которого тесно связано с историей Саратовского края.

В августе 1921 г. Вавилова командируют от Наркомзема на Международный конгресс по сельскому хозяйству в США. По окончании конгресса Вавилов энергично приступает к тщательному изучению опыта американской научной агрономии, закупает семена наиболее распространенных и перспективных сортов. Не имея возможности в короткий срок во время пребывания в Америке приобрести весь необходимый сортовой материал, он организует в Нью-Йорке для продолжения интродукционной работы представительство ОПБиС – Бюро по интродукции, состоящее, по существу, из одного человека – русского эмигранта Д. Н. Бородина «... с целью установления постоянных сношений с американскими опытными учреждениями, с целью сбора образцов растений и семян и научной литературы для русских опытных учреждений» (Научное наследство. 1980).

Д. Н. Бородин с энтузиазмом взялся за дело и уже вскоре по прибытии Вавилова из Америки Николай Иванович пишет А. И. Мальцеву: «...Кстати, у нас получена новая огромная коллекция фасоли, чуть не 300 образцов или даже больше того...» (Научное наследство. 1980). Бюро по интродукции просуществовало три года (1921–1923), а количество семенного материала фасоли, переданное через Д. Н. Бородину, составило 925 образцов (1921 г. – 723 обр., 1922 г. – 150, 1923 г. – 52). Это селекционные и староместные сорта США и Канады, полученные от семенных фирм и опытных станций в различных штатах (к-221, Hidatsa red, Oscar H. Will & Co, North Dakota; к-178, Black Valentine, Stumpp & Walter Co; New York; к-1293, Refugee, Valley Seed Co; Sacramento, Cal. и др.). Многие из этих сортов впоследствии использовались в российской селекции фасоли.

К 1922 г. коллекции культур настолько увеличиваются, что назревает необходимость их систематизации, и в этом же году формируется самостоятельное отделение зерновых бобовых культур. В 1923 году заведующим отделением был назначен Леонид Ипатьевич Говоров, который пробыл на этом посту вплоть до своего ареста в 1941 г. К моменту организации отдела коллекция фасоли составляет уже 1811 образцов. С этого времени весь имеющийся материал начали систематизировать и вносить в специальные каталоги. Рамки Отдела прикладной ботаники и селекции также стали узки, и в августе 1924 г. на его базе был организован Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур.

Вернувшись из США, Вавилов начал претворять в жизнь общий план мобилизации мировых растительных ресурсов. Следуя своей грандиозной экспедиционной программе, Николай Иванович во все уголки планеты – предполагаемые центры возникновения тех или иных культур – направляет экспедиционные отряды, возглавляемые сотрудниками ОПБиС. Сам он в 1924 г. едет с экспедицией в Афганистан. Результаты этой поездки опубликованы им в монографии «Земледельческий Афганистан». Из этой экспедиции Вавилов привозит 8 образцов фасоли обыкновенной с угловатыми, сплюснутыми, окрашенными семенами.

Экспедиция Вавилова в 1926 г. в страны Средиземного моря, Абиссинию (Эфиопию) и Эритрею показала, что все сорта фасоли Средиземноморья отличаются крупносемянностью и характеризуются комплексным иммунитетом к наиболее распространенным грибным заболеваниям и вредителям. Не обнаружив в этих районах неизвестных ему форм растений, Вавилов подтверждает свое предположение о том, что Средиземноморье не является первичным центром происхождения культурных растений. В результате Средиземноморской экспедиции коллекция фасоли увеличилась еще на 60 образцов (Алжир, Абиссиния, Италия, Испания, Египет, Португалия).

Но самые важные для фасоли экспедиции в центры ее происхождения были еще впереди. Существуют 2 очага происхождения культурных видов фасоли: Южномексиканский и Центральноамериканский (здесь находится центр формообразования *Phaseolus vulgaris* L., *Phaseolus lunatus* L., *Phaseolus coccineus* L.) и Северомексиканский, давший начало виду остролистной фасоли *Phaseolus acutifolius* A. Gray. Перу же следует считать вторичной зоной распространения фасоли (Иванов, Буданова, 1976).

Три экспедиции снарядит Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (позже Всесоюзный институт растениеводства – ВИР) в центры происхождения фасоли: в 1925–1927 гг. экспедиция в составе С. М. Букасова, С. В. Юзепчука и Ю. И. Воронова посетит Мексику, Гватемалу, Колумбию, Перу, Боливию и Чили; в 1930 г. Н. И. Вавилов организует и проведет экспедицию в Центральную Америку и Мексику; в 1932–1933 гг. проведет экспедицию на Кубу, Юкатан, в Перу, Боливию, Чили, Бразилию, Аргентину, Уругвай, на о-в Тринидад и в Пуэрто-Рико. Эти экспедиции подтвердили американское происхождение фасоли. Наибольшее разнообразие образцов фасоли было найдено участниками экспедиций в Мексике, Гватемале, Колумбии. Экспедиция Букасова собрала около 500 сортов фасоли на Южно-мексиканском и Гватемальском плоскогорьях, и позже С. М. Букасов выскажет предположение, что впервые в культуру фасоль ввели народы протомайя, жившие на территории современной Гватемалы и мексиканского штата Чьяпас (Chiapas) (Букасов, 1930).

Большинство образцов относилось к желтосемянной группе, преобладали вьющиеся, позднеспелые образцы. Несколько сортов были ранними, среди них находился и ультраскороспелый образец к-3839, хорошо созревающий в Ленинградской области. После нескольких отборов сорт получил название Мексиканская. Благодаря своей чрезвычайной скороспелости, широким темно-зеленым листьям, сжатому компактному кусту он пользуется большой популярностью у физиологов и агрофизиков при изучении различных реакций растений на среду. Наряду с образцами обыкновенной (*P. vulgaris* L.) было собрано несколько сортов лимской фасоли (*P. lunatus* L.). Высокую ценность представляет образец из Юкатана как устойчивый к болезням, продуктивный и отличающийся округлой формой

семян. С его участием на Крымской опытной станции впоследствии вывели сорт Сахарная 116 (Буданова, 1978).

После проведенной в 1929 г. экспедиции в Китай, Японию и на остров Формоза (совр. Южная Корея), в результате которой в коллекцию поступило 16 образцов фасоли, Н. И. Вавилов, обследовав южные штаты США, отправляется в Мексику и Гватемалу. Прорехав страну с севера на юг двумя непересекающимися маршрутами, Вавилов из этой поездки привез 119 образцов фасоли (Аризона – 8, Мексика – около 100, Гватемала – 12). В штате Аризона были собраны образцы особо засухоустойчивого вида фасоли – тепари (*P. acutifolius* A. Gray). Позже (1932–1933 гг.) Вавилов проведет экспедицию в Южную Америку, где в высокогорных районах Перу и Боливии им будет собрано 69 образцов фасоли.

Вплоть до 1940 г. в коллекцию поступают образцы фасоли, собранные Вавиловым в его экспедициях и поездках по миру. Это поездки в ботанико-агрономические научно-исследовательские учреждения Европы (1914, 1922, 1931 гг.) и Америки (1930, 1932–33 гг.), на конференции и симпозиумы, экспедиции по России и союзным республикам.

Однако Н. И. Вавилов не только сам изучал растительные ресурсы мира, но и организовывал экспедиции сотрудников Института в разные страны. Это входило в общий план мобилизации мировых растительных ресурсов. С 1922 по 1933 гг. институт провел свои основные экспедиции и собрал исключительный исходный материал для селекции культурных растений. Новые образцы в коллекцию фасоли в 1922 г. привозит профессор В. Е. Писарев из Монголии (12); 30 образцов привозит Е. Г. Черняковская из экспедиции в Персию (Иран) в 1925 г.; в 1925–1927 гг. П. М. Жуковский из экспедиционного обследования западной и центральной части Малой Азии привозит 45 образцов; в 1926–1928 гг. В. В. Маркович изучает районы Пянджаба, Кашмира и остров Яву (8 обр.); в 1928–1929 годах Е. Н. Синская посетила три японских острова – Хоккайдо, Хонсю и Киусю (46 обр.) и т. д. Экспедиции по СССР также были весьма значимы для коллекции фасоли: за 1926–1928 гг. в нее поступило около 500 образцов из Абхазии, Армении и с Дальнего Востока. Весь поступающий в коллекцию материал всесторонне был изучен, в коллекцию включены новые для России виды фасоли – лимская (*Phaseolus lunatus* L.), декоративная (*P. coccineus* L.), тепари, или остролистная (*P. acutifolius* A. Gray).

Великая Отечественная война прервала зарубежные экспедиции института. Они вновь возобновились только в 1954 г. (Щербатов, 1969). Наиболее плодотворными для фасоли в послевоенные годы были экспедиции И. И. Мирошниченко и Т. Н. Шевчука в Болгарию (160 обр.) и П. М. Жуковского в Италию и во Францию (70 обр.). Также П. М. Жуковский побывал в Мексике (1955 г.) и Латинской Америке (1958 г.). В результате этих экспедиций коллекция фасоли пополнилась еще на 170 образцов. Были собраны желтосемянные и пестросемянные образцы, среди них устойчивый к увяданию к-10879. Наиболее примитивные лиано-подобные формы с мелкими семенами найдены на высоте 3000 м над ур. м., где их выращивали вместе с кукурузой. В коллекцию ВИР были также доставлены 2 образца *Phaseolus aborigineus* Burk. Этот вид с окрашенными семенами и цветками обнаружен в Аргентине и по морфологическим признакам близок к *P. vulgaris* L. Существует предположение, что *P. aborigineus* является родоначальником обыкновенной фасоли.

Во время блокады Ленинграда коллекцию зернобобовых культур, в том числе и фасоли, сохранял Николай Родионович Иванов – аспирант, ученик и один из самых деятельных последователей Вавилова. Николай Родионович руководил отделом с 1945 по 1971 г., затем, вплоть до смерти в 1978 г., работал научным консультантом отдела. Главным объектом его исследований была фасоль, он блестяще защитил по этой культуре кандидатскую (1935) и докторскую (1962) диссертации. Им написано множество научных работ, но больше всего он пишет о фасоли (Иванов, 1926, 1940, 1960, 1961, 1973). В монографии «Фасоль» (1961) Н. Р. Иванов обобщил обширные литературные данные и результаты своих многолетних ис-

следований. В статье «Происхождение культурных видов фасоли» (1975) подвел итоги изучения этого растения (Иванова, Макашева, 1994).

Также с коллекцией фасоли работали ученики и последователи Николая Родионовича И. И. Мирошниченко, Н. И. Корсаков, В. И. Буданова. И. И. Мирошниченко после окончания аспирантуры защитил диссертацию (1937), в послевоенные годы работал над изучением коллекций фасоли, чины, бобов и гороха. Н. И. Корсаков в 1960 г. защитил кандидатскую диссертацию «Оценка устойчивости европейских сортов фасоли к бактериальным и вирусным болезням» (руководитель Н. Р. Иванов); впоследствии работал с коллекцией сои. В. И. Буданова больше 30 лет работала на коллекции фасоли; в 1961 г. она защитила диссертацию, написала свыше 75 научных работ по этой культуре (в том числе в соавторстве с Н. Р. Ивановым), обобщила данные по генетике фасоли (Буданова, 1990).

На протяжении 100 лет коллекция фасоли ВИР сохранялась и увеличивалась путем планомерной мобилизации образцов из всех стран мира. На сегодняшний день она составляет 7535 образцов и включает 5 американских видов (табл. 2).

Таблица 2. Состав коллекции фасоли

Родовое и видовое название	Каталог, число образцов	
	постоянный	временный
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. – обыкновенная	6397	918
<i>Phaseolus lunatus</i> L. – лимская	58	13
<i>Phaseolus coccineus</i> L. – огненная, многоцветковая	34	48
<i>Phaseolus acutifolius</i> A.Gray – тепари, остролистная	54	11
<i>Phaseolus aborigineus</i> Burk.	–	2
Всего	6543	992

Основную часть коллекции (97%) составляет фасоль обыкновенная. Местных сортов в коллекции – 29%, селекционных – 28%, селекционных линий – 4%, неизвестного статуса происхождения – 39% (от общего числа образцов).

Коллекция представлена разнообразными формами из 5 частей света (рис. 2) и из 102 стран мира (рис. 3). Наибольшее число образцов получено из России, Украины, Германии, США, Франции, Нидерландов, Болгарии, Венгрии, Молдовы, Грузии, Чили.

Основные направления работы с коллекцией фасоли не изменились со времени основания института. Наиболее важные – пополнение, сохранение и изучение коллекции, а также выделение источников различных хозяйственно ценных признаков.

Коллекция постоянно пополняется путем выписки, обмена с научными учреждениями, экспедиционных сборов. За последние 5 лет новые поступления в коллекцию составили 196 образцов. С 80-х годов прошлого века началась планомерная закладка на длительное хранение. На сегодняшний день 76% коллекции заложено на различные типы хранения. Комплексное изучение генофонда фасоли в опытной сети и методических лабораториях ВИР позволяет выделять источники хозяйственно ценных признаков по основным направлениям селекции. Ежегодно сотни образцов высылаются по заявкам селекционеров.

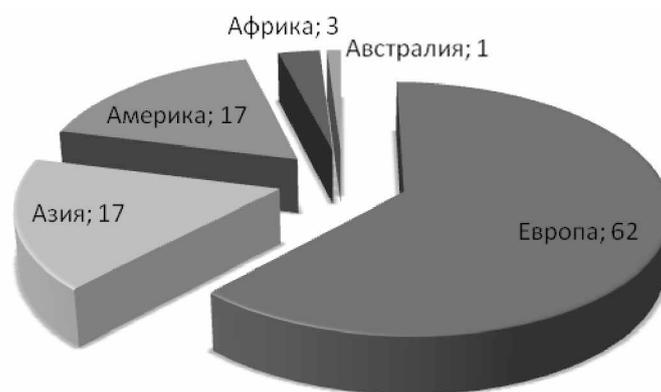


Рис. 2. Состав коллекции фасоли по частям света, %



Рис. 3. Состав коллекции фасоли по происхождению

Вировская коллекция фасоли дала начало развитию селекционной работы не только в России, но и в странах бывшего СССР. Многие сорта Украины (Первомайская), Молдавии (Порумбица, Алуна), Белоруссии (Белорусская 288), Армении (Армянская 2) и других стран созданы с использованием образцов коллекции ВИР. Всестороннее изучение и дальнейшее использование коллекционного материала способствует постоянному расширению, как сортового состава, так и географического ареала культуры в целом. Возделывание фасоли доходит до 60–70° с. ш. и 85° ю. ш. (Терехина, Буравцева, 2008). Оптимальное освоение агроклиматического потенциала страны предполагает расширение агрономических ареалов культур, в том числе продвижение их к северу. Важнейшим направлением селекционной работы в этой области является создание скороспелых, устойчивых к холоду и болезням сортов, способных гарантировать получение стабильного урожая семян в зоне рискованного земледелия.

Основные задачи селекции фасоли в настоящее время во всех зонах выращивания – создание высокопродуктивных сортов со стабильным урожаем по годам, устойчивых к болезням, вредителям и неблагоприятным факторам среды, пригодных к механизированному возделыванию, а также имеющих высокое качество бобов у сортов фасоли овощного использо-

вания. Целенаправленному снабжению селекционеров исходным материалом способствуют создаваемые признаковые коллекции по наиболее ценным селекционно значимым признакам.

Таким образом, коллекция фасоли ВИР, основу которой составляют образцы, собранные Н. И. Вавиловым и его соратниками 100 лет назад, постоянно пополняется новым материалом и не утратила своего значения в качестве ценного исходного материала для селекции.

Список литературы

- Бережной П., Удачин Р.* На костре. М.: Барс, 2001. 255 с.
- Буданова В. И.* Фасоль Мексики // Сб. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1978. Т. 63. Вып. 1. С. 148–153.
- Буданова В. И.* Генетика фасоли // В кн.: Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые // ВАСХНИЛ / Под ред. Т. С. Фадеевой и В. И. Буренина. Л.: Агропромиздат, Лен. отд., 1990. 287 с.
- Букасов С. М.* Возделываемые растения Мексики, Гватемалы и Колумбии // Сб. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1930.
- Иванова К. В., Макашева Р. Х.* Николай Родионович Иванов // В кн.: Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб., 1994. С. 186–196.
- Иванов Н. Р.* Фасоль. Л., 1926. 56 с.
- Иванов Н. Р.* Овощная фасоль // В кн.: Сорты овощных культур СССР. М.–Л.: Сельхозгиз, 1960. С. 482–496.
- Иванов Н. Р.* Эволюция культурных видов рода *Phaseolus* L. // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.–Л.: АН СССР, 1960. С. 81–85.
- Иванов Н. Р.* Фасоль. М.–Л.: Сельхозгиз, 1961. 280 с.
- Иванов Н. Р., Буданова В. И.* К систематике рода *Phaseolus* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1973. Т. 51. Вып. 1. С. 18–32.
- Иванов Н. Р., Буданова В. И.* К вопросу о происхождении *Phaseolus* L. // Сб. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1976. Т. 57. Вып. 3. С. 59–71.
- Короткова Т. И.* Н. И. Вавилов в Саратове (1917–1921). Документальные очерки. Саратов, Приволжск. кн. изд-во, 1978. 120 с.
- Курлович Б. С., Волузнева Т. А.* и др. Значение вавиловских экспедиций для селекции зерновых бобовых культур // Сб. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1991. Т. 140. С. 84–89.
- Надеждин Н.* Николай Вавилов «Убить гения» // Серия книг «Неформальные биографии». М., 2011. 192 с.
- Научное наследство.* 1980. С. 44–45.
- Ревенкова А. И.* Николай Иванович Вавилов. 1887–1943. М.: Из-во с.-х. лит-ры, журналов и плакатов, 1962. 272 с.
- Щербаков Ю. Н.* Экспедиции института по СССР и в зарубежные страны // Сб. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1969. Т. XL. Вып. 2. С. 3–19.
- Терехина Н. В., Буравцева Т. В.* Агроэкологический атлас России и сопредельных государств. 2008.
http://www.agroatlas.spb.ru/ru/content/cultural/Phaseolus_vulgaris_K/map.

РАЗВИТИЕ ИДЕЙ Н. И. ВАВИЛОВА В ИЗУЧЕНИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИИ ГЕНОРЕСУРСОВ ОВОЩНЫХ И БАХЧЕВЫХ КУЛЬТУР

В. И. Буренин, Т. М. Пискунова

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

Резюме

Описано генетическое разнообразие геноресурсов овощных и бахчевых культур, основные направления его изучения и использования, включая современные аспекты исследований. Обобщены результаты исследований по межвидовой гибридизации разных видов. Показаны особенности селекции на гетерозис овощных культур с использованием явлений самонесовместимости, стерильности пыльцы и полиплоидии. Приведены результаты практического использования геноресурсов овощных и бахчевых культур ведущими селекционными учреждениями страны.

Ключевые слова: овощные культуры, коллекция, селекция, исходный материал, устойчивость к болезням, сорт, гибрид.

DEVELOPMENT OF IDEAS OF N. I. VAVILOV IN EVALUATION AND USING OF GENETIC RESOURCES OF VEGETABLE AND CUCURBIT CROPS

V. I. Burenin, T. M. Piskunova

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

Summary

A genetic variety of genetic resources of vegetable and cucurbit crops, the main directions of its studying and using, including modern aspects of researches are described. Results of researches on interspecific hybridization of different species are summarized. Specificity of breeding on heterosis of vegetable crops with using of the phenomenon of self-incompatibility, sterility of pollen and a polyploidy are shown. Results of practical using of genetic resources of vegetable and cucurbit crops by lead breeding centers of the country are given.

Keywords: vegetable crops, collection, breeding, initial material, resistance to diseases, variety, hybrid.

Н. И. Вавилов (1926) неоднократно указывал на неисчерпаемую значимость для селекции огромных видовых и сортовых ресурсов растений. «В пределах каждого вида, – писал Н. И. Вавилов (1925), – существует обычно большое разнообразие эколого-географических форм, выделение которых и составляет прежде всего основу селекции растений». Основными направлениями изучения мировых растительных ресурсов он считал: разработку систематики, классификации, эволюции и географии культурных растений; общей и частной генетики; разработку теоретических основ иммунитета.

Широкое комплексное изучение коллекций овощных культур, представленных культурными и дикорастущими видами, позволило уточнить центры происхождения и формообразования (томат, капуста, морковь, свекла, редька, огурец, арбуз), разработать и усовершенствовать ботанические и эколого-географические классификации, предложить оригинальные гипотезы эволюции. В процессе изучения коллекций свеклы, моркови, капусты, арбуза и других растений накоплены новые данные, подтверждающие и иллюстрирующие закон го-

мологических рядов в наследственной изменчивости (Брежнев, 1955; Красочкин, 1971; Сечкарев, 1971; Буренин, 1983; Лизгунова, 1984; Сазонова, Власова, 1990; и др.).

Одной из актуальных проблем вида в современной ботанике и генетике является раскрытие его генетического потенциала для селекции, позволяющее наметить пути поиска и эффективного использования в селекции генетических источников улучшения сельскохозяйственных растений. Ценность определенного коллекционного образца устанавливают по результатам комплексного изучения, включая биохимические, физиологические, иммунологические и генетические признаки. При этом учитывается степень изученности конкретных овощных растений (табл. 1).

Таблица 1. Уровень генетической изученности овощных и бахчевых растений

Культура	Число установленных генов по										Всего
	типу развития растений	изменениям в генеративной сфере	окраске листа	форме листа	окраске плода, семян	форме плода, корнеплода	окраске цветка	опушению	химическому составу и вкусу плодов	устойчивости к болезням	
Томат	74	31	90	36	18	11	5	7	16	13	301
Огурец	19	29	15	14	13	24	2	3	2	18	139
Салат	9	9	22	10	2	3	–	1	–	6	62
Дыня	3	7	6	1	1	7	2	–	1	11	39
Свекла	3	4	9	4	5	4	–	–	3	1	33
Арбуз	2	5	1	1	13	2	–	–	1	2	28
Редис	1	26	3	5	3	2	2	–	5	–	26
Лук репчатый	1	2	5	–	7	–	–	–	–	5	20
Итого	112	92	151	71	62	53	11	11	28	56	648

Наиболее изучены в генетическом отношении томат и огурец. По данным культурам установлено наибольшее число генов по таким важным признакам, как «тип развития» и «изменения в генеративной сфере». По ряду признаков установлен характер наследования, определены гены, ответственные за их проявления, составлены карты хромосом.

В настоящее время генетическая коллекция рода *Lycopersicon* (Tourn.) Mill. в ВИРе насчитывает 502 образца со 123 идентифицированными генами. Это: мутантные формы, линии томата, полиплоиды, анеуплоиды из различных стран мира, а также селекционных центров (Храпалова, 2007).

В пределах вида *Cucumis sativa* L. (огурец) описано 166 генов, в том числе: в генеративной сфере – 5, по габитусу растений – 10, листу – 4, плоду – 12, устойчивости к болезням – 6 (Кожанова, 2007).

У капусты огородной (*Brassica oleracea* L.) наибольшее число генов описано по биохимическому составу – 44, по устойчивости к болезням – 11, по признакам генеративной сферы – 75, в том числе самонесовместимости – 17 и стерильности – 14 (Артемьева, 2007).

У свеклы включены в генетическую коллекцию образцы по следующим признакам: окраска гипокотыля и корнеплода – 14, окраска розетки листьев – 6, карликовая розетка листьев – 2, форма корнеплода – 19, раздельноплодность – 60, устойчивость к цветущности – 6, ЦМС – 17, самофертильность – 7, устойчивость к курчавости листьев – 2, полиплоидия – 42 образца.

Список генов салата включает 67, из них устойчивость к болезням – 6, мужская стерильность – 3, тип развития – 7 (Шашилова, 2007).

У тыквы определен генетический контроль следующих морфологических признаков: плода – 25 генов, листа – 12, цветка – 7, семян – 1, стебля – 2, габитуса растения – 2. Для биологических признаков описаны гены: выраженность пола – 2, мужская стерильность – 5, устойчивость к болезням – 19, а также содержание кукурбитамина – 2, изоферментов – 48 генов.

В настоящее время описаны 162 гена дыни, контролирующих различные признаки, в том числе: генеративной сферы – 14, биохимических признаков – 21, устойчивости к болезням – 43, устойчивости к вредителям – 5 (Гашкова, 2007).

Актуальной проблемой в селекции была и остается устойчивость к болезням и вредителям. Н. И. Вавилов (1964) всегда подчинял общую проблему иммунитета задачам селекции. Им был сформулирован ряд законов иммунитета, которые определили, в сущности, и концепцию сопряженной эволюции растения-хозяина и паразита. Примером может служить устойчивость к церкоспорозу видов секции *Beta*, в частности, *B. maritima* L. Известно, что вид *B. maritima* L. произрастает в тех регионах, где широко распространен возбудитель церкоспороза; отсюда возникает постоянная изменчивость растения-хозяина и непрекращающееся давление патогена (Буренин, 1983, 1999).

Большую известность и распространение получили: разовое использование генов устойчивости, мультилинейная селекция, использование сортов с разными генами, толерантность. Вместе с тем, современные сорта интенсивного типа большинства овощных культур бедны факторами устойчивости, так как они создавались на базе малого числа генов. Поэтому они, как правило, не могут служить донорами для селекции на иммунитет (Кривченко, 1987). В связи с этим требуется постоянный приток доноров и источников устойчивости растений к болезням. Огромными запасами генов устойчивости обладают дикорастущие виды и родичи культурных растений. Поэтому самый перспективный путь – интрогрессия генов от дикорастущих и примитивных видов в основу культурных сортов, а также перенос определенных геномов в генотип культурных видов.

С использованием различных геномов значительные успехи в селекции достигнуты по культуре томата. Так, был использован в качестве источника ценных генов устойчивости к вредителям и болезням вид *L. peruvianum* Mill. – устойчивость к альтернарии, кладоспориозу, фузариозу, белой пятнистости листьев, бактериальному увяданию, ВТМ, вирусу бронзовости томата, вирусу курчавости, корневым нематодам (Бочарникова, 2001).

Иммунологические исследования показали, что устойчивым к киле и черной ножке капусты является вид *B. nigra*, а донорами устойчивости к киле – селекционные линии белокачанной капусты Oregon 100, полученные из США. Донор устойчивости к сосудистому бактериозу – сорт Brunswick pie сорто из Аргентины. Высокую устойчивость к пероноспорозу проявили образцы листовой капусты из Португалии: Conve Algarvia, Conve galega, Conve Gloria de Portugal (Артемьева, 1997).

Большинство современных кочанных хрустящелистных сортов салата создано с использованием дикорастущего вида *L. virosa*, который служит источником устойчивости к таким болезням, как вирусная желтуха, ложная мучнистая роса, антракноз (Шашилова, 1999). Установлено значительное разнообразие мировой коллекции *Lactuca* по локусам *Dm 3* и *Dm 4*, контролирующим устойчивость к *Bremia lactucae* R. Результаты молекулярного скрининга могут быть использованы для решения актуальных проблем работы с генетическими ресурсами салата, включая оценку исходного материала, идентификацию образцов, подбор пар для скрещиваний и др. (Анисимова и др., 2011).

Во ВНИИССОК для установления гибридности растений и уровня интрогрессии скрещиваемости видов лука, включая устойчивость к болезням, использован эффективный

метод RAPD, основанный на выявлении полиморфизма ДНК разных генотипов, в том числе межвидовых гибридов (Титова, Ершов, 1999).

Одно из центральных мест в селекции овощных и бахчевых культур занимает проблема адаптации. Недостаточная устойчивость к экстремальным абиотическим (засухе, пониженным температурам и дефициту влаги) и биотическим (болезням и вредителям) факторам среды приводит к существенному недобору урожаев, снижению качества продукции. Назрела необходимость разработки адаптивной селекционной системы, где за основу берется не только рост потенциальной продуктивности сортов и гибридов, но и их стабильность противостоять стрессовому действию негативных факторов (Жученко, 1995).

В решении этих важных и сложных задач большая роль принадлежит использованию в качестве исходного материала огромного генетического потенциала, сосредоточенного в коллекциях овощных и бахчевых культур ВИР. Характеризуя селекцию как науку, Н. И. Вавилов (1934, 1935) не случайно на первое место ставил учение об исходном материале, видовом и родовом потенциале, т. е. ботанико-географические исследования. «Селекция ближайшего будущего, – писал Николай Иванович, – должна включать синтезированные знания, вскрывающие сортовую амплитуду видов, систему видов, крайние варианты, амплитуду физиологических, химических и иных свойств».

В этом плане, как никогда, перспективно эколого-географическое изучение генетических ресурсов, у истоков которого стоял Н. И. Вавилов (1965). В последние годы исследования в этом направлении по овощным культурам были возобновлены. Так, из 49 образцов капусты белокочанной 9 превышали в течение 3 лет стандарт по урожайности одновременно в 4 пунктах; при этом они характеризовались скороспелостью. Проявившие высокую урожайность в разных регионах образцы перца сладкого отличались засухоустойчивостью; плоды были средней величины, с повышенным содержанием аскорбиновой кислоты. Стабильные по урожайности в разных зонах образцы свеклы столовой имели высокую продуктивность единицы листовой поверхности, были сравнительно устойчивы к церкоспорозу. В результате эколого-географического изучения коллекции овощных культур выделены образцы для селекционного и производственного использования.

Межвидовые скрещивания позволяют судить о геномном составе разных видов, о степени их родства и происхождении. Так, например, в роде *Beta* L. имеются 3 группы: 1-ая – скрещивание видов проходит легко, фертильность гибридов высокая, и они дают плодovitое потомство, что свидетельствует о близости этих видов и наличии у них общего генома; скрещивание видов 2-й группы проходит с трудом, а виды 3-й группы – практически не скрещиваются, что свидетельствует о значительных различиях у них по геномному составу (Буренин, 1983).

Для уточнения филогенетических взаимоотношений внутри рода *Brassica rapa* L. используются мобильные генетические элементы САСТА (Артемьева, 2011).

Межвидовая гибридизация сыграла значительную роль в эволюции культурных растений, среди которых преобладают полиплоидные виды и формы. Барьер межвидовой и межродовой несовместимости и стерильность F₁ преодолеваются удвоением числа хромосом, применением методов прививок и т. д.

Созданы новые формы культурных растений: кормовые – тифон (аллоплоидный гибрид турнепса и пекинской капусты), перко (гибрид озимого рапса с пекинской капустой), *Raphanobrassica* и *Brassicoraphanus* (редечно- или редисно-капустный гибрид). Скрещиванием листовой капусты с турнепсом, листовой капусты с брюквой, кольраби с турнепсом и последующим удвоением числа хромосом и отбором получена тетраплоидная синтетическая брюква, 2n = 38 (Артемьева, 1997).

В современной селекции овощных культур важное место принадлежит использованию гетерозиса (Боос и др., 1990). При получении гибридных семян в основном применяют

сорто- и межлинейные скрещивания, в том числе с использованием форм с сигнальными признаками, гибридизацию самонесовместимых инбредных линий, биотипов с пыльцевой стерильностью. В настоящее время в ряде стран (Япония, США, Нидерланды) 90 – 100% семян капусты, свеклы, моркови, лука, огурца составляют гибридные. В коллекции ВИР имеются самонесовместимые гибридные линии белокочанной капусты, выделенные в ТСХА из сортов Золотой гектар, Номер первый, Грибовский 147 и Дин-зо-сн (Китай), обладающие высокой комбинационной способностью по скороспелости и продуктивности (Артемьева, 1985). А. В. Крючков (1977, 1990) предложил модификацию схемы выведения четырехлинейных гибридов, согласно которой созданы и районированы в России гибриды F₁ Трансфер, Малахит, Крюмон, Колобок, Альбатрос и др. Эффект гетерозиса определяется в основном различиями между родительскими линиями по общей комбинационной способности. Максимальный же гетерозис наблюдался при сочетании высоких ОКС и СКС родительских линий (Монахос, Бочкарев, 1994).

Н. И. Тиминым (2001) установлено, что оценка эффектов ОКС и СКС линий моркови от диаллельных скрещиваний мужски стерильных и фертильных линий позволила выделить линии с высокой комбинационной способностью; получены линии № 1124-1, 1132-2 и 1171-2, сохраняющие высокую ОКС в течение многих поколений. На основе инбридинга фертильных и аутбридинга стерильных и фертильных растений из популяции сортов Нантская 4 и Московская зимняя А-515 создана генетическая коллекция.

В исследованиях Д. В. Соколовой (2011) впервые показано, что частота появления раздельноплодных растений столовой свеклы может быть повышена в результате гибридизации раздельноплодных линий между собой, а также обработкой их семян 5-азатицидином.

В гетерозисной селекции бахчевых культур большую ценность представляют мутанты с мужской стерильностью. Получена линия с геном *ms-2*, на основе которой создан первый в России гибрид арбуза ВНИИОБ-2. В ультраскороспелом образце из коллекции ВИР (вр. к-632, Кемеровская обл.) обнаружена форма с ограниченным развитием боковых побегов, которая использована в создании сортов серии СРД, в том числе широкораспространенного сорта Огонек (Дютин, 1999). По данным Т. Б. Фурса (1997), в коллекции выявлены формы арбуза, являющиеся донорами хозяйственно ценных признаков, в частности устойчивости к болезням и качества плода. Донорские свойства проверены на сортах, полученных с участием сортов Fairfax (к-4244, США), Таврический (к-4670), Восход (к-4311) и Синчевский (к-5093).

Н. И. Вавилов большое внимание уделял «Проблеме новых культур» (1978), а также задачам, стоящим перед исследователями по использованию дикой флоры для введения в культуру новых ценных растений. В полной мере это относится и к овощным растениям. В настоящее время население земного шара использует более 1000 видов растений, принадлежащих к 78 ботаническим семействам. Однако наиболее широкое распространение получили 690 видов 8 семейств – лилейные, зонтичные, бобовые, сложноцветные, пасленовые, губоцветные, тыквенные, гречишные. На территории нашей страны возделывают 44 овощные культуры, но широкое распространение имеют только 23, относящиеся к 7 ботаническим семействам.

Коллекция ВИР насчитывает в настоящее время свыше 50 тыс. коллекционных образцов, относящихся к 475 видам и 145 родам (табл. 2). Указанные образцы на данном этапе используются неполностью. Из 262 видов, представляющих интерес для селекционной практики, используются 142, или 55% от общего числа. Резерв для использования в селекции (овощное, пряно-вкусовое, эфирно-масличное, лекарственное, декоративное, кормовое направления) составляет свыше 100 видов.

С использованием образцов коллекции овощных и бахчевых культур выведено в разные годы свыше 1000 сортов, районированных в основных овощеводческих зонах страны. В последние годы с участием селекционно-семеноводческих фирм выведено и включено в

Госреестр селекционных достижений свыше 100 новых сортов и гибридов, в том числе: капуста – 8, моркови – 3, огурца – 3, редиса – 4, кабачка – 2, тыквы – 2, свеклы – 2, малораспространенных овощных культур – 11.

Таблица 2. Ботанический состав коллекции овощных и бахчевых культур

Семейство	Число		Количество образцов в каталоге	
	родов	видов	постоянном	временном
Alliaceae	17	66	2031	658
Amaranteaceae	2	44	181	451
Apiaceae	17	24	2601	2967
Asparagaceae	1	6	47	59
Asteraceae	21	35	1132	998
Basellaceae	1	2	7	7
Brassicaceae	11	39	3868	3062
Campanulaceae	1	1	–	1
Cannabiaceae	1	1	–	2
Cariophyllaceae	1	2	–	3
Chenopodiaceae	5	18	2043	1608
Cucurbitaceae	14	43	10084	5340
Euphorbiaceae	1	1	1	–
Fabaceae	1	2	36	2
Ficoidaceae	1	1	–	1
Laninaceae	30	94	346	338
Malvaceae	1	2	300	109
Plantaginaceae	1	1	–	1
Polygonaceae	3	48	164	235
Portulacaceae	9	8	37	16
Ranunculaceae	1	8	61	18
Rosaceae	1	1	2	1
Rutaceae	1	4	1	12
Solanaceae	6	21	5493	4892
Tiliaceae	1	1	4	–
Valerianaceae	1	2	8	4

Вместе с тем в Госреестре наряду с современным сортиментом присутствуют стародавние сорта селекции ВИР. По овощным культурам это: капуста белокочанная Золотой гектар 1432 (год районирования 1943), капуста цветная Отечественная (1953), огурец Авангард (1953), перец острый Астраханский 143 (1943), редис Вировский белый (1956) и Красный великан (1958 г.), томат Новато (1934) и Волгоградский 5/95 (1953). Они обладают высоким адаптивным потенциалом и наиболее приспособлены к условиям возделывания. Перечисленные сорта, так называемые сорта широкого ареала, являются золотым фондом для последующих селекционных изысканий. Привлечение их в гибридизацию способствует повышению стабильности урожаев по годам, а также общего потенциала продуктивности. Для овощных культур данное направление селекции наиболее важно, так как проблема «максимальный урожай», или адаптация для них стоит очень остро.

Изложенное выше свидетельствует о том, что идеи и дела великого ученого современности – Н. И. Вавилова – получили практическое подтверждение. Несомненно, что дальнейшее пополнение и углубленное изучение коллекции будет способствовать эффективному ее использованию в сельском хозяйстве.

Список литературы

- Анисимова И. Н., Шашилова Л. И., Авалкина И. А. Молекулярный скрининг коллекции салата (*Lactuca L.*) на присутствие генов *Dm 3* и *Dm 4*, контролирующих устойчивость к *Bremia lactucae* // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 168. С. 124–133.
- Артемьева А. М. Проявление гетерозиса у межлинейных гибридов капусты. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1985. 17 с.
- Артемьева А. М. Капуста // В сб.: Генетические коллекции овощных растений / Под ред. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 1997. С. 7–54.
- Артемьева А. М. Капуста // В сб.: Идентифицированный генофонд овощных растений. Ч. 4. / Под ред. В. И. Буренина. СПб.: ВИР, 2007. С. 24–35.
- Артемьева А. М., Будан Х., Клоке Э., Чесноков Ю. В. Использование мобильных генетических элементов сапта для уточнения филогенетических взаимоотношений внутри вида *Brassica rapa L.* // Вавиловский журнал ген. и сел. 2011. Т. 15. № 2. С. 398–411.
- Бочарникова Н. И. Дикорастущие виды рода *Lycopersicon Tourm.* // В сб.: Генетические коллекции овощных культур. Ч. 3. СПб.: ВИР, 2001. С. 94–104.
- Буренин В. И. Свекла – *Beta L.* Дис. ... д-ра с.-х. наук. Л., 1983. 323 с.
- Буренин В. И. Отдаленная гибридизация в роде *Beta L.*: эволюционно-генетические аспекты // В сб.: Генетические коллекции овощных растений. Ч. 2. / Под ред. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 1999. С. 76–87.
- Брежнев Д. Д. Томаты. М.–Л., 1955. 350 с.
- Боос Г. В., Бадина Г. В., Буренин В. И. Гетерозис овощных культур. Л., 1990. 222 с.
- Вавилов Н. И. Селекция как наука. М.–Л.: Сельхозгиз, 1934. 16 с.
- Вавилов Н. И. Селекция как наука // Теоретические основы селекции растений. М.–Л., 1935. Т.1. С. 17–74.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Избранные труды. М.–Л., 1964. Т.4. 520 с.
- Вавилов Н. И. Географическая изменчивость растений // Избранные труды. М.–Л., 1965. Т. 5. С. 120–152.
- Вавилов Н. И. Проблемы иммунитета культурных растений // Избранные труды. М.–Л., 1964. Т. 4. 520 с.
- Вавилов Н. И. Проблемы новых культур. М., 1978. С. 234–260.
- Гашкова И. В. Дыня // В сб.: Идентифицированный генофонд овощных растений. Ч. 4. / Под ред. В. И. Буренина. СПб.: ВИР, 2007. С. 65–69.
- Дютин К. Е. Спонтанная мутация как источник селекционно-ценных признаков бахчевых культур // В сб.: Генетические коллекции овощных культур. Ч. 2. / Под ред. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 1999. С. 91–98.
- Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений. Кишинев: Нистру, 1988. 729 с.
- Жученко А. А. Проблемы адаптации в селекции, сортоиспытании и семеноводстве с.-х. культур // В сб.: Генетические основы селекции растений. М., 1995. С. 3–9.
- Кожанова Т. Н. Огурец // В сб.: Идентифицированный генофонд овощных растений. Ч. 4. / Под ред. В. И. Буренина. СПб.: ВИР, 2007. С. 18–23.
- Красочкин В. Т. Свекла // В кн.: Культурная флора СССР. Л., 1971. Т. 19. С. 7–266.
- Кривченко В. И. Законы Н. И. Вавилова о естественном иммунитете растений к болезням и проблемы селекции // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1987. Т. 100. С. 20–29.
- Крючков А. В. Схема выведения четырехлинейных гибридов капусты на основе самонесовместимости // Известия ТСХА. М., 1977. Вып. 1. С. 124–131.
- Крючков А. В. Селекция F₁ гибридов кочанной капусты на основе спорофитной самонесовместимости. Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 1990. 62 с.
- Лизгунова Т. В. Капуста // В кн.: Культурная флора СССР. 1984. Т. 11. 328 с.
- Монахос Г. Ф., Бочкарев С. В. Комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий брюссельской капусты по продуктивности // Известия ТСХА. 1994. № 1. С. 43–49.
- Сазонова Л. В., Власова Э. А. Корнеплодные растения. Л.: Агропромиздат, 1990. 296 с.

- Сечкарев Б. И.* Корнеплодные растения // В кн.: Культурная флора СССР. 1971. Т. 19. С. 267–301.
- Соколова Д. В.* Создание и оценка самоопыленных линий раздельноплодной столовой свеклы. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2011. 22 с.
- Тимин Н. И.* Генотипы инбредных линий моркови // Приоритетные направления в селекции и семеноводстве растений в 21 веке. М., 2003. С.225–228.
- Титова И. В., Еришов И. И.* Генетика лука репчатого // В сб.: Генетические коллекции овощных растений. Ч. 2. / Под ред. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 1999. С. 52–69.
- Фурса Т. Б.* Арбуз // В сб.: Генетические коллекции овощных растений / Под ред. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 1997. С. 72–77.
- Храпалова И. А.* Томат // В сб.: Идентифицированный генофонд овощных растений. Ч. 4. / Под ред. В. И. Буренина. СПб.: ВИР, 2007. С. 7–17.
- Шашилова Л. И.* Салат // В сб.: Генетические коллекции овощных растений. Ч. 2. / Под ред. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 1999. С. 18–30.
- Шашилова Л. И.* Салат // В сб.: Идентифицированный генофонд овощных растений. Ч. 4. / Под ред. В. И. Буренина. СПб.: ВИР, 2007. С. 46–53.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ КАПУСТЫ: ОТ Н. И. ВАВИЛОВА ДО НАШИХ ДНЕЙ

А. М. Артемьева, Ю. В. Чесноков

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

Резюме

В статье рассматриваются исторические этапы создания и изучения мировой коллекции капусты ВИР на основе учения Н.И.Вавилова об исходном материале и проведении эколого-географических испытаний в связи с решением задач по созданию генофонда адаптивных признаков сельскохозяйственных растений. Приводятся конкретные примеры выделения образцов с хозяйственно ценными адаптивно-значимыми признаками, полученными в результате многолетних испытаний в различных экологических зонах Российской Федерации. Показана возможность использования современного QTL-анализа для установления генетической природы геномных детерминант (хромосомных локусов и групп сцепления), определяющих проявление ряда морфологических и биохимических адаптивно значимых признаков в различных эколого-географических точках. На основе данных проведенных эколого-географических и молекулярно-генетических экспериментов делается вывод о существовании коадаптированных блоков генов, обуславливающих проявление признаков общей и специфической адаптации и представляющих исключительно ценный исходный материал для селекции на адаптивность.

Ключевые слова: коллекция капусты, исторические этапы развития, эколого-географическое и эколого-генетическое изучение, QTL-анализ.

ECOLOGIC AND GEOGRAPHIC RESEARCH OF CABBAGE COLLECTION: FROM N.I.VAVILOV TILL PRESENT DAYS

A. M. Artemyeva, Yu. V. Chesnokov

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

Summary

It is considered historical periods of development and research of world VIR cabbage collection based on N.I. Vavilov teaching about initial material and carrying out ecological and geographic trials in connection with the problem of crops genofond of adaptive traits creation. It is given concrete examples of extraction of accessions with valuable adaptive traits, obtained during long-term trials at different ecological zones of Russian Federation. It is shown possibility to use modern QTL analysis for ascertainment of the genetic nature of genome determinants (chromosome loci and linkage groups) determined some morphological and biochemical adaptive traits in different ecological-geographical points. Based on the data carried out ecological-geographic and molecular-genetic experiments it is assumed that exist co-adapted block of genes determined traits of general and specific adaptation which is very valuable initial material for adaptive breeding.

Key words: cabbage collections, historical periods of development, ecological-geographic and ecological-genetic investigations, QTL-analysis.

Учение об исходном материале Н. И. Вавилов рассматривал в качестве центрального вопроса генетических основ селекции растений. Разработанная им программа создания коллекций мировых растительных ресурсов ознаменовала новую эру в растениеводстве. Только после экспедиций Н. И. Вавилова такие же экспедиции провели правительства Швеции, США и Великобритании. «Вавилов воплотил в жизнь то, о чем некоторые селекционеры только мечтали», – писал в связи с этим J. R. Harlan (1966).

Н. И. Вавилов первый сформулировал учение о центрах происхождения культурных растений. Ему принадлежит историческая заслуга не только в определении географического расположения генных центров, но и понимании роли генетического разнообразия этих центров для селекции растений. Развивая идею Р. Э. Регеля об изучении эколого-географических закономерностей изменчивости признаков растений в контрастных климатических условиях, Н. И. Вавилов с 1923 г. организовал проведение географических посевов. «Для обширной территории Европейской и Азиатской России вопрос о морфологических изменениях, претерпеваемых одними и теми же сортами в различных областях, различных условиях, имеет огромное значение», – писал он в 1923 г. (Вавилов, 1980) (цит. по: Лоскутов, 2009). Н. И. Вавилов также обратил внимание на то, что виды культурных растений дифференцируются на экотипы, связанные с определенным местом обитания, т. е. со средой с характерными физическими, химическими и топографическими параметрами. При этом каждый вид занимает свою экологическую нишу. В трактовке А. М. Гилярова (1978) «экологическая ниша – это положение вида в системе факторов внешней среды относительно других видов, способных с ним конкурировать» (цит. по: Жученко, 1980). В этой связи эколого-географическое и эколого-генетическое испытания имеют исключительно большое значение для понимания и практического решения задач по созданию генофонда адаптивных признаков сельскохозяйственных растений.

По замыслу Н. И. Вавилова, мировая коллекция должна отражать существующее в природе многообразие культурных растений и их родичей и содержать основной фонд сортов, постоянно создаваемых мировой селекцией. Одной из составляющих мировой коллекции ВИР является коллекция капусты, включающая в себя экономически важные разновидности вида капуста огородная *Brassica oleracea* L. и родственные им средиземноморские виды, восточно-азиатские капустные культуры *B. rapa* L., листовую горчицу *B. juncea* Czern. В настоящее время коллекция капусты ВИР, самая крупная в Европе, представлена 3397 образцами, собранными в самых различных эколого-географических условиях 77 стран пяти континентов. В коллекции собран весь эволюционный ряд кочанной капусты, кольраби, брокколи и цветной капусты, включая предковые виды, примитивные, полукультурные, староместные, старые селекционные и самые современные формы, в том числе инбредные линии и линии двойных гаплоидов, а также гетерозисные гибриды.

Научно-исследовательская работа по формированию и изучению мировой коллекции капусты ВИР с 1926 г. почти 60 лет была связана со светлым именем выдающегося брассиколога Т. В. Лизгуновой.

Периоды становления эколого-географического изучения мировой коллекции капусты ВИР

К началу изучения в 1926 г. коллекция капусты включала 450 местных российских и зарубежных, главным образом французских селекционной фирмы «Вильморен», образцов белокочанной и цветной капусты. Изучение сортовой изменчивости морфологических и агрономических характеристик коллекционных образцов, биологии цветения с первых дней было организовано в географическом аспекте. В 1926–1931 гг. посевы капусты проводили в северной части страны на экспериментальной базе «Красный пахарь» (ныне Павловская опытная станция) под Петербургом и в Белорусском отделении ВИР под Минском. Испытания южных форм белокочанной и цветной капусты проводили в Украинском, а цветной капусты в озимой культуре в Азербайджанском отделениях ВИР.

На основании проведенных исследований Т. В. Лизгуновой были установлены первичный и вторичный очаги происхождения сортового разнообразия капусты огородной *Brassica oleracea* L., в отдельный таксон выделены местные формы капусты Турции и Балканского полуострова, определены закономерности и пределы изменчивости морфологиче-

ских, биологических и хозяйственно ценных признаков, разработаны признаковые шкалы для описания сортового разнообразия. Определена приуроченность к географическим районам форм, склонных образовывать цветуху в первый год жизни при выращивании их в северных и умеренных широтах. Изучение изменчивости признаков и свойств сортов в различных географических пунктах дало основание для установления возможных зональных пределов распространения сортов и правильной оценке их при апробации и в процессе селекции.

В 30-е годы значительно выросшую коллекцию капусты изучали более углубленно: в различных географических зонах исследовали все культурные разновидности капусты огородной и пекинскую капусту, в результате чего была уточнена схема изменчивости признаков величины листовой розетки и кочана, формы и плотности кочана и других морфологических признаков с учетом географической составляющей. Основными пунктами изучения являлись «Красный пахарь» и созданная в 1930 г. Майкопская опытная станция, расположенная в предгорной части Северного Кавказа, где также организовали работу по поддержанию образцов коллекции в живом виде на изолированных участках и при искусственной изоляции. Расширилось изучение коллекции на Полярной опытной станции (создана в 1923 г.) и открытой в 1930 г. Дальневосточной станции. Полученные в эти годы результаты географической дифференциации мировых ресурсов капусты, географической приуроченности изменчивости хозяйственно ценных признаков, включая географическую изменчивость биохимического состава, включены в статью «Селекция овощных растений» руководства «Теоретические основы селекции» (Лизгунова, Мацкевич, 1937).

По результатам географического изучения коллекции выделены образцы, на основе которых созданы первые сорта белокочанной капусты селекции ВИР: Ликуришка 498/15 (год включения в Госреестр 1939, МОС ВИР), Золотой гектар 1432 (1943, ВИР), Де-Фриз (1943, ДВОС ВИР), Номер первый полярный к-206 (1950, ПОС ВИР), Волгоградская 42 (1950, ВОС ВИР), Судья 146 (1950, ВОС ВИР), непревзойденный по устойчивости к цветущности сорт пекинской капусты Хибинская (1962, ПОС ВИР). Эти сорта до сих пор включены в Госреестр Российской Федерации и пользуются спросом благодаря их уникальным хозяйственным качествам.

С конца 1940-х годов географическое изучение коллекции расширилось: помимо опытных станций довоенного периода исследования проводили на Приаральской, Среднеазиатской, Дагестанской, Устимовской станциях, в Свердловском филиале, с 1958 г. в Московском отделении, в том числе в защищенном грунте, на Волгоградской станции в условиях орошения и Сухумской станции. Стали применять различные сроки выращивания образцов: весенние и летние, а в субтропической зоне летне-осенние и осенне-зимние (Лизгунова, Бос, Джохадзе, 1978).

Изучение исходного материала в различных географических и экологических условиях позволило полно оценить исходный материал по хозяйственно биологическим особенностям и рекомендовать его для различных направлений селекции в различных зонах страны. Было организовано изучение природы жаростойкости, засухоустойчивости, цветущности, установлены закономерности видовой, сортовой, географической и экологической изменчивости основных элементов биохимического состава. Исследования анатомического строения листьев позволили различать экологическую природу сорта (ксероморфность или гигрофильность). Были установлены высокие жаростойкость и солеустойчивость кольраби, морозостойкость листовой капусты, повышенная жаростойкость восточной группы белокочанной капусты. Установили, что проявление гетерозиса по урожайности и степень устойчивости его по годам в большой мере зависят от правильного подбора родительских пар по их приспособленности к экологическим условиям зоны выращивания гибрида.

В 60–70-е годы продолжились исследования по приуроченности к географическим регионам источников скороспелости, лежкости, устойчивости к абиотическим факторам,

ценного биохимического состава капусты, что имело исключительно большое значение для создания естественной внутривидовой классификации. По результатам многолетнего изучения коллекции монограф полиморфного вида *B. oleracea* Т. В. Лизгунова разработала эколого-географическую классификацию капусты внутри каждой культуры выделением сортотипов и эколого-географических групп, и в основу классификации капусты прямо положен географический принцип происхождения и распространения сортов по земному шару. При этом следует отметить, что автор считала ныне признанные культурные разновидности (Gomez-Campo, 1999) отдельными видами, входящими в сложный комплекс *Brassica* agg. *oleracea* L. (Лизгунова, 1965, 1984). Все классификации капусты огородной до и после работ Т. В. Лизгуновой заканчиваются выделением разновидностей (Prakash, Hinata, 1980; Hanelt, 1986; Babula et al., 2007).

В последние годы проведена эколого-географическая дифференциация внутривидового разнообразия капустных культур вида *B. rapa* L., определены сортотипы и группы сортотипов пекинской, китайской и японской капусты (Артемьева, 2001, 2004). В пределах каждого сортотипа выделены основные сорта, морфологические, физиологические, биохимические и агрономические признаки которых наиболее полно отражают особенности сортотипа. Эта работа послужила первым подходом к созданию стержневой коллекции капусты методами классической систематики.

Эколого-географическое изучение коллекции в настоящее время

Актуальная задача селекции и основной фактор биологизации растениеводства – увеличение видового и генетического разнообразия культивируемых сортов растений и их адаптивного размещения с целью более полной утилизации биоклиматического потенциала каждой земледельческой зоны (Жученко, 1990). В этой связи оценка адаптивного потенциала генофонда капусты традиционно проводится в ходе эколого-географического изучения в пяти контрастных эколого-географических зонах страны. Многолетними исследованиями установлены следующие закономерности: период вегетации кочанной капусты в Московской и Ленинградской областях существенно продолжительнее, чем в условиях юга России (Волгоградская обл. и Республика Адыгея): разница по группам спелости составляет 10–15 дней. В то же время высокие температуры юга задерживают формирование головок цветной капусты в среднем на 15 дней. Выявлены, однако, сорта и гибриды различных разновидностей капусты, преимущественно голландского происхождения, сохраняющие присущую им длительность вегетационного периода в различных пунктах изучения. Самая высокая урожайность капустных культур наблюдается в условиях Московской области, несколько ниже в Ленинградской области и на Дальнем Востоке; в условиях юга России средняя урожайность тех же сортообразцов капусты ниже существенно, особенно ранне- и среднеспелой белокочанной и краснокочанной капусты. Среди образцов позднеспелой кочанной и цветной капусты отмечено большее по сравнению с другими группами спелости число сортов и гибридов, стабильно проявляющих свойственные им урожайность и массу товарного кочана в контрастных эколого-географических зонах.

В результате проведенного в последние годы трехгодичного эколого-географического изучения выявлено, что 30% образцов из 47 уступали стандартным сортам по продуктивности во всех зонах изучения, 30% показали урожайность на уровне стандарта или несколько выше в одной из зон изучения и 40% образцов оказались существенно урожайнее стандартных сортов в двух и более географических точках. Самыми ценными были 11 образцов капусты (23,4%), которые стабильно сохраняли высокую урожайность, качество урожая (высокая плотность кочана или головки, короткая внутренняя кочерыга, тонкая внутренняя структура), устойчивость к стрессам и основным болезням во всех эколого-географических зонах

и в течение всех лет изучения, что свидетельствует об их высокой пластичности. Они могут быть использованы в селекции на широкий спектр адаптивных признаков.

Это ультраскороспелые образцы белокочанной капусты Jetma F₁ из Германии (вр. к-2086) и № 83981 из Китая (вр. к-2043), период вегетации которых на 10–15 дней короче, чем у стандарта, а превышение урожайности составило 8–25%. В среднеранней группе выделен образец №7 из Китая (вр. к-2076) с урожайностью на 40–84% выше стандарта, среди среднеспелых образцов – № 8398-2 из Китая (вр. к-2044) с урожайностью на 30–70% выше стандарта и гибрид из Германии Marcello F₁ (вр. к-2085), на 23–53% превышающий стандарт.

Среди образцов краснокочанной капусты устойчивой высокой урожайностью во всех зонах изучения отличался гибрид из США Red Rookie F₁ (вр. к-170), превосходящий стандартный сорт на 10–110%, савойской капусты – гибрид из США King Hybrid (вр. к-82) с урожайностью на 40–95% выше стандарта. Гибриды цветной капусты из Японии Snow Crown F₁ (вр. к-603) и Incline F₁ (вр. к-890), а также из Канады Shasta F₁ (вр. к-885) стабильно сохраняли высокое качество головок, превышая по урожайности стандартный сорт на 15–131%. Хорошие результаты показал гибрид брокколи из Японии T653 F₁ (вр. к-316) с урожайностью на 55–120% выше, чем у стандарта.

Самая высокая продуктивность восточноазиатских капустных культур, по многолетним данным, наблюдается в летней культуре в условиях Ленинградской области. Несколько ниже показатели продуктивности в южной зоне (Майкоп) также при летнем выращивании, но период вегетации сортообразцов при этом значительно (до 20–25 дней) длиннее. Весеннее возделывание пекинской, китайской и японской капусты даже в условиях юга России, а тем более с продвижением на север в Ленинградской области, вызывает существенное сокращение вегетационного периода и снижение урожайности, у многих образцов преждевременный переход к цветению. В провоцирующих цветущность условиях Крайнего Севера (Мурманская обл.) возможно выращивание только отдельных образцов листовых капустных культур, холодостойких и устойчивых к воздействию полярного светового дня. Таковы японские листовые формы Сирона и Мана, некоторые китайские и японские образцы пекинской капусты сорто типа Санто, японская капуста. Параллельное изучение коллекции азиатских капустных культур в России и Китае позволило выделить высокоадаптивные образцы, устойчивые одновременно к повышенным и пониженным температурам, стабильно сохраняющие морфологические и фенологические особенности, показатели продуктивности и хозяйственную ценность. Это японские местные образцы листовых форм Хирошимана и Сирона, пекинской капусты сорто типов Санто и Чи-фу, северокитайские местные образцы пекинской капусты с цилиндрическим кочаном сорто типа Дацинкоу, южнокитайские образцы розеточной капусты и китайской капусты сорто типов Сьюсман и Ютсай.

Нашими многолетними исследованиями установлены особенности накопления основных элементов биохимического состава и биологически активных веществ восточноазиатскими капустными культурами в открытом и защищенном грунте Ленинградской области. В летних полевых условиях отмечено повышенное содержание сухого вещества, сахаров, аскорбиновой кислоты, глюкозинолатов, а также пониженное содержание нитратов, что связано с небольшим запасом минерального азота в почве и с накоплением ассимилятов, вовлекающих нитраты в метаболизм. В защищенном грунте в зимне-весенний и весенний периоды у капустных культур наблюдается увеличение содержания каротиноидов, в том числе β-каротина, и хлорофиллов, что повышает социальную привлекательность и экономическую значимость возделывания этих культур во внесезонное время (Соловьева, Артемьева, 1999).

QTL-анализ количественных и хозяйственно ценных признаков

Важная роль в научно-исследовательской работе с коллекцией капусты ВИР отводится исследованиям генетического контроля хозяйственно ценных признаков, картированию определяющих их проявление хромосомных локусов, поиску ассоциаций молекуляр-

ный маркер-признак для эффективной помощи селекции (MAS – marker assisted selection; англ.) (Артемьева и др., 2008, 2012; Артемьева, Чесноков, 2009; Artemyeva et al., 2008, 2010; Zhao et al., 2010a).

С использованием двуродительских популяций линий двойных гаплоидов *Brassica rapa* (DH30, получена скрещиванием корнеплодной репы и масличного желтого сарсона и DH38, получена скрещиванием листовой/черешковой китайской капусты и желтого сарсона) был проведен QTL (quantitative trait loci) анализ 43 морфологических и шести биохимических признаков, обуславливающих селекционно-значимую адаптивность растений. Для каждого изученного признака впервые в России установлены QTL, эффекты действия выявленных QTL, доли фенотипической изменчивости, определяемой каждым QTL, и молекулярные SSR- и AFLP-маркеры, генетически сцепленные с отобранными QTL.

Фенотипическое описание линий DH30 и DH38 было проведено в Пушкинском филиале ВИР (г. Пушкин, Ленинградская обл.) в тепличных испытаниях в 2007–2009 гг. и в полевых испытаниях в 2009–2011 гг., а также на Дагестанской опытной станции ВИР (г. Дербент) и Майкопской опытной станции (г. Майкоп) в 2009 г. согласно Методическим указаниям ВИР им. Н. И. Вавилова по изучению и поддержанию коллекции капусты (1988), дополненным специально разработанным дескриптором (неопубликованные данные). Химические анализы выполнены в отделе биохимии ВИР по общепринятым методикам.

Анализ изменчивости признака времени перехода к цветению и 23 основных морфологических признаков роста растения и признаков листа в различных условиях выращивания позволил установить, что в условиях теплицы в среднем у линий популяции DH30 признаки времени начала появления цветоносного стебля, характера габитуса растения, толщины черешка, числа нормальных и зачаточных долей, характера поверхности и окаймления черешка, характера поверхности, ткани, края, надрезанности края, опушения листовой пластинки отличаются незначительной изменчивостью (коэффициент корреляции между годом и признаком 0,02–0,19). В полевых условиях незначительной изменчивостью характеризовались также признаки ширины черешка, длины и ширины листовой пластинки. У линий популяции DH38 в тепличных условиях слабая изменчивость в зависимости от года испытания отмечалась у следующих признаков: высоты растения, характера поверхности, края и надрезанности края, окраски, опушения листовой пластинки, окраски черешка; в полевых условиях также у признаков диаметра растения, длины черешка. Морфологические признаки с незначительной изменчивостью могут быть использованы в качестве классификационных.

В среднем в популяции DH30 признак диаметра растения в зависимости от года испытания находился в пределах 14–54 см, высоты растения – в пределах 15–46 см, варьирование признаков было значительно – 27 и 23% соответственно; признак длины листовой пластинки находился в пределах 7–17 см, ширины пластинки – в пределах 5–11 см, варьирование – 48 и 21%; варьирование признаков длины и ширины черешка было также велико – 43 и 25%. В то же время в популяции были найдены линии со стабильным проявлением основных количественных характеристик, связанных с продуктивностью, самые пластичные из них Л 79 и Л 206. Высокой пластичностью по комплексу признаков выделились линии 90, 127, 178, 238.

Продолжительность вегетационного периода линий популяции DH38 находилась в среднем за три года в пределах 47–73 дня и варьировала в очень сильной степени – до 61%, масса растения – в пределах 11–164 г с варьированием до 54%. Степень варьирования по признаку начала перехода к цветению между линиями зависела от года испытаний. Так, в 2007 г. показатели составили 32–64, в 2008 г. – 76–89, в 2009 г. – 33–55 сут. Нами выделены линии DH38, устойчивые к раннему переходу в генеративную фазу, что коррелировало с высокой продуктивностью.

Изменчивость варьирующих признаков размеров растения и листовой пластинки в среднем по популяции значительная: 28–35%. Выделены линии с очень высокой пластичностью, что подтверждается незначительным варьированием по годам коррелирующих признаков размеров растения и листа: это линии 56 и 192, и в несколько меньшей степени 95.

Корреляции между хозяйственно ценными признаками и местом произрастания (Дагестан, Майкоп, Пушкин) были значительны для всех изученных признаков: времени начала стеблевания (0,51), диаметра и высоты растения (0,30 и 0,44), длины и ширины черешка (0,41 и 0,32), длины и ширины листовой пластинки (0,39 и 0,46).

В результате анализа наблюдаемого по годам изменения позиции хромосомных локусов (QTL), определяющих время перехода к цветению в популяции ДН38, мы обнаружили AFLP- и SSR-маркеры, сцепленные с этими локусами. Были выявлены QTL, входящие во вторую группу сцепления, причем в 2007–2008 гг. основной QTL располагался на вершине группы, т. е. там, где локализуется главный QTL с *BrFLC2* как геном-кандидатом, участвующим в контроле времени цветения и ответе на яровизацию, эффект которого явно снижается под влиянием яровизирующих температур (Zhao et al., 2010b). Этим эффектом объясняется отсутствие указанного QTL в прохладный 2009 г. Также установлен QTL, находящийся в середине второй группы сцепления (его действие отмечали все 3 года исследований), и QTL с невысокими значениями LOD в седьмой группе сцепления, из которых один, расположенный в середине группы, проявлялся в течение трех лет в условиях Пушкинского филиала ВИР, а также в Дагестане. Кроме того, QTL в 2008–2009 гг. выявляли в третьей, пятой и десятой группах сцепления, а в 2007 и 2009 гг. – в четвертой группе сцепления (в близких позициях или на расстоянии друг от друга). В 2009 г. в условиях Дербента QTL, контролирующее время начала появления цветоносного стебля, были найдены во второй, третьей, шестой, седьмой, восьмой и десятой группах сцепления. Интересно отметить совпадающие или очень близкие позиции маркеров в нижней части R02, в верхней и средней части R07 и в нижней части R10 при анализе в Пушкинском филиале ВИР и на Дагестанской опытной станции ВИР. Таким образом, по нашим данным, здесь расположены наиболее стабильные области генома, связанные с временем перехода в генеративную фазу.

В популяции ДН38 мы выявили QTL, которые стабильно проявлялись и контролировали одновременно несколько важных признаков. Например, QTL, расположенный в середине второй группы сцепления, объясняет изменчивость диаметра листовой розетки, массы растения, длины черешка, длины и ширины листовой пластинки. Действие его отмечено практически во все годы исследований в Пушкинском филиале и в условиях Майкопской и Дагестанской станций ВИР, хотя значения LOD варьировали.

Внизу десятой группы сцепления в позиции 70,393 сМ имеется QTL, контролирующей диаметр и высоту растения, длину черешка, длину и ширину листовой пластинки во всех пунктах исследования (LOD 0,95–3,67), и AFLP-маркер E34M16M566.3 маркирует его. Наши данные подтверждают известный факт о сильной корреляционной зависимости между размерами растения и временем перехода к цветению у листовых культур *V. rapa*.

Следовательно, формирование сложного количественного признака обычно находится под контролем нескольких QTL, расположенных в разных группах сцепления. В популяции ДН38 QTL, детерминирующие комплекс признаков (время перехода к цветению, размеры растения и его продуктивных органов – черешка и листовой пластинки), находятся в основном во 2-й, 3-й, 7-й и 10-й группах сцепления и формируют блоки коадаптированных генов и коадаптированные блоки генов (Жученко, 1980, 1990), что подчеркивает важность вклада этих локусов в онтогенез растения и формирование их адаптивности.

Нами установлено, что QTL могут быть зависимыми и независимыми от условий окружающей среды. В последнем случае позиция QTL в группе сцепления сохраняется в течение всех лет и в различных зонах испытания, хотя величина LOD (logarithm of odds – логарифм шансов) при этом может варьировать. Часто для стабильных QTL характерны невысокие LOD, и вклад их в изменчивость признаков обычно составляет 10–20%. По всей вероятности, именно с ними связана стабильность проявления растениями характерных признаков. Напротив, QTL, определяющие изменчивость признаков растений в конкретных условиях, часто характеризуются высокими значениями LOD. QTL, контролирующие размеры и адаптивную продуктивность растения, в основном расположены в нескольких группах сцепления.

Таким образом, во Всероссийском НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова впервые на территории Российской Федерации с 2006 г. начаты и по настоящий момент проводятся эколого-географические и эколого-генетические испытания картирующих популяций двудольных растений вида *B. rapa*. Подобного рода исследования с 2005 г. осуществляются нами и у однодольного вида – гексаплоидной яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. (Чесноков и др., 2007, 2008; Mitrofanova et al., 2008).

В результате проведенных совокупных эколого-географических и молекулярно-генетических испытаний впервые установлена качественная и количественная степень проявления функциональной активности генетических компонент (локусов хромосом и групп сцепления), определяющих проявление морфолого-биологических и иных селекционно-значимых признаков у *B. rapa*. Выявленные молекулярные маркерные дескрипторы вида позволяют проводить отбор хозяйственно ценных форм *B. rapa* по различным признакам адаптивности (морфологическим, биохимическим) и вести эффективный скрининг образцов коллекций данного вида растений.

Инициированные нами приоритетные исследования по изучению генетической природы количественных селекционно-значимых признаков на протяжении шести лет остаются единственными экспериментами по идентификации и картированию QTL хозяйственно ценных, в том числе биохимических (см. обзор А. Е. Соловьевой и А. М. Артемьевой в настоящем сборнике) признаков, у одно- и двудольных растений в различных эколого-географических зонах РФ (Чесноков и др., 2007, 2008; Mitrofanova et al., 2008; Артемьева и др., 2008; Artemyeva et al., 2008, 2010; Артемьева, Чесноков, 2009). Полученные результаты позволяют считать, что выявленные нами коадаптированные системы блоков, обуславливающие признаки общей и специфической адаптации, представляют исключительно ценный исходный материал для селекции на адаптивность. К сожалению, мы не располагаем сведениями о том, насколько аккумулятивный в том или ином (эко)генотипе комплекс адаптивных признаков оказывается прочным. Удастся ли его сохранить при выращивании в другой агроклиматической зоне и как долго? Как функционально взаимосвязаны элементы блока адаптивности? Всегда ли в семеноводстве культивируемых растений следует отдавать предпочтение местным (эко)генотипам или влияние последних на урожайность и другие хозяйственно ценные признаки для разных видов растений оказывается различным и т. д.? Однако не вызывает сомнений, что сбор, сохранение и использование в селекции генотипов с разными блоками коадаптированных генов позволит значительно увеличить потенциал общей и специфической адаптивности культивируемых растений и тем самым повысить их урожайность.

Список литературы

- Артемьева А. М. Экологическая дифференциация капусты пекинской *Brassica rapa ssp. pekinensis* (Lour.) Olsson // В сб.: Генетические коллекции овощных растений. Ч.3. СПб.: ВИР, 2001. С. 148–166.
- Артемьева А. М. Доноры и источники для селекции листовых овощных культур вида *Brassica rapa* L. (Пекинская, китайская и японская капусты, листовая репа). Каталог мировой коллекции ВИР. СПб.: ВИР, 2004. Вып. 740. 132 с.
- Артемьева А. М., Калинина Е. Н., Чесноков Ю. В. Картирование QTL морфологических признаков и времени перехода к цветению вида *Brassica rapa* L. // Матер. докл. I Междунар. науч.-практ. конф. „Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур: Традиции и перспективы». М.: ВНИИССОК, 2008. Т. 2. С. 56–58.
- Артемьева А. М., Руднева Е. Н., Цао Ж., Боннема Г., Будан Х., Чесноков Ю. В. Поиск ассоциаций молекулярных маркеров с признаком времени перехода к цветению в естественных и искусственных популяциях *Brassica rapa* L. // С.-х. биол. 2012. № 1. С. 21–32.
- Артемьева А. М., Чесноков Ю. В. Картирование QTL-признаков продуктивности вида *Brassica rapa* L. // Продукционный процесс растений: теория и практика эффективного и ресурсосберегающего управления. Тр. Всерос. конф. с междунар. участием. ГНУ АФИ Россельхозакадемии. СПб., 2009. С. 98–99.

- Вавилов Н. И. Научное наследство. Из эпистолярного наследия. М., 1980. Т. 5. 1911–1928. 428 с.
- Гиляров А. М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи современ. биологии. 1978. Т. 85, № 3. С. 431–446.
- Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробιοценоз). Кишинев: Штиинца, 1980. 588 с.
- Жученко А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1990. 432 с.
- Лизгунова Т. В., Мацкевич В. И. Селекция овощных растений // В кн.: Теоретич. основы сел. Л., 1937. Т. 3. 212 с.
- Лизгунова Т. В. Капуста. Л., 1965. 384 с.
- Лизгунова Т. В., Боос Г. В., Джохадзе Т. И. Формирование, результаты изучения и использования коллекции капусты ВИР. // Бюл. ВИР. 1978. Вып. 85. С. 33–56.
- Лизгунова Т. В. Культурная флора СССР. Т. 11. Капуста. Л.: Колос, 1984. 328 с.
- Лоскутов И. Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. СПб., 2009. 294 с.
- Соловьева А. Е., Артемьева А. М. Биохимические исследования восточноазиатских листовых овощных растений рода *Brassica* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 1999. Т. 157. С. 142–148.
- Чесноков Ю. В., Почепня Н. В., Вержук В. Г., Козленко Л. В., Гончарова Э. А., Капешинский А. М., Тырышкин Л. Г., Бёрнер А. Идентификация локусов адаптивно значимых количественных признаков у гексаплоидной пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных экологических зонах // Матер. докл. Междунар. конф. «Современная физиология растений: от молекул до экосистем». Сыктывкар, 2007. Ч. 2. С. 420–422.
- Чесноков Ю. В., Почепня Н. В., Бёрнер А., Ловассер У., Гончарова Э. А., Драгавцев В. А. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы. // Докл. Акад. наук. 2008. Т. 418, № 5. С. 693–696.
- Artemyeva A. M., Kalinina E. N., Zhao J., Lou P., Pino Del Carpio D., Chesnokov Yu. V., Bonnema A. B. Evaluation of QTL for phenotypic characters of *Brassica rapa*. // 5th ISHS Intrl. Symp. on Brassicas and 16th Crucifer Genetic Workshop. Lillehammer. Norway. 8–12 September 2008. P. 127.
- Artemyeva A. M., Kalinina E. N., Zhao J., Pino del Caprio D., Chesnokov Yu. V., Bonnema A. B. Identification of QTLs for leaf traits in *Brassica rapa* L. in Russia // Abstracts of 2nd Intrl. Symp. on Genomics of Plant Gen. Resources. 2010. P. 117.
- Babula D., Kaczmarek M., Ziolkowski P., Sadowski J. *Brassica oleracea* // In: Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants. Vol. 5. Vegetables. C. Kole (Ed.) Springer-Verlag Berlin–Heidelberg, 2007. P. 227–285.
- Gómez-Campo C. Taxonomy // In C. Gómez-Campo [ed.] The biology of *Brassica* coenospecies. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1999. P. 3–32.
- Hanelt P. *Cruciferae* // Rudolf Mansfelds Verzeichnis landwirtschaftlicher und gärtnerischer Kulturpflanzen (ohne Zierpflanzen) / Ed. J. Schultze-Motel. Berlin: Akademie-Verlag, 1986. P. 272–332.
- Harlan J. R. In: Plant Breeding / Ed. R.J. Frey. Iowa State Univ. Press, 1966. P. 55–83.
- Mitrofanova O. P., Velinda Chibomba, Kozlenko L. V., Pyukkenen V. P., Börner A., Lohwasser U., Chesnokov Yu. V. Mapping of agronomic important QTL in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Studia Universitatis. Seria “Stiinte ale naturii”. Chisinau, CEP USM. 2008. V. 7. No. 17. P. 140–143.
- Prakash S., Hinata K. Taxonomy, cytogenetics and origin of crop *Brassica*, a review // Opera Bot. 1980. V. 55. P. 1–57.
- Zhao J., Artemyeva A., Pino Del Carpio D., Basnet R. K., Zhang N., Gao J., Li F., Bucher J., Wang X., Visser R. G. F., Bonnema G. Design of a *Brassica rapa* core collection for association mapping studies // Genome. 2010a. V. 53. P. 884–898.
- Zhao J., Kulkarni V., Liu N., Pino Del Carpio D., Bucher J., Bonnema G. *BrFLC2* (*FLOWERING LOCUS C*) as a candidate gene for a vernalization response QTL in *Brassica rapa* // J. Exp. Bot. 2010b. V. 61. No. 6. P. 1817–1825.

БИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КОЛЛЕКЦИИ КАПУСТЫ: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

А. Е. Соловьева, А. М. Артемьева

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: alsol64@mail.ru

Резюме

В настоящей статье обобщены результаты 80-летнего биохимического изучения мировой коллекции капусты с помощью традиционных и новейших методов. Коллекция капусты с высокой степенью полноты (50–90% образцов в зависимости от культуры) оценена по основным показателям качества. Выявлены закономерности распределения источников ценных компонентов биохимического состава по сортотипам и эколого-географическим группам. В роде *Brassica* установлен широкий диапазон изменчивости компонентного состава вторичных метаболитов – глюкозинолатов, обладающих высокой биологической активностью, что позволяет использовать капустные растения в различных направлениях. Впервые найдены сортообразцы с повышенной питательной ценностью компонентного состава глюкозинолатов.

Следуя мысли Н. И. Вавилова о том, что «фенотипическое исследование есть первое приближение, за которым должно идти генетическое исследование» (Вавилов, 1967), в ВИР начато изучение генетического контроля биохимических признаков, картированы некоторые определяющие их проявление хромосомные локусы и определены ассоциированные с ними молекулярные маркеры в двуродительских популяциях линий двойных гаплоидов и стержневой коллекции вида *B. rapa* L.

Таким образом, созданная Н. И. Вавиловым и его последователями мировая коллекция капусты ВИР является актуальным объектом биохимических, селекционно-генетических и молекулярно-генетических исследований.

Ключевые слова: коллекция капусты, изменчивость биохимических признаков, компонентный состав глюкозинолатов, QTL и ассоциативное картирование.

BIOCHEMICAL INVESTIGATION OF VIR CABBAGE COLLECTION: RESULTS AND PERSPECTIVE

A. E. Solovjeva, A. M. Artemjeva

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: alsol64@mail.ru

Summary

At present work generalized results of 80 years biochemical investigation of world-wide *Brassica* collection by means of conventional and modern methods. *Brassica* collection with high degree of representation (50-90% accessions depending of crop) has evaluated on main quality indices. It is revealed patterns of relationships of sources of valuable biochemical components on cultivar types and ecologo-geographical groups. In genus *Brassica* revealed wide range variability of component composition second metabolites – glucosinolates which possess high biological activities that allow using *brassic*as for different purposes. For the first time it was found accessions with heightened nourishing of glucosinolates component composition.

Follow N.I. Vavilov idea that “phenotype investigation is the first approaching which have to be follow by genetic investigation” (Vavilov, 1967) at VIR it is began investigation of genetic control of biochemical traits, mapped some of determined them chromosome loci and revealed associated with them molecular markers in two-parental populations DH lines and *B. rapa* L. core collection

Thus originated by N. I. Vavilov and his followers VIR world-wide *Brassica* collection is actual subject of biochemical, breeding and molecular genetic investigations.

Key words: *Brassica oleracea* and *B. rapa* collection, variability of biochemical compounds, glucosinolates, QTL and association mapping.

Великий русский ученый Н. И. Вавилов сформулировал концепцию всестороннего комплексного изучения биоразнообразия генетических ресурсов уникальной мировой коллекции культурных видов растений и их диких родичей. Структура созданного Н. И. Вавиловым Института растениеводства – ВИР, включающего отделы растительных ресурсов, методические отделы и лаборатории углубленного изучения растений по различным направлениям, сеть экспериментальных станций и опорных пунктов, подчинена реализации этой концепции.

Коллекция капусты (*Brassica* L.) ВИР включает представителей всех разновидностей вида капуста огородная (*Brassica oleracea* L.) и родственные им дикие средиземноморские виды, восточноазиатские формы *Brassica rapa* L., а также листовые овощные формы горчицы сарептской *B. juncea* Czern. subsp. *integrifolia* (H. West) Tell. и subsp. *foliosa* L. H. Bailey и овощной рапс *B. napus* L. var. *pabularia* (DC.) Reichenb. Первые образцы капустных культур поступили в коллекцию ВИР в 1922 г. в результате экспедиций Н. И. Вавилова в страны Западной Европы, США и Канаду, затем в Афганистан, Иран, Армению. Российские селекционные и местные сорта были привлечены сначала через Всесоюзную сельскохозяйственную выставку (1923), затем в ходе экспедиций (в Северо-Западный регион, на Алтай и Дальний Восток). Коллекция капустных культур пополнилась в результате экспедиций в страны древней земледельческой культуры (в Средиземноморье, Эфиопию, Западный Китай – под руководством Н. И. Вавилова, в Малую Азию – П. М. Жуковского, в Индию – В. В. Марковича и многих других). Еще при жизни Н. И. Вавилова коллекция капусты составляла 1500 образцов. В настоящее время коллекция представлена 3397 образцами.

Начальное изучение культур семейства Капустные осуществлялось в ВИР под руководством Е. Н. Синской с 1922 г., а с 1926 г. коллекцию капусты приняла Т. В. Лизгунова, которая обобщила многолетние данные в монографиях, включающих классификации, особенности изменчивости признаков, характеристики сортов и сортотипов, генетические основы селекции (Лизгунова, 1965, 1984).

Отдел биохимии ВИР, основанный при Н. И. Вавилове выдающимся биохимиком проф. Н. Н. Ивановым, с 1922 г. проводит планомерное изучение мировой коллекции культурных растений. Результаты этих исследований обобщены в многотомном коллективном труде «Биохимия культурных растений» (ред. Н. Н. Иванов, 1938), «Методы биохимического исследования растений» (Ермаков и др., 1972), «Биохимия овощных культур» (Ермаков, Арасимович, 1961) и многих других.

Изучение коллекции капусты по биохимическому составу начато в отделе биохимии в 1933 г. Впервые в России в сортообразцах капусты было оценено содержание аскорбиновой кислоты, выделены богатые ею разновидности капусты огородной: листовая, брюссельская, цветная. В последующие годы исследовано содержание сухого вещества, сахаров, клетчатки, минеральных элементов, каротина, показано наличие у капусты значительного количества сырого белка. Под руководством В. В. Арасимович изучена динамика накопления и расходования питательных веществ растениями капусты (1951).

Особенно большой размах биохимические исследования видового и сортового разнообразия коллекции капусты приобрели после 1949 г. Работами Г. А. Луковниковой, В. В. Воскресенской совместно с Т. В. Лизгуновой и сотрудниками опытных станций установлены особенности генетической и географической изменчивости накопления биохимических веществ, включая витамины и пигменты у различных разновидностей капусты. Установлено, например, что среди сортов белокочанной капусты самыми ценными по содержанию сухого вещества, сахаров, аскорбиновой кислоты являются представители голландской группы сортотипов (Лизгунова, 1965). Наиболее ценны по содержанию и качеству белка брюссельская и цветная капусты (Луковникова, 1959). Установлено: содержание сухого вещества увеличивается с севера на юг; в южной зоне обмен веществ сдвигается в сторону накопления высокомолекулярных соединений – белков и клетчатки (Луковникова, Лизгунова, 1965).

В 70-е годы XX в. исследования биохимического состава видового и сортового разнообразия коллекции капусты были углублены (Лизгунова и др., 1978). Установлено высокое содержание в капусте холина, повышенное содержание никотиновой кислоты у кольраби, савойской и цветной капусты, горчичных масел у кольраби, листовой и брюссельской капусты, а также ряда позднеспелых сортов голландской группы сортотипов белокочанной капусты.

Раздел «Биохимические особенности» в XI т. «Культурной флоры СССР» «Капуста» написан сотрудниками отдела биохимии ВИР Г. А. Луковниковой и А. И. Есюниной.

В настоящее время биохимические исследования коллекции капустных культур ведутся по следующим направлениям:

- биохимический анализ новых поступлений, в том числе создаваемых в ВИР сортов капусты, выделение источников ценного биохимического состава для использования в селекции;
- углубленное изучение вторичных метаболитов, содержащихся в капустных растениях, и соответственно питательных и антипитательных свойств культур и отдельных сортов;
- выявление и локализация на основе QTL-анализа и ассоциативного картирования генетических локусов, контролирующих биохимические показатели.

В современных условиях диетические и лечебные свойства становятся наиболее важными факторами при выборе продуктов питания. Особенность химического состава культур рода *Brassica* – высокое содержание воды и низкое – жиров – обуславливает низкую калорийность капустных растений. Они отличаются относительно высоким содержанием углеводов и белков, включающих девять незаменимых аминокислот.

Овощные растения рода – богатый источник минеральных элементов, прежде всего калия и кальция, а также серы, фосфора, цинка, железа, марганца. Они выделяются высоким содержанием биологически активных веществ – ферментов, пигментов, витаминов, а также вторичных метаболитов, которые проявляют антиканцерогенное, антиоксидантное и противовоспалительное действие, стимулируют иммунную систему, препятствуют развитию сердечно-сосудистых болезней и расстройств, связанных с возрастом.

Изменчивость биохимического состава в пределах видов *B. oleracea* и *B. rapa* очень велика (предшествующие исследования, а также см. Соловьева, Артемьева, 1999, 2004, 2006а, б, 2010). В последние годы установлены особенности накопления основных элементов биохимического состава и биологически активных веществ ранее малоизученными в ВИР восточноазиатскими капустными культурами вида *B. rapa*, в том числе отдельными их сортотипами (Артемьева, 2001, 2004).

Нашими исследованиями коллекции капусты ВИР существенно дополнены предшествующие работы Т. В. Лизгуновой (1984) по биохимической характеристике сортотипов белокочанной капусты и родственных белокочанной капусте разновидностей капусты огородной. Мы изучили 758 образцов белокочанной капусты (75% всей коллекции культуры). Установлено, что образцы – источники высокого содержания аскорбиновой кислоты (более 65 мг/100 г) находятся в составе следующих сортотипов: Амагер, Голландская плоская, Дитмарская ранняя, Завадовская, Ладожская, Лангедейкская зимняя, Московская поздняя; источники высокого содержания белка (более 10% сухого вещества) – в составе сортотипов Амагер, Бычье сердце, Голландская ранняя, Голландская плоская, Савинская. Особенно высоким содержанием белка (выше 14%) выделяются сорта русских сортотипов Капорка и Юрьеvecкая. Повышенным содержанием каротинов отличаются сорта сортотипов Голландская плоская, Дитмарская ранняя, Ладожская. Высокой общей кислотностью (выше 1 мг/100г) выделяются сорта сортотипов Амагер и Лангедейкская зимняя. Подтверждено, что повышенное количество горчичных масел накапливают сорта голландской группы сортотипов Амагер, Лангедейкская зимняя, а также сорта центрально-европейской группы сортотипов Голландская плоская, Слава, Савинская, Сабуровка, русской группы сортотипа Московская поздняя.

Коллекции брокколи, краснокочанной и брюссельской капусты изучены нами практически полностью; из коллекций савойской, цветной, листовой капусты проанализированы репрезентативные выборки. Так, среди разнообразия краснокочанной капусты высоким содержанием сухого вещества (более 13%) и сахаров (более 6%) выделились образцы сортотипов Гако, Голландская плоская и Эрфуртская, содержанием аскорбиновой кислоты – образцы сортотипов Голландская плоская и Эрфуртская (среднее содержание по сортотипу 75 и 84 мг/100 г). Сорта сортотипа Лангедейкская зимняя красная отличались высоким содержанием антоцианов (631 мг/100 г). В целом установлено, что наиболее благоприятным (с потребительской точки зрения) химическим составом обладают среднеспелые образцы сортотипа Эрфуртская немецкого и французского происхождения. Среди них находятся источники высокого содержания хлорофиллов (в среднем 124 мг/100 г), антоцианов (506 мг/100 г), каротина (7,4, до 11,7 мг/100 г), стабильное невысокое содержание горчичных масел (5,2–7,1 мг/100 г).

Велик диапазон изменчивости биохимического состава среди образцов итальянской зеленой ветвистой брокколи: при среднем содержании сахаров в исследованных образцах 2,6% отмечено максимальное содержание суммы сахаров 10%; среднее содержание аскорбиновой кислоты составило 44 мг/100 г, максимальное – 150 мг/100 г; содержание белка находилось в пределах 20–37%, органических кислот 0,249–2,311 мг/100 г. Головки брокколи отличаются высоким содержанием биологически активных веществ: хлорофиллов – среднее значение 24,3 мг/100 г, максимальное – 49,2 мг/100 г, каротиноидов до 14,5 мг/100 г, в том числе β -каротина до 2,5 мг/100 г, и относительно высоким содержанием горчичных масел 6,5–17,8 мг/100 г.

Повышенной пищевой ценностью выделяется брюссельская капуста: выявлено высокое содержание сухого вещества (до 22%), белка (до 25%), аскорбиновой кислоты (до 147 мг/100 г), хлорофиллов (до 125 мг/100 г). С другой стороны, брюссельская капуста отличается самым высоким среди разновидностей капусты огородной содержанием горчичных масел (до 35 мг/100 г) при средних значениях 18 мг/100 г у сортотипа Геркулес и 21 мг/100 г у сортов сортотипа Эрфуртская, что ограничивает возможности потребления этой капусты при заболеваниях щитовидной железы.

В коллекции савойской капусты наиболее ценный биохимический состав отмечен у образцов широко распространенного в мире сортотипа Вертю и полукочанного южно-европейского сортотипа Желтая масляная. Кольраби свойственно высокое содержание сухого вещества, сахаров и аскорбиновой кислоты, особенно сортам сортотипов Венская белая и Голиаф синий. Среди сортотипов цветной капусты по содержанию белка выделились скороспелые Идеал и Эрфуртская ранняя (30 и 27% соответственно). Повышенное содержание аскорбиновой кислоты выявлено у сортов этих же сортотипов, а также средиземноморского среднепозднего сортотипа Неаполитанская ранняя, западноевропейского – Ленормандская, северо-европейского – Перфекшен (до 110 мг/100 г).

Таким образом, в результате проведенных исследований коллекции капусты огородной и восточноазиатских капустных культур установлены закономерности распределения по сортотипам и эколого-географическим группам источников ценных биохимических признаков для селекции на качество. Важно отметить, что все выведенные в ВИР в последние десять лет сорта капусты наряду с признаками высокой продуктивности, товарности, скороспелости и декоративности имеют ценный биохимический состав. Так, сорта китайской и розеточной капусты Аленушка, Юна, Королла (авторы последнего Артемьева и Соловьева), японской капусты Русалочка содержат 44–90 мг/100 г аскорбиновой кислоты в листьях и до 27–33 мг/100 г в черешках, 130–180 мг/100 г хлорофиллов, 6,8–9,6 мг/100 г β -каротина. Сорт цветной капусты Ариэль с кремовой окраской головки, включенный в Госреестр Российской Федерации в 2012 г., также отличается повышенным по сравнению со средним значением по культуре содержанием аскорбиновой кислоты (77,5–100,7 мг/100 г) и β -каротина (0,7–1,3 мг/100 г).

Характерная особенность капустных растений – наличие значительных количеств вторичных продуктов метаболизма, в том числе флавоноидов и других фенольных соединений, а также глюкозинолатов, которые при ферментативном распаде образуют широкий набор биологически активных веществ, таких как изотиоцианаты, индолы, нитрилы и тиоцианаты (Fenwick et al., 1983; McGregor et al., 1983; Verkerk et al., 1998). На сегодняшний день идентифицировано 120 глюкозинолатов, которые являются одними из самых интенсивно изучаемых с лечебной и профилактической точек зрения вторичных соединений. Установлены конкретные компоненты, ценные для питания человека: индольные глюкозинолаты, глюкорафанин, глюкоэруцин (Johnson et al., 2002; Mithen et al., 2000; Moreno et al., 2006). В то же время некоторые глюкозинолаты, например прогойтрин, снижают диетические свойства культур и ограничивают употребление их в пищу при ряде заболеваний (Wills, 1966).

Установлено, что ряд глюкозинолатов капустных культур обладает биоцидными свойствами, особенно изотиоцианаты (летучие соединения), прежде всего, метилизотиоцианаты и пропенилизотиоцианаты: синигрин, глюконапин, синальпин, глюкотропеолин. В связи с этим в 90-х годах XX в. начался отбор видов и сортов капустных, которые выдерживают пониженные температуры, хорошо зарекомендовали себя как почвопокровные культуры (живая мульча) и пригодны для биофумигации. Разрабатываются программы по селекции на повышенное содержание глюкозинолатов, что является актуальным направлением и для России, где на 70% используемых сельскохозяйственных угодий регистрируется неблагоприятная фитосанитарная обстановка, в том числе по распространению картофельной нематоды (Fenwick et al., 1989).

Нами проведен анализ общего содержания и компонентного состава глюкозинолатов у 51 образца шести видов пяти родов сем. Brassicaceae: *Sinapis alba* L. (горчица белая), *Lepidium sativum* L. (кресс-салат), *Eruca sativa* Mill. (индау посевной), *Diplotaxis muralis* (L.) DC (двурядка стенная), *Brassica juncea* Czern. (горчица сарептская), *Brassica rapa* (L.) (репа, сурепица, восточноазиатские капустные культуры). Идентифицирован 21 компонент глюкозинолатов, среди них 15 алифатических, четыре индольных и два ароматических.

Установлены значительные видовые и сортовые различия по общему содержанию глюкозинолатов. Так, содержание глюкозинолатов среди семи образцов горчицы белой варьировало от 41 до 67 $\mu\text{моль/г}$, при этом самый высокий уровень глюкозинолатов выявлен у российских образцов Местная (к-68, Саратов) и Рапсодия (к-4278, Липецк): 66 и 67 $\mu\text{моль/г}$ соответственно. Содержание глюкозинолатов у горчицы сарептской (изучен 21 образец) варьировало в пределах 28–54 $\mu\text{моль/г}$. Наиболее высокий их уровень отмечен у шести образцов: Кун-Мин – 40,1 $\mu\text{моль/г}$ (к-69, Китай), Местная – 47,7 $\mu\text{моль/г}$ (к-233, Непал), Краснолиственная – 54,0 $\mu\text{моль/г}$ (к-514, Россия), Jerljeok – 46,4 $\mu\text{моль/г}$ (вр. к-1007, Корея), Ziumati – 48,2 $\mu\text{моль/г}$ (вр. к-1041, Грузия) и Jalisko – 43,9 $\mu\text{моль/г}$ (к-4630, Мексика). Следует отметить, что пять из этих шести образцов принадлежат к овощным крупнолистным разновидностям, используемым в свежем виде, а последний – масличный. Для целей биофумигации интерес представляют образцы с содержанием глюкозинолатов более 40 $\mu\text{моль/г}$ сухого вещества. По нашим данным это все изученные образцы горчицы белой с преимущественным накоплением синальбина и шесть образцов горчицы сарептской, содержащие в качестве главного компонента глюкозинолатного профиля синигрин. Употребление этих сортов в пищу должно быть ограничено.

Среди 17 образцов *Brassica rapa*, представляющих все подвиды и разновидности таксона, также выявлены значительные различия по уровню накопления глюкозинолатов: от 7,6 до 37,5 $\mu\text{моль/г}$. Самое высокое их содержание – 30 $\mu\text{моль/г}$ – отмечено у сорта желтого сарсона (вр. к-1146, Индия), а также образцов листовой репы Аншун (к-157, Китай) и корнеплодной репы (вр. к-1144, Япония).

Высокой вариабельностью содержания глюкозинолатов отличались образцы *B. rapa*. Определены 17 компонентов, в отличие от ранее описанных 16 (Padilla et al., 2007). Четыре

главных компонента, характерных для вида, – это глюконапин (27,2%), глюкобрассиканапин (23,0%), неоглюкобрассицин (14,3%) и прогойтрин (12,7%). Следует отметить, что хотя прогойтрин встречался у большинства образцов, содержание его невелико – 2,17 $\mu\text{моль/г}$. Среднее содержание неоглюкобрассицина в образцах вида – 2,46 $\mu\text{моль/г}$, глюкобрассицина – 1,28 $\mu\text{моль/г}$. Исключение составили три местных образца пекинской капусты (Сяо-бай-коу, к-123 – Китай, Да-бя-ча, к-226 – Казахстан, Местная, к-277 – Россия, Дальний Восток) с высоким содержанием индольных глюкозинолатов – 86, 61 и 66% соответственно. Известно, что одной из важнейших функций индолов является регуляция активности ферментов первой и второй фаз метаболизма ксенобиотиков и протекторная роль в отношении некоторых форм онкологической патологии (Balk, 2000).

В ходе нашей работы впервые выявлены значительные различия по содержанию глюкозинолатов между широко используемыми в питании листовыми культурами вида *B. rapa* и между образцами в пределах подвидов. Так, установлено, что в целом в суммарном наборе глюкозинолатов вида преобладает глюконапин. Следует отметить, что японская капуста, репа и желтый сарсон, а также японские листовые овощи Комацуна и Хирошимана содержали глюконапина значительно больше, чем остальные культуры вида. Относительно высоким содержанием глюкобрассиканапина выделались образцы репы и брокколлетто. Листовые культуры вида содержали относительно много индольного глюкозинолата – неоглюкобрассицина. Образец местной японской формы Сирона Osaka Market (к-98) имел нетипичный для вида, но благоприятный для питания человека состав глюкозинолатов, близкий к таковому индау: 19,8% рафанина и 39,9% эруцина.

Таким образом, установлено, что значительную часть глюкозинолатов листовых культур вида *B. rapa* составляют полезные для питания человека компоненты. Впервые найдены сортообразцы листовых капустных культур вида с повышенной ценностью компонентного состава глюкозинолатов для сбалансированного питания человека. Они рекомендуются для использования в селекции и расширения ассортимента полезных для здоровья человека капустных овощей. Наши исследования еще раз подтверждают необходимость углубленного биохимического изучения исходного и селекционного материала при создании новых сортов.

Важная роль при изучении коллекции капустных культур ВИР отводится исследованиям генетического контроля хозяйственно ценных признаков, картированию определяющих их проявление хромосомных локусов, поиску ассоциаций молекулярный маркер–признак для эффективной помощи селекции путем использования этих маркеров (MAS – marker assisted selection). Генетическое картирование (linkage mapping) позволяет определить относительные позиции ДНК-маркеров на группах сцепления. Картирование хромосомных локусов осуществляется через поиск взаимосвязей молекулярных маркеров с признаками и описывает параллельную генотипическую и фенотипическую изменчивость в искусственных и естественных популяциях, в том числе в коллекциях растительных ресурсов. Методически идентификация и картирование осуществляются с помощью QTL (Quantitative Trait Loci – локусы количественных признаков) анализа специально созданных двуродительских расщепляющихся популяций и посредством ассоциативного картирования. Оба эти подхода используются в исследованиях коллекции капусты ВИР.

Известно, что большинство агрономических признаков – количественные признаки, контролируемые многими генами, среди которых большинство со слабым эффектом и потому трудно идентифицируемые. Характер наследования и генетический контроль большинства селекционно-значимых признаков вида *B. rapa* не определены. В ряде недавних работ установлены генетические локусы, контролирующие некоторые морфологические и биохимические признаки, а также время перехода в репродуктивную фазу у *B. rapa* (Lou et al., 2007; Yuan et al., 2009; Zhao et al., 2007, 2010; Артемьева и др., 2012).

В наших исследованиях материалом для QTL-анализа служили две картирующие популяции: DH38, полученная от скрещивания листовой/черешковой китайской капусты (РС-

175, сорт Nai Bai Cai) и масличного желтого сарсона (YS-143, к-FIL500 – 60 линий), и DH30, полученная гибридизацией японской корнеплодной репы (VT-115, сорт Kaigyoku Nakata) и желтого сарсона (40 линий). Исходные для создания популяций образцы принадлежат к разным ботаническим подвидам, имеют различные продуктивные органы; генетическая дистанция между ними велика (Zhao et al., 2005). Популяции созданы в лаборатории селекции растений Университета Вагенингена, Нидерланды (WUR – Wageningen University and Research Centre) при использовании культуры микроспор; потомство дигаплоидных растений от единственного растения F₁ в каждой комбинации скрещивания было использовано для генотипирования и фенотипирования. Линии DH30 и DH38 генотипированы с использованием 299 AFLP- и 294 SSR- маркеров соответственно (Lou et al., 2007, 2008). Гомозиготные линии выращивали в Пушкинском филиале ВИР в 2007–2009 гг. в тепличных и в 2009–2011 гг. в полевых условиях. Биохимический анализ линий проводили в 2008, 2009 и в 2011 гг.

Нами выявлены QTL, контролирующие одновременно изученные биохимические признаки. Такой локус в популяции DH30, расположенный в верхней части третьей группы сцепления, контролирует содержание β-каротина (варьирование LOD, в зависимости от года и условий выращивания, 1,30–2,68), аскорбиновой кислоты (0,81–1,04), хлорофилла а (1,07–2,34), хлорофилла b (1,64–2,65), белка (1,58). Локусы, также контролирующие все изученные биохимические признаки, но с относительно низкими значениями LOD или проявляющими свое действие в отдельные годы, находятся в верхней части четвертой, в середине пятой, нижней части седьмой и в середине девятой групп сцепления.

В популяции DH38 локусы, оказывавшие влияние на анализируемые биохимические признаки в течение трех лет исследований, находятся в верхней и средней части девятой группы сцепления. Следует отметить, что QTL, связанные с содержанием β-каротина, проявили свое действие только в 2008 г. В 2009 г. выявился QTL в верхней части десятой группы сцепления, контролирующей содержание каротина, аскорбиновой кислоты и хлорофилла а; QTL, связанный с признаком содержания белка, выявлен в верхней части первой группы сцепления (LOD 0,81–1,82), и он же в 2009 г. проявил действие в отношении контроля содержания аскорбиновой кислоты (LOD – 2,34). В средней части четвертой группы сцепления находятся QTL, стабильно контролирующие содержание β-каротина и хлорофиллов. В верхней и средней части пятой группы сцепления находятся генетические локусы, контролирующие содержание белка, хлорофиллов, и с низкими LOD β-каротина. Таким образом, у обеих картирующих популяций *B. rapa* идентифицированы и картированы хромосомные локусы, которые контролируют пять биохимических признаков и находятся в четвертой, середине пятой и середине девятой групп сцепления. Установлены сцепленные с ними молекулярные маркеры.

Материалом для ассоциативного картирования биохимических признаков в наших исследованиях служила стержневая коллекция *B. rapa* L. ВИР. Она состояла из 96 местных и селекционных сортов-популяций и включала все ботанические подвиды, разновидности и морфологические типы различного эколого-географического происхождения. Растения выращивали в Пушкинском филиале ВИР (Ленинградская обл.). Для ассоциативного картирования генетических локусов, определяющих проявление признаков содержания сухого вещества, сахаров, аскорбиновой кислоты, β-каротина и суммы хлорофиллов а+b, использовали 258 SSR- и S-SAP- маркеров. Последние созданы на основе последовательностей мобильных генетических элементов (МГЭ) II класса САСТА (Артемьева и др., 2011).

При анализе ассоциаций молекулярных маркеров с анализируемыми признаками провели унификацию данных, при которой использовалась молекулярная матрица с «1» при наличии и «0» при отсутствии маркера, а усредненные по многолетним данным биохимические показатели получили размерность от 0 до 1, затем были ранжированы. Анализ биохимических признаков содержания сухого вещества, сахаров, белка, аскорбиновой кислоты, β-каротина, суммы хлорофиллов, глюкозинолатов проводили по стандартным методикам (Ермаков и др., 1972). Для расчета уровня значимости *p* использовали программу SYSTAT 13. Параметриче-

ский тест был получен с использованием „Analysis of Variance“ (ANOVA), непараметрический тест Mann-Whitney U – с использованием теста Kruskal-Wallis.

Для исследованных биохимических признаков выявлены SSR- и S-SAP- ассоциированные с ними маркеры. С высоким уровнем значимости $p \geq 0,001-0,049$ выделенные маркеры связаны с признаками высокого содержания β -каротина, суммы хлорофиллов, высокого и низкого содержания глюкозинолатов, низкого содержания белка (табл.).

Ассоциация молекулярный маркер – биохимический признак

Биохимический признак (содержание веществ)	Маркер	Уровень значимости p при использовании теста		Значение признака, мг/100 г, при	
		параметрического	непараметрического	наличии маркера	отсутствии маркера
Сухого вещества	BC65-189	0,776	0,941	–	–
Сахаров	Bot1-2_E-ACA-117	0,348	0,615	–	–
Аскорбиновой кислоты	BC65-189	0,520	0,394	–	–
β -каротина	Bot1-3_M_CGT-109	0,001	0,002	4,46 \pm 0,45	2,88 \pm 0,19
Хлорофиллов a+b	BC65-189	0,048	0,049	120,5 \pm 14,2	81,15 \pm 4,58
Глюкозинолатов	Br384-294	0,058	0,014	19,77 \pm 6,48	11,44 \pm 1,15
Низкого содержания глюкозинолатов	Bot1-2_M_CAC-122	0,009	0,032	10,88 \pm 1,31	20,37 \pm 4,40
Белка	Bot1-2_M_CAC-118	0,837	0,887	–	–
Низкого содержания белка	BC105-212	0,000	0,000	16,88 \pm 0,75	22,85 \pm 1,13

Таким образом, использование коллекционных образцов для поиска ассоциаций молекулярных маркеров с биохимическими признаками позволило установить SSR- и S-SAP-маркеры, достоверно сцепленные с признаками высокого содержания β -каротина и суммы хлорофиллов, высокого и низкого содержания глюкозинолатов и низкого содержания белка у *B. rapa*. Следует отметить, что найденные SSR-маркеры BC65 и Br384 расположены в четвертой группе сцепления, BC105 – в пятой. Положение маркеров в группах сцепления, связанных с биохимическими признаками, совпадает при использовании двуродительского и ассоциативного картирования. Положение S-SAP-маркеров неизвестно.

Можно предположить, что найденные при двуродительском и ассоциативном картировании AFLP-, SSR- и S-SAP-маркеры могут служить эффективным инструментом при массовом скрининге образцов коллекции и селекционного материала.

Таким образом, в ВИР продолжается проведение биохимического анализа новых поступлений, выделение источников ценного биохимического состава для использования в селекции. Коллекция капусты с высокой степенью полноты (50–90% образцов в зависимости от культуры) оценена по основным показателям качества: содержанию сухого вещества, сахаров, белка, аскорбиновой кислоты, каротинов, хлорофиллов, глюкозинолатов, нитратов. Ранее установленные эколого-географические закономерности накопления основных элементов биохимического состава получили подтверждение на образцах, принадлежащих к различным сор-

тотипам всех разновидностей капусты огородной. Аналогичным образом в последние годы проанализированы образцы всех сортоформ листовых капустных культур *B. rapa*.

В ВИР проводится также углубленное изучение вторичных метаболитов глюкозинолатов, содержащихся в капустных растениях, для выявления подвидов, разновидностей и сортообразцов с наиболее ценными питательными и биоцидными свойствами. В двуродительских популяциях линий двойных гаплоидов и стержневой коллекции вида *B. rapa* L. картированы генетические локусы, контролирующие проявление некоторых биохимических признаков.

Перспективы биохимического изучения коллекции капусты и горчицы с использованием новых идей и технологий:

- анализ питательных и антипитательных, в том числе биофумигационных, свойств капустных культур, установление содержания и компонентного состава сахаров, аминокислот, глюкозинолатов, фенольных соединений, органических кислот. Выявленные признаки позволят обосновать различные направления использования капустных культур и вместе с тем целесообразность включения в рацион человека отдельных форм и сортов;
- расширение стержневых коллекций и насыщение их новыми маркерами для более точного ассоциативного картирования; выявление и локализация генетических локусов, контролирующих все изучаемые биохимические показатели в двуродительских популяциях линий двойных гаплоидов и в коллекции генетических ресурсов капусты по результатам эколого-географических испытаний.

Список литературы

- Арасимович В. В. Изменчивость химического состава овощей и ягод в условиях Ленинградской области // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1951. Т. 29. Вып. 1. С. 113–128.
- Артемяева А. М. Экологическая дифференциация капусты пекинской *Brassica rapa* ssp. *pekinensis* (Lour.) Olsson. // В сб.: Генетические коллекции овощных растений. СПб., 2001. Ч. 3. С. 148–166.
- Артемяева А. М. Доноры и источники для селекции листовых овощных культур вида *Brassica rapa* L. (Пекинская, китайская и японская капусты, листовая репа). Каталог мировой коллекции ВИР. СПб.: ВИР, 2004. Вып. 740. 132 с.
- Артемяева А. М., Будан Х., Клоке Э., Чесноков Ю. В. Использование мобильных генетических элементов САСТА для уточнения филогенетических взаимоотношений внутри вида *Brassica rapa* L. // Вавиловский журнал ген. и сел. 2011. Т. 15. № 2. С. 398–411.
- Артемяева А. М., Руднева Е. Н., Цао Ж., Боннема Г., Будан Х., Чесноков Ю. В. Поиск ассоциаций молекулярных маркеров с признаком времени перехода к цветению в естественных и искусственных популяциях *Brassica rapa* L. // С.-х. биол. 2012. № 1. С. 21–32.
- Ермаков А. И., Арасимович В. В. Биохимия овощных культур. М.: Сельхозгиз, 1961. 544 с.
- Ермаков А. И., Арасимович В. В., Иконникова М. И., Ярош Н. П., Луковникова Г. А. Методы биохимического исследования растений. Л., 1972. 430 с.
- Иванов Н. Н. Биохимия культурных растений. М.–Л.: Сельхозгиз, 1938. Т. 4. Овощные и бахчевые культуры. 450 с.
- Лизгунова Т. В. Капуста. 1965. 384 с.
- Лизгунова Т. В. Культурная флора СССР. 1984. Т. 11. Капуста. 328 с.
- Лизгунова Т. В., Боос Г. В., Джохадзе Т. И. Формирование, результаты изучения и использования коллекции капусты ВИР // Бюлл. ВИР. 1978. Вып. 85. С. 33–56.
- Луковникова Г. А., Лизгунова Т. В. Сравнительная биохимическая характеристика морфологических органов капусты // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1965. Т. 37. Вып. 2. С. 17–25.
- Луковникова Г. А. Изменчивость количества и качества азотистых веществ у видов и сортов капусты // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1959. Т. 32. Вып. 3. С. 149–158.
- Соловьева А. Е., Артемяева А. М. Биохимические исследования восточно-азиатских листовых овощных растений рода *Brassica* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1999. Т. 157. С. 142–148.

- Соловьева А. Е., Артемьева А. М. Капустные растения рода *Brassica* L. (Характеристика образцов по основным биохимическим показателям качества) // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб., 2004. Вып. 756. 53 с.
- Соловьева А. Е., Артемьева А. М. Биологически активные вещества капустных растений рода *Brassica* L. // Аграрная Россия. 2006а. № 6. С. 52–56.
- Соловьева А. Е., Артемьева А. М. Качественная оценка некоторых восточноазиатских культурных типов вида *Brassica rapa* L. // Аграрная Россия. 2006б. № 6. С. 56–60.
- Соловьева А. Е., Артемьева А. М. Особенности биохимического состава гибридов листовых овощных культур вида *Brassica rapa* L. // Аграрная Россия. 2010. № 3. С. 17–20.
- Artemyeva A. M., Solovyeva A. E. Quality evaluation of some cultivar types of leafy *Brassica rapa* // Acta Horticult. 2006. V. 706. P. 121–128.
- Balk J. L. Indole-3-carbinol for cancer prevention // Alt Med Alert. 2000. V. 3. P. 105–107.
- Fenwick G. R., Heaney R. K., Mullin W. J. Glucosinolates and their breakdown products in food and food plants // Crit. Rev. Food Sci. Nutr. 1983. V. 18. No. 2. P. 123–201.
- Fenwick G. R., Heaney R. K., Mawson R. Glucosinolates // Toxicants of Plant Origin: V. II. CRC Press, Inc. Boca Raton, FL. 1989. P. 53–65.
- Johnson I. T. Glucosinolates: bioavailability and importance to health // J. Vitam Nutr. Res. 2002. V. 72(1). P. 26–31.
- Lou P., Zhao J., Kim J.S., Shen S., Pino Del Carpio D., Song X. Quantitative trait loci for flowering time and morphological traits in multiple populations of *Brassica rapa* // J. Exp. Bot. 2007. V. 58. 4005–4016.
- Lou P., Zhao J., He H., Hanhart C., Pino Del Carpio D., Verkerk R., Custers J., Koornneef M., Bonnema G. Quantitative trait loci for glucosinolate accumulation in *Brassica rapa* leaves // New Phytologist. 2008. V. 179. P. 1017–1032.
- McGregor D. I., Mullin W. J., Fenwick G. R. Analytical methodology for determining glucosinolate composition and content // J. Assoc. Off. Anal. Chem. 1983. V. 66. P. 825–849.
- Mithen R. F., Dekker M., Verkerk R., Rabot S., Johnson I. T. The nutritional significance, biosynthesis and bioavailability of glucosinolates in human foods // Journ. of the Sci. of Food and Agricult. 2000. V. 80. No. 7. P. 967–984.
- Moreno D. A., Carvajal M., Lopez-Berenguer C., Garcia-Viguera C. Chemical and biological characterization of nutraceutical compounds of broccoli // Journ. of Pharm. and Biomed. Analysis. 2006. V. 41. P. 1508–1522.
- Padilla G., Cartea M. E., Velasco P., de Haro A., Ordás A. Variation of glucosinolates in vegetable crops of *Brassica rapa* // Phytochemistry. 2007. V. 68. P. 536–545.
- Verkerk R., Dekker M., Jongen W. M. F. Glucosinolates // Natural toxicants in foods (D.H. Watson, ed.). Sheffield Academic Press. Sheffield, UK, 1998. P. 29–53.
- Wills J. H. Goitrogens in foods // Toxicants occurring naturally in food. National Academy of Sciences, National Research Council, Washington DC, USA, 1966. P. 3–17.
- Yuan Y. X., Wu J., Sun R. F., Zhang X. W., Xu D. H., Bonnema G., Wang X. W. A naturally occurring splicing site mutation in the *Brassica rapa* *FLC1* gene is associated with variation in flowering time // J. Exp. Bot. 2009 V. 60. No. 4. 1299–1308.
- Zhao J., Wang X., Deng B., Lou P., Wu J., Sun R., Xu Z., Vromans J., Koornneef M., Bonnema G. Genetic relationships within *Brassica rapa* as inferred from AFLP fingerprints // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 110. P. 1301–1314.
- Zhao J., Paulo M. J., Jamar D., Lou P., van Eeuwijk F., Bonnema G. Association mapping of leaf traits, flowering time, and phytate content in *Brassica rapa* // Genome. 2007. V. 50. No. 10. P. 963–973.
- Zhao J., Artemyeva A., Pino Del Carpio D., Basnet R. K., Zhang N., Gao J., Li F., Bucher J., Wang X., Visser R. G. F., Bonnema G. Design of a *Brassica rapa* core collection for association mapping studies // Genome. 2010. V. 53. P. 884–898.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ МАСЛИЧНЫХ И ПРЯДИЛЬНЫХ КУЛЬТУР¹

**В. А. Гаврилова¹, Н. Б. Брач¹, С. Н. Кутузова¹, Е. А. Пороховинова¹, А. Г. Дубовская¹,
Л. П. Подольная¹, В. Т. Рожкова², М. С. Вишневская¹, И. Н. Анисимова¹**

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

²Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства
имени Н.И. Вавилова Россельхозакадемии, п. Ботаника, Краснодарский край, Россия,
e.mail: kos-vir@yandex.ru

Резюме

Представлены результаты многолетней работы по выявлению скрытого потенциала наследственной изменчивости в образцах коллекции генетических ресурсов масличных и прядильных культур и созданию генетической коллекции, состоящей из гомозиготных линий льна, рапса, подсолнечника и хлопчатника. Генетическая коллекция имеет разные уровни изученности: первый – создание гомозиготных линий по морфологическим признакам, второй – изучение генетического контроля признаков, расщепление по которым оценивается визуально в полевых условиях, третий – гомозиготные линии по биохимическим признакам и четвертый – идентификация признаков с использованием ДНК-маркеров.

Ключевые слова: генетическая коллекция, лен, подсолнечник, рапс, хлопчатник, генетический контроль, морфологические признаки, маркеры ДНК.

GENETIC COLLECTIONS OF OIL AND FIBRE CROPS

**V. A. Gavrilova¹, N. B. Brutch¹, S. N. Kutuzova¹, E. A. Porokhovinova¹, A. G. Dubovskaya¹,
L. P. Podolnaya¹, V. E. Rozhkova², M. S. Vishnevskaya¹, I. N Anisimova¹**

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

²Kuban Experimental Station of N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
Botanika, Krasnodar Territory, Russia, e.mail: kos-vir@yandex.ru

Summary

Results of long-term work on discovering of the latent potential of hereditary variability in accessions of genetic resources collection of oil and fibre crops and creation of the genetic collection consisting of homozygous lines of flax, rapeseed, sunflower and cotton are presented. The genetic collection has different levels of development: the first level – the creation of homozygous lines with morphological characters, the second one – the evaluation of characters genetic control, segregation of which is estimated visually in field conditions, the third level – homozygous lines with biochemical characters and the fourth one – identification of characters with the use of DNA-markers.

Key words: genetic collection, flax, sunflower, rapeseed, cotton, genetic control, morphological characters, DNA-markers.

Н. И. Вавилов рекомендовал применять самоопыление для выявления скрытого потенциала изменчивости у самых разных культур. Николай Иванович считал, что инцухт является эффективным методом для анализа полиморфизма у перекрестноопыляющихся расте-

¹ Работа частично поддержана РФФИ (проекты № 08-04-90112 и № 12-04-00329).

ний. Инбридинг у ржи помог выявить совершенно новые формы, которые не были обнаружены даже «в центрах основного разнообразия ржи, в Юго-Западной Азии» (Вавилов, 1931, с. 17). Он писал: «Основными методами выявления потенциала наследственной изменчивости вида являются: 1) изучение внутривидового полиморфизма в природных и сортовых популяциях, 2) анализ межпопуляционной изменчивости, 3) изучение расщепления в инбредных потомствах, 4) исследование индуцированного мутагенеза». Еще при жизни Николая Ивановича этот прием был успешно использован. В. И. и В. Ф. Антроповыми для выявления рецессивных мутаций у ржи (1929). В 30-е годы Е. М. Плачек (1936), самоопыляя сорта подсолнечника, получила серию линий с измененными морфологическими признаками. К сожалению, большинство из этих линий не сохранилось. В 70-е годы сотрудники нашего отдела начали создавать коллекции самоопыленных линий подсолнечника и льна, а позднее – рапса и хлопчатника. Мутагены в этой работе не использовали. Из образцов подсолнечника отбирали формы, сочетающие автофертильность с желаемым проявлением морфологических и хозяйственно ценных признаков. Самоопыление отдельных растений проводили не менее шести поколений. После этого осуществляли как размножение линий, так и дальнейший инбридинг. В процессе изучения полученного материала было показано, что многократный инцухт выявляет большое разнообразие новых форм как у подсолнечника, сорта и подавляющее большинство образцов коллекции которого относятся к строгим перекрестникам, так и у самоопыляющегося льна и частичного самоопылителя рапса. И для льна, и для подсолнечника установлено, что у некоторых линий, которые кажутся гомозиготными, в 5–6 или даже 18 поколениях инцухта неожиданно выщепляются новые формы.

Получение инбредных гомозиготных по определенным признакам линий приводит к созданию генетических коллекций. По определению В. Г. Смирнова: «Генетическая коллекция – это коллекция форм изучаемого вида, устойчиво отличающихся от стандартного (дикого) типа по проявлению одного или нескольких признаков» (Смирнов, 2005). Однако в литературе встречается и другая терминология. Набор мутантных форм может определяться как первичная генетическая коллекция, а совокупность линий с известным генетическим контролем признака – как собственно генетическая коллекция (Генетика культурных растений. 1986). Другие авторы придают подобному разделению еще большее значение. Они говорят о генетической коллекции исключительно как о «совокупности мутантов, линий и сортов с идентифицированными аллелями генов, или комбинациями аллелей, контролирующими морфологические, биохимические, физиологические и другие признаки, формы с измененным кариотипом, библиотеки геномов» (Митрофанова, 1993; Коваль, 1993), выделяя отдельно «признаковые коллекции» – набор константных по фенотипу инбредных линий (Митрофанова, 1994; Мережко, 1994; Коваль, 1993).

При выполнении Государственной программы «Доноры и генетические коллекции» (1995–2000 гг.), результатом которого явилась коллективная монография «Идентифицированный генофонд и селекция растений» (2005), в ВИРе обсуждался вопрос о том, что, возможно, к разряду линий генетической коллекции следует относить только линии с генами, идентифицированными с помощью классического гибридологического анализа. Однако интенсивное развитие работ по молекулярно-генетическому картированию показало важность существования гомозиготной линии по исследуемому признаку, тогда как изученность его генетического контроля второстепенна, хотя и придает материалу дополнительную значимость. Сопоставление знаний, полученных в результате скрещиваний и анализа расщепления гибридов второго поколения (классический генанализ) с данными молекулярной идентификации генов, позволяет получить дополнительные сведения о генетической детерминации признака (Потокина, 2006, 2009 и др.). С другой стороны, трудно, порой – невозможно, разобратся в результатах секвенирования или молекулярного маркирования при использовании генетически непроработанного материала.

Учитывая, что в литературе до сих пор не сложилось единого определения понятия «генетическая коллекция», в данной статье мы предлагаем все гомозиготные линии по определенным признакам считать генетической коллекцией.

В отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур созданы генетические коллекции разного уровня изученности.

1. Линии, выровненные по проявлению морфологических признаков (фенетические коллекции).

2. Линии с установленными менделевскими генами, контролирующими признаки.

3. Линии, выровненные по определенным биохимическим признакам, нерасщепляющиеся в ряду поколений.

4. Линии, гомозиготные по фенотипическому проявлению определенных признаков, маркированные на молекулярном уровне.

Общая численность генетической коллекции отдела составляет 812 линий, из них 343 – подсолнечника, 396 – льна, 48 – рапса, 25 – хлопчатника.

Линии, выровненные по проявлению морфологических признаков (фенетические коллекции)

Фенетические коллекции – коллекции нерасщепляющихся при самоопылении линий, выровненных по одному или нескольким, чаще всего морфологическим, признакам, генетическая детерминация которых не изучена. Нами получены серии естественных мутантов, различающихся по проявлению одного и того же признака. Например, линии, различающиеся по степени проявления антоциановой окраски вегетативных и генеративных органов, полученные у подсолнечника, хлопчатника, рапса, льна.

К фенетической коллекции относятся линии подсолнечника с различным характером ветвления. Нижнее дугообразное ветвление, при котором ветви образуются в пазухах первой или второй пары настоящих листьев и достигают верхней трети стебля, характерно для линий ВИР 130, ВИР 381, ВИР 769. Множественное ветвление из середины стебля имеет только одна линия ВИР 364. Наиболее многочисленная группа – линии с верхним ветвлением. Ветви образуются в верхней трети стебля и бывают короткими (ВИР 397) или длинными (ВИР 721). Существуют линии с ветвлением по всему стеблю как компактным (ВИР 636), так и раскидистым (ВИР 702). Генетический контроль этого признака изучали неоднократно (Putt, 1957; Kovacik et al., 1980; Miller et al., 1997; Гаврилова и др., 2003; Гаврилова и др., 2005), однако исследователи так и не пришли к единому мнению, и пока нет логичного объяснения и тому, как взаимодействуют гены, обуславливающие разные типы ветвления. В связи с этим мы предпочитаем отнести ветвистые линии подсолнечника к фенетической коллекции. Для линий, восстанавливающих фертильность пыльцы у форм с ЦМС, этот признак является важным, так как ветвистые линии дольше цветут, продуцируют большее количество пыльцы, что способствует более длительному опылению линий ЦМС на участках гибридизации при семеноводстве промышленных гибридов. Похожая ситуация для признака формы черешка. Имеются линии подсолнечника с очень коротким черешком (ВИР 708) или очень длинным отогнутым (ВИР 746), или совсем без черешка (КГ 49). От формы черешка зависит габитус растения и технология возделывания, особенно на ранних стадиях развития сортов и гибридов. Нам известно мнение о рецессивном и доминантном контроле признака эректоидности (Гаврилова и др., 2003).

Фенетической коллекцией можно считать линии средневолокнистого хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) с различной естественной окраской волокна. По литературным сведениям, этот признак контролируется моногенно (Endrizzi et al., 1984; Kohel, 1985). У вида *G. hirsutum* были описаны две доминантные аллели гена *L* (с неполным доминированием) для окрашенного волокна (*Lc1* для коричневого и *Lg* – зеленого). Рecessивный аллель определяет белый цвет волокна. Однако наши исследования показали, что генетический контроль при-

знака более сложный, но окончательных выводов пока сделать невозможно. На основании изучения генотипических корреляций у образцов с различной окраской волокна можно предположить, что коричневый и зеленый цвета определяются не только разными аллелями одного гена, но и разными генами, либо разными генетическими системами. При коричневой окраске волокна существует достоверная отрицательная связь между длиной волокна и интенсивностью цвета ($r = -0.67$), при зеленой – такой закономерности не наблюдается. Молекулярные исследования также не проясняют картины (Ma et al., 2003; Sun et al., 2009). Коллекцию составляют 25 линий 8–12 поколений инцухта, из них 4 линии имеют волокно различных оттенков зеленого цвета, 3 – зелено-коричневого, остальные – от кремового до темно-коричневого. Линии отличаются не только по окраске, но и по качеству волокна, характеру и окраске подпушка, габитусу растения. Наши линии гибридного происхождения получены путем скрещивания позднеспелых образцов с окрашенным волокном из США и Средней Азии с раннеспелыми беловолокнистыми образцами европейского происхождения и последующим отбором в условиях Буденновского опорного пункта ВИР. Созданные линии значительно отличаются от исходных форм с естественноокрашенным волокном по продолжительности вегетационного периода и способны давать в условиях России урожай, сравнимый с традиционными сортами с белым волокном. По качеству волокна выделилась линия 6С со светло-коричневым волокном, не только не уступающая по всем параметрам образцам с белым волокном, но и превосходящая стандартный сорт (табл. 1), а также зарубежные сорта с окрашенным волокном (Sun et al., 2009).

Таблица 1. Характеристика качества волокна образцов хлопчатника. (Прикаспийский ОП ВИР, 2008 – 2010 гг.)

Название образца	Происхождение образца	UHML ¹ , мм	Unf ² , %	Str ³ , гс/текс	Elg ⁴	Mic ⁵	Тип
АС-5 – ст.	Россия	26,35±0,55	86,05±0,45	28,20±1,80	6,60±0,00	4,15±0,05	5-6
6С	«	28,80±0,40	86,75±0,75	26,05±0,65	6,05±0,15	3,90±0,0	4

Примечание. 1 – верхняя средняя длина (средняя длина наиболее длинных волокон); 2 – индекс равномерности по длине; 3 – удельная разрывная нагрузка; 4 – удлинение при разрыве; 5 – микронейр (тонина и зрелость).

Фенетические коллекции не идентичны признаковым. Последние создаются из форм с непрерывной изменчивостью, которая определяется генами количественных признаков (Мережко, 1994). Коллекция подсолнечника, включающая 62 линии, толерантные к поражению фомопсисом, на данном этапе знаний по этому вопросу может быть только признаковой. Существуют разные предположения о механизмах устойчивости – утолщение клеточной стенки, наличие опушения на стебле и черешке (Антонова, 1999), влияние длины вегетационного периода (Fick et al., 1997) и другие факторы. Очевидно, что устойчивость к фомопсису контролируется несколькими генетическими системами и зависит от погодных условий в период развития и распространения инфекции.

Самая большая признаковая коллекция создана по льну – около 100 линий. Они различаются по продолжительности фаз вегетационного периода, высоте растений, содержанию и качеству волокна, а также ряду других количественных признаков. С 1980-х годов проводится анализ наследования скороспелости, высоты растений и количества листьев на технической части стебля с использованием биометрических методов К. Мазера и Дж. Джинкса (1985), а также менделевских методов, адаптированных к количественным признакам А. Ф. Мережко (2005). Такие работы позволяют эффективно подбирать исходный материал для селекции на скороспелость и продуктивность льна-долгунца (Брач, 2005, 2007, 2011).

Изучение наследования продолжительности фазы всходы – цветение первого цветка у льна показало его полигенный характер и сильное влияние окружающей среды на проявление

ние генотипов. Это воздействие заключается как в изменении степени доминирования, так и прекращении экспрессии отдельных генов. В то же время в отдельных случаях удается идентифицировать некоторые главные гены, определяющие признак. Кроме того, были выделены линии с большим количеством доминантных генов, контролирующих время цветения (раноцветущие гк-15 и гк-79, среднецветущая гк-2). Так как доминантными могут быть гены как раннего, так и позднего цветения, их присутствие в одном генотипе еще более осложняет генетический анализ. «Физиологический» показатель скороспелости – количество листьев на стебле – в целом у льна контролируется полигенно, а проявление генов сильно зависит от условий выращивания. Сравнение характера наследования этого признака и времени цветения указывает на то, что они имеют явные черты сходства, но не идентичны полностью. Большое количество доминантных генов, ответственных за число листьев, имела среднеоблиственная линия гк-79.

Линии нашей коллекции слабее различаются по продолжительности фазы цветение – созревание, чем по периоду всходы – цветение, причем степень их различий зависит от погоды. Наследование продолжительности созревания, как и первой фазы развития, полигено и тоже подвержено влиянию условий выращивания, меняющих тип наследования. Однако иногда удается идентифицировать гены, определяющие признак. Важным фактом является то, что характер наследования двух основных периодов развития различается. Значит – они контролируются разными генетическими системами. Это подтверждается и различиями в ранжировании линий по количеству доминантных генов, определяющих период налива семян. Большое количество таких генов срока спелости имели быстро созревающая линия гк-2 и линии среднего срока созревания гк-22 и гк-79.

Признак высота растений у льна также является полигенным и в сильной степени подвержен влиянию окружающей среды. Условия выращивания могут нивелировать различия между генотипами и изменять характер выявляемого наследования признака. Но распределение линий по количеству доминантных генов, ответственных за высоту стебля, остается неизменным. Большое их количество несут низкорослая гк-103, средняя гк-2 и высокая гк-143. Сравнивая результаты генетического анализа основных фаз вегетационного периода и высоты растений, можно с уверенностью заключить, что они определяются различными генетическими системами. Таким образом, создание скороспелых высокопродуктивных сортов возможно путем объединения в одном генотипе коротких фаз вегетативного и генеративного развития, а также увеличенной высоты растений. Подтверждением данного тезиса явилось создание трех высокорослых доноров скороспелости: ВИР 101, 102 и 103 (гк-258, 259 и 260 соответственно). Они выведены методом индивидуального отбора из гибридных популяций, полученных от скрещивания линий с короткими фазами вегетационного периода и имевших доминантные гены, контролирующие их. Созданные доноры отличались скороспелостью и высотой растений. Кроме того, они имеют высокие показатели выхода и качества волокна.

К признаковым коллекциям относится и коллекция из 17 линий хлопчатника 9 – 10 поколений инцухта с разным качеством волокна, оцененным в лаборатории «Материаловедения» ФГУП ЦНИХБИ (г. Москва) по международной методике на приборе HVI (2005 – 2007 гг.). Качество волокна включает в себя сразу несколько параметров, основные из которых – верхняя средняя длина (средняя длина наиболее длинных волокон); однородность, удельная разрывная нагрузка, удлинение при разрыве и микронейр (тонина и зрелость). Изучали в основном наследование модальной длины волокна, которую можно измерить вручную. Исследования показали, что оно полигенно и может быть как доминантным, так и рецессивным в различных гибридных комбинациях. Количество генов, контролирующих признак, доходит до 15 (Симонгулян, 1991). Изучение классическими методами наследования большинства параметров качества волокна, оцениваемых только на приборе, представляется невозможным, так как для этого необходимо не менее 10 гр волокна, что очень сложно получить с одного гибридного растения. Мы не делим наши линии на группы по отдельным параметрам, а рассматриваем их как одну коллекцию, так как эти параметры в различной степени коррелируют друг с другом (Подольная и др., 2006).

Все наши линии имеют одинаковое происхождение. Из гибридной комбинации к-7858 Узбекистан × к-4379 Россия в F₂ были отобраны лучшие растения по комплексу признаков, в том числе по длине волокна и раннеспелости. В седьмом поколении линии уже были выровнены как по морфологии, так и по качеству волокна и достоверно различались по всем параметрам, что доказано двухфакторным дисперсионным анализом. Коллекция состоит из линий как с очень хорошим качеством волокна, так и со средним. Показатели качества колебались по годам, но разница между линиями сохранялась. Линии внесены в основной каталог. К лучшим относятся линии Л 97-13 (к-8049) и Л 97-14 (к-8050), по своим характеристикам сравнимые с волокном тонковолокнистого хлопчатника.

Линии с установленными менделевскими генами, контролирующими признаки

В генетическую коллекцию второго уровня изученности вошли линии подсолнечника 5 – 27 поколения инцухта со всевозможными мутациями всех морфологических признаков. В результате проведенного нами генетического анализа определено 33 гена (табл. 2), установлен генетический контроль 16 морфологических признаков в 18 линиях коллекции подсолнечника (Гаврилова и др., 2003; Гаврилова и др., 2005).

Таблица 2. Линии генетической коллекции подсолнечника с генами, идентифицированными при помощи классического генетического анализа

№ п/п	Линия	№ каталога ВИР	Генотип
1	ВИР 434	3515	<i>dw1 dw 2 ЦМС PET1 HelC</i>
2	ВИР 319	–	<i>sht1 sht2 sht3</i>
3	ВИР 328	3475	<i>sht1 sht2 sht3</i>
4	ВИР 253	3315	<i>sd1 sd2 sd3</i>
5	ВИР 501	3508	<i>sd1 sd2 sd3 Wr1 Wr2 Gr3</i>
6	ВИР 648	3420	<i>sd1 sd2 sd3 Gr1 Gr2 as1 as2</i>
7	ВИР 340	3513	<i>gr1 gr2 gr3 a1 a2 p Vs HelC</i>
8	ВИР 130	2530	<i>P Br4Br5Br6 f1 f2 f3 vs HelB</i>
9	ВИР 448	3487	<i>A1 A2 ll pl</i>
10	ВИР 536	–	<i>bl</i>
11	ВИР 546	–	<i>a1 a2 LL LaLa</i>
12	ВИР 729	3509	<i>Rfr1 Rfr2 Rfr3</i>
13	ВИР 160	3220	<i>Rf1 Rf2 Rf3</i>
14	ВИР 104	2504	<i>HelC</i>
15	СМ 144	2299	<i>HelC</i>
16	ВИР 131	2536	<i>HelA</i>
17	ВИР 302	–	<i>HelA</i>
18	ВИР 708	3494	<i>Er</i>

В практическом отношении морфологические признаки с известным генетическим контролем: темно-зеленая (*Gr*) и салатная окраска (*gr*) листа, белая окраска семени, изрезанность края и усиленное жилкование (*vs*) листовой пластинки, ее бугорчатость и асимметричность (*As*), эректоидная форма черешка (*Er*), антоциановая окраска (*A*), лимонная (*l*) и оранжевая (*la*) окраска ложноязычковых цветков – используются в качестве маркеров в гетерозисной селекции и при контроле за чистотой линий в процессе их поддержания и семеноводческого размножения для идентификации линий и гибридов. Промышленные гибриды подсолнечника обладают гетерозисным эффектом, который проявляется не только по урожаю семян, но и по высоте растения. Для получения гибридов с оптимальной высотой растения

(150–180 см) можно использовать короткостебельные линии. У 6 короткостебельных линий коллекции ВИР идентифицированы 3 генетические системы: с рецессивным (*sht1 sht2 sht3*) у ВИР 319 и ВИР 328 и промежуточным характером наследования (*sd1 sd2 sd3*) у ВИР 648, ВИР 501. Укорочение побега в 3 раза и более по сравнению со стандартным сортом Передовик происходит за счет значительного уменьшения размера междоузлий. При этом число листьев может быть сокращено до 15–17 (у сорта Передовик – 35–37) или увеличено до 43, как у линии ВИР 434 (Гаврилова и др., 1999). Карликовость линии ВИР 434 определяется генами *dw1 dw 2*, которые контролируют, по-видимому, уменьшение размеров клеток паренхимы (Яковлева, 2006).

Генетическая коллекция по морфологическим признакам льна начала создаваться с середины 1980-х годов, и на данный момент в ней содержится около 230 линий шестого поколения инбридинга с контрастными морфологическими признаками. Генетический контроль определен у 100 линий. Шестнадцать линий с известными генами получены из других коллекций (Нидерланды; ИНРА, Франция; УкрНИИМК, Украина; Агритек, Чехия). Некоторые линии восстановлены из образцов, имевших, по литературным данным, идентифицированные гены определенных признаков. У них подтверждено наличие мутантных генов. Для облегчения дальнейшего генетического анализа некоторые линии (33) целенаправленно были созданы нами из гибридов и гомозиготны по мутантным аллелям нескольких генов.

У льна в результате классического генетического анализа нами изучено наследование 30 генов (табл. 3). Четыре из них (*s1*, *sfbs1*, *pbc1*, *pbc3*) влияют на окраску гипокотыля, контролируют белую или светло-голубую окраску и деформацию венчика, желтые или светло-оранжевые пыльники, ген *s1* также обуславливает желтые (*s1*) или зеленые (*s1-2*) семена. Пять генов (*wf1*, *dlb1*, *dlb3*, *dlb4* и *f*^c) отвечают за светло-голубую окраску цветка, последний – с плейотропным действием на цвет гипокотыля 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 *uspf1* обуславливает 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 *used2* – желтый, а *rs1* – светло-желто-коричневый. Ген *CSB1* обуславливает образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Ген *sgh1* определяет зеленую окраску гипокотыля. Ген *FP1* контролирует продольную складчатость лепестков. Ген *waf1* определяет белые тычиночные нити и ослабление окраски жилок лепестков и столбиков. Ген *ugp1* обуславливает желто-зеленую окраску растущего растения. Гены *zeb1* и *zeb2* контролируют повышенную светочувствительность, карликовость, чередование продольных белых и зеленых полос у листьев, мелкие, ярко-фиолетовые, деформированные цветки.

Проведены тесты на аллелизм между генами линий нашей коллекции и генами линий из других коллекций, имеющие сходные фенотипы. Доказана аллельность следующих генов с генами из генколлекции Т. Таммес (Голландия) – *s1* и *b1*, *dlb3* и *e* = *dlb3-e*; Ф. Плонка (Франция) – *s1* и *p*^{bl}, *wf1* и *n*^c, *pf1* и *a*^d = *pf1-ad*, *RPF1* и *L*^r, *sfc3-2* и *n*^f = *sfc3*; В. Ляха (Украина) – *sfbs1* и *б/н*, *wf1* и *x*, *ora2* и *б/н*, *pf1-ad* и *б/н*, *RPF1* и *б/н*, *sfc1* и *б/н*; Ж. Ровланда (Канада) – *YSED1* и *YSED18*.

В коллекции льна также имеются формы, полученные в Чехии в результате EMS мутагенеза с волнистым стеблем, который контролируется геном *cs* с неполным доминированием (Tejklova, 2002). Это гк-396 и другие линии.

У рапса коллекция включает полученные из Института рапса линии *CrCl*, *LyCl*, *DyCl* с кремовой, светло-желтой и темно-желтой окраской лепестков соответственно, *AntSt* с антоциановой окраской стебля, *FasSt* с фасцированным стеблем, *LgPod* с длинным стручком и низкорослые линии *ShSt-1* и *ShSt-2* (Жидкова, 2008).

Таблица 3. Инбредные линии льна с генами, идентифицированными при помощи классического генетического анализа

Линия	Родословная	Гены
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermiloid, Чехословакия)	<i>sl</i>
гк-137	л-1 из к-6645 (Modzuron, Чехословакия)	<i>sl-2</i>
гк-132	л-1 из к-6608 (Currong, Австралия)	<i>sfbs1</i>
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale blue crimped, США)	<i>pbc1</i>
гк-288	л-5 из к-4717 (Жасмин, Узбекистан)	<i>pbc1-2</i>
гк-53	л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж, Белоруссия)	<i>pbc3</i>
гк-124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Северная Ирландия)	<i>f^c, dlb4</i>
гк-109	л-3-2 из к-6099 (Makovi M. A. G., Аргентина)	<i>wfl</i>
гк-145	л-2 из к-6936 (Hera, Нидерланды, из INRA, Франция)	<i>n^c</i>
гк-1	л-1 из к-30 (сел. Альтгаузена, Россия)	<i>dlb1, ora2</i>
гк-32	л-2-1 из к-716 (Россия, Псковский кряж)	<i>dlb3</i>
гк-172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехословакия)	<i>dlb3-2, FP1</i>
гк-95	л-3-1 из к-5642 (<i>var. floribibis roseces</i> , неизвестно)	<i>dlb3-3</i>
гк-199	л-3 из к-6855 (Tammes E, Нидерланды)	<i>dlb3-e</i>
гк-141	л-1 из к-6815 (К-6, Россия)	<i>pfl</i>
гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)	<i>pfl-a^d, RPF1, yspfl</i>
гк-65	л-3 из к-3178 (Россия, Местный, Тверская губ.)	<i>ora1</i>
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L. Dominion, Северная Ирландия)	<i>sfc1, rs1, SPS1</i>
гк-100	л-1-2-1-2 из к-5821 (Kamobat 5, Венгрия)	<i>sfc2, svfl</i>
гк-123	л-1 из к-6273 (L. Duke, Северная Ирландия)	<i>sfc3,</i>
гк-174	л-1 из и-549589 (Швеция)	<i>sfc5</i>
гк-173	л-1 из и-548145 (48254, Ottawa 2152, Германия)	<i>sfc3-2, sgh1, ysed2, CSB1</i>
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	<i>CSB1, YSED1</i>
гк-54	л-5 из к-1507 (Россия, Местный, Вятская губ.)	<i>waf1</i>
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, Литва)	<i>ygp1, dlb3</i>
гк-281	л-1-8 из к-48 (сел. Альтгаузена, Россия)	<i>zeb, zeb2</i>

Особую ценность представляют линии с генами, контролирующими устойчивость к болезням. Создание таких линий возможно только в случае взаимодействия хозяина (растения) и паразита (грибной инфекции) по типу «ген на ген» по Г. Г. Флору (1962). Идентификация генов в наших линиях проведена при заражении растений определенными расами грибов в лабораторных (для ложной мучнистой росы подсолнечника) или в условиях фитотрона (ржавчины льна). Присутствие генов устойчивости пока не подтверждено с помощью молекулярных маркеров.

Для идентификации линий подсолнечника коллекции ВИР на устойчивость к новым расам ложной мучнистой росы были отобраны генотипы, не поражающиеся этим патогеном в полевых условиях по результатам нескольких лет наблюдений. Тестирование проводили в лаборатории иммунитета Всероссийского института масличных культур им. В.С. Пустовойта к расам 330, 710 и 730, получившим распространение в Краснодарском крае и Ростовской области в последние годы (Антонова и др., 2011). Выявлены 43 линии, устойчивые к расе 330, 13 линий, устойчивых одновременно к двум расам, и 12 линий, устойчивых к трем расам ложной мучнистой росы. Линия ВИР 249, кроме устойчивости к трем расам ложной мучнистой росы и фомопсису, восстанавливает фертильность пыльцы ЦМС РЕТ1. Указанные свойства позволяют рекомендовать эту линию в качестве отцовской для получения промышленного гибрида подсолнечника.

Генетическая коллекция льна по устойчивости к ржавчине создается на жестком инфекционном фоне с начала 70-х годов прошлого века. В ее основе лежат 15 линий-дифференциаторов разных рас патогена, полученных как из коллекции Г. Флора (США), так

и восстановленных из исходных образцов. Некоторые линии-дифференциаторы имеют дополнительный эффективный ген *Q*, идентифицированный нами впервые. Еще 27 линий выделены из образцов льна-долгунца, устойчивых к популяциям ржавчины, из различных регионов России. Каждая линия защищена одним – тремя *R*-генами, оригинальность которых доказана фитопатологическим тестом либо тестом на аллелизм (Кутузова, 1994).

На основе ржавчиноустойчивых линий созданы 19 доноров устойчивости к ржавчине. Они получены с помощью серии насыщающих скрещиваний с использованием линий, имеющих высокоэффективные *R*-гены. Из них 11 доноров, для которых рекуррентным родителем служил сорт Оршанский 2, обладают оригинальными *R*-генами, эффективными против всех современных рас гриба и полигенной устойчивостью сорта Оршанский 2, успешно переданной с помощью трех беккроссов. Эти доноры характеризуются высоким качеством волокна, хорошей семенной продуктивностью, устойчивостью к полеганию, некоторые относительно устойчивы к фузариозному увяданию (Кутузова, 2005). Другие 8 доноров созданы на основе сорта Призыв 81, характеризуются раннеспелостью, хорошим качеством, высоким содержанием и продуктивностью волокна. Эти доноры могут иметь те же или другие *R*-гены. Так, было установлено, что ВИР 15 и ВИР 13, созданные на основе общей родительской линии, имеющей два *R*-гена, защищены разными генами устойчивости. Доноры ВИР 16 и ВИР 14 также имеют разные *R*-гены. В нашей коллекции также содержатся 8 доноров устойчивости к фузариозу и ржавчине с идентифицированными генами, полученных из ВНИИ льна.

В коллекции рапса имеются 7 линий FR, устойчивых к фузариозному увяданию, и 4 линии FS, чувствительные к этой болезни, которые были созданы в Институте рапса.

Линии, выровненные по определенным биохимическим признакам, нерасщепляющиеся в ряду поколений

Белковая фракция семени подсолнечника включает два главных компонента – солерастворимый белок 11S глобулин (гелиантинин) и водорастворимые 2S альбумины, различающиеся по молекулярной массе, составу аминокислот и физико-химическим свойствам. Большинство линий генетической коллекции подсолнечника маркированы с использованием спектров запасного белка 11S (Anisimova et al., 1991; Анащенко и др., 1992; Анисимова и др., 2004). Для 7 линий детально (с использованием комплекса биохимических методов) изучен полиморфизм 2S альбуминов семян (Anisimova et al. 1995), у 100 – полиморфизм главных, богатых метионином компонентов альбуминовой фракции – белков SFA7 и SFA8 (Anisimova et al., 2003), а у 70 линий изучен полиморфизм ингибиторов протеолитических ферментов (Konarev et al., 2000).

Результаты анализа расщепления в популяциях F_2 и F_a от скрещиваний инбредных линий, различавшихся по составу полипептидов гелиантинина, свидетельствуют о том, что наблюдаемый полиморфизм обусловлен аллельной изменчивостью как минимум в трех менделевских локусах – *HelA*, *HelB* и *HelC* (см. табл. 2). В каждом из локусов путем гибридологического анализа идентифицированы полиморфные аллели (табл. 4). В дигибридных скрещиваниях показано, что локус *HelA* наследуется независимо от локусов *HelB* и *HelC*, тогда как локусы *HelB* и *HelC* обнаружили сцепление: в F_2 двух различных комбинаций скрещиваний значение частоты рекомбинации не превысило 24%, а в анализирующем скрещивании (ВИР 130 × ВИР 104) × ВИР 130) эта величина составила 19%, что свидетельствовало о локализации обоих генов в одной группе сцепления. Во многих случаях наличие тех или иных аллелей было связано с происхождением линий (см. табл. 2).

У пяти линий (ВИР 130, ВИР 365, ВИР 666, ВИР 676, ВИР 262) выявлен электрофоретический вариант SFA8, отличавшийся от варианта, присутствовавшего у всех других линий, подвижностью в полиакриламидном геле (SDS-трис-трициновая система, pH 8,8) и изоэлектрической точкой. (Anisimova et al. 2003). В F_1 от скрещивания линий ВИР130 и ВИР 104, характеризовавшихся различными вариантами SFA8, наблюдали кодоминантное наследова-

ние, а характер расщепления в F₂ свидетельствовал о том, что нормальный и вариантный белки SFA8 кодируются аллелями одного локуса (см. табл. 4).

Таблица 4. Характеристика полиморфизма запасных белков у линий генетической коллекции подсолнечника (Гаврилова и др., 2003)

Линия	Наличие полиморфных вариантов запасных белков*								
	9	11	12	29	30	33	34	SEA8 _n	SFA8 _v
ВИР 104	+	–	–	–	+	+	–	+	–
ВИР 122	–	–	+	–	+	+	–	+	–
ВИР 130	–	–	+	+	–	+	–	–	+
ВИР 131	–	–	+	–	+	–	+	+	–
ВИР 302	–	–	+	–	+	–	+	+	–
ВИР 369	–	–	+	–	+	+	–	+	–
СМ44	–	+	–	–	+	+	–	+	–
и-469802	–	–	–	–	+	+	–	+	–

* + наличие полипептида
– отсутствие полипептида

Установлена причина мутации, приводящей к появлению вариантного белка SFA8. Для выяснения связи между полиморфизмом белка SFA8 и кодирующей ДНК изучили полиморфизм фрагментов, амплифицированных на геномной ДНК с использованием праймеров, комплементарных концевым последовательностям кДНК SFA8. Амплифицированные фрагменты были клонированы и секвенированы. Результаты сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей 7 различных линий свидетельствуют о том, что белок SFA8 кодируется небольшой мультигенной семьей. Впервые показано, что ген SFA8 имеет полиморфный интрон протяженностью 250–300 н. У линий ВИР 130 и ВИР 365, характеризующихся наличием вариантного SFA8, в смысловой части гена, в районе, пограничном между двумя предполагаемыми субъединицами, обнаружена замена триплета АГЦ на АГГ, приводящая к замене серина на аргинин. Подобная замена изменяет конформацию белковой молекулы, значение изоэлектрической точки и, следовательно, подвижность в полиакриламидном геле (Анисимова и др., 2010).

В семенах подсолнечника обнаружены два типа ингибиторов: ингибиторы трипсина (Т) и бифункциональные ингибиторы трипсина/субтилизина (Т/Sl) (Konarev et al., 2000). Спектры ингибиторов оказались полиморфными у различных инбредных линий. В F₂ от скрещивания линий ВИР 670 и ВИР 648, различавшихся по наличию или отсутствию трех различных вариантов (а, b и с) ингибитора трипсина-субтилизина (по данным изоэлектрофокусирования), было проанализировано расщепление по кодирующему их локусу – *T/Sl_a*, *T/Sl_b* и *T/Sl_c*. Результаты гибридологического анализа свидетельствовали о том, что все три локуса локализованы в одной группе сцепления. Расстояние между локусами *T/Sl_a* и *T/Sl_b* составило 32 % (в единицах рекомбинации), а между локусами *T/Sl_b* и *T/Sl_c* – 23 %.

Генетическая коллекция по биохимическим признакам у рапса представлена линиями с разным уровнем содержания эруковой кислоты в масле (безэруковые, низкоэруковые – 5–7%, среднеэруковые – 25–30%, высокоэруковые – 45–50%). Результаты изучения наследования этого признака подтверждают теорию R. K. Downey (1964) о том, что содержание эруковой кислоты у рапса контролируется двумя генами с пятью аллелями (Анащенко и др., 1989). В коллекции хранятся также высоколинолевая линия Hlinl-1 и две высокоолеиновые линии Ноеi-1, -2, полученные из Института рапса (Жидкова, 2008).

Линии, гомозиготные по фенотипическому проявлению определенных признаков, маркированные на молекулярном уровне

Отличительная черта масла льна – высокое содержание линоленовой кислоты. В состав льняного масла входят следующие жирные кислоты: пальмитиновая (5–7%), стеариновая (3–4%), олеиновая (16–20%), линолевая (14–17%) и линоленовая (50–60%). Основной компонент масла – линоленовая кислота – является наиболее непредельной, что определяет ее высокую биологическую активность и способность к быстрому высыханию. Последнее делает льняное масло практически незаменимым в производстве красок и других антикоррозионных покрытий, а также высококачественного линолеума. Однако высокое содержание в масле линоленовой кислоты приводит к его быстрому окислению и прогорканию, что ограничивает сроки его пищевого использования до трех месяцев и таким образом снижает коммерческую ценность в условиях промышленного производства. Эта проблема решается за счет уменьшения доли линоленовой кислоты в масле. Получены мутанты льна, у которых содержание линоленовой кислоты в масле не превышает 2%. Первые низколиноленовые сорта (solin) *Linola*TM появились только в конце 70-х годов прошлого века в Канаде (Green, 1986). Сорт гомозиготен по комплементарным генам *ln1* и *ln2*. Затем были созданы другие низколиноленовые сорта как потомки сорта *Linola*, так и полученные независимо от него.

В начале XXI века гены низколиноленовости были секвенированы (*LuFAD3A*, *LuFAD3B*). Они имеют высокую степень гомологии (>95%) и кодируют фермент десатуразу, образующую третью двойную связь у линолевой кислоты. Дикий тип обоих генов имеет длину 1475 п. н. Мутантные гены имеют нонсенс-мутации, *LuFAD3A* – в конце гена (в пятом из шести экзонов, 874 п. н.), а *LuFAD3B* – в начале (в первом экзоне, 162 п. н.). *LuFAD3B* определяет большую степень низколиноленовости, чем *LuFAD3A* (Vrinten et al., 2005). В генетической коллекции ВИР есть линии из сортов с низким содержанием линоленовой кислоты (*Linola* из Канады (гк-390, 393 и др.), *Eyre* (гк-391 и др.) и *Walaga* (гк-396) из Австралии). С помощью CAPS (cleaved amplified polymorphic sequences) маркеров, используя опубликованные ранее праймеры, рестриктазы и протокол эксперимента (Vrinten et al., 2005), нами изучен полиморфизм последовательности гена *LuFAD3B* имеющихся у нас 15 линий. CAPS-маркеры для гена были сконструированы таким образом, что в результате рестрикции у высоколиноленовых форм на электрофореze фиксируются два фрагмента ДНК, так как именно аллель дикого типа имеет сайт рестрикции, а у низколиноленовых из-за отсутствия сайта рестрикции ПЦР-фрагмент не разрезается (Vrinten et al., 2005). Для 15 линий (5 низколиноленовых и 10 высоколиноленовых) нами были получены продукты амплификации и рестрикции гена *LuFAD3B* эндонуклеазой *BsaI*. Также в результате рестрикции зарегистрированы два фрагмента, при этом у 3 из 5 низколиноленовых линий один из них был на 40 п. н. длиннее, чем у «дикого типа» (табл. 3). Таким образом, показано, что низколиноленовые линии несут другой, возможно, новый аллель гена *LuFAD3B*, неидентичный аллелю, описанному для линии solin 593-708, известному по литературе (Vrinten et al., 2005).

Четвертый уровень изученности генетической коллекции подсолнечника представлен линиями с цитоплазматической мужской стерильностью и генами восстановления фертильности пыльцы. С помощью молекулярных маркеров *atr9* и *orfH522*, специфичных для ассоциированных с ЦМС РЕТ1 митохондриальных генов, показано различие линий с фертильной и стерильной цитоплазмой, а также отличие линий с цитоплазматической мужской стерильностью типа РЕТ1 (например, ВИР 109, ВИР 114, ВИР 116, ВИР 151 и др.) от других типов ЦМС (Анисимова и др., 2011). Установлено, что многие линии-восстановители фертильности пыльцы, носители генов *Rf*, имеют стерильную цитоплазму (ВИР 364, ВИР 365 и др.), поскольку созданы путем самоопыления промышленных гибридов (табл. 5.). Наличие стерильной цитоплазмы позволяет контролировать присутствие генов *Rf* при воспроизводстве линии без проведения дополнительных скрещиваний и грунт-контроля. Линии-восстановители фертильности пыльцы, полученные на основе автофертильных линий (ВИР 740 и др.) путем тестирования генов *Rf* в парных скрещиваниях, имеют фертильную цитоплазму (Анисимова и др., 2011).

Большинство линий, восстанавливающих фертильность пыльцы ЦМС-форм, имеют молекулярные маркеры гена *Rf1*. Отсутствие маркера и соответствия полевого эксперимента с данными молекулярно-генетического анализа дает возможность предполагать наличие в генотипах линий ВИР 364, ВИР 365 другого гена, контролирующего восстановление фертильности пыльцы.

Таблица. 5. Линии подсолнечника, идентифицированные при помощи ДНК-маркеров (Анисимова и др., 2011)

№ п/п	Линии	№ по каталогу ВИР	Фенотип	Маркеры гена <i>Rf 1</i>		Маркеры цитоплазмы	
				HRG01_454	HRG02_740	цитоплазмон	гаплотип мтДНК
1	ВИР 101 РЕТ1	3444	Стер.	–	–	РЕТ1	Нет данных
2	ВИР 109 РЕТ1	2509	Стер.	–	–	РЕТ1	»
3	ВИР 109 RIG			–	–	X	»
4	ВИР 114 РЕТ1	3452	Стер.	–	–	РЕТ1	»
5	ВИР 116 РЕТ1	3454	Стер.	–	–	РЕТ1	»
6	ВИР 151 РЕТ1	3462	Стер.	–	–	РЕТ1	»
7	ВИР 151 RIG			–	–	X	»
8	ВИР 196	3286	Rf	+	+	РЕТ1	2
9	ВИР 249	3469	Rf	+	+	РЕТ1	2
10	ВИР 364	3480	Rf	–	–	РЕТ1	2
11	ВИР 365	3326	Rf	–	–	РЕТ1	2
12	ВИР 394	3481	Rf	+	+	РЕТ1	2
13	ВИР 558	3504	Rf	+	+	РЕТ1	2
14	ВИР 581	3381	Rf	+	+	РЕТ1	2
15	ВИР 637	3490	Rf	+	+	РЕТ1	2
16	ВИР 700	3507	Rf	+	+	РЕТ1	2
17	ВИР 740	3528	Rf	+	+	X или N	1

Заключение

Идеальной целью этой работы является создание генетической коллекции масличных и прядильных культур, в которой бы присутствовали линии с идентифицированными генами, контролирующими все известные наследственные изменения фенотипа изучаемых нами культур. Такую коллекцию можно было бы использовать в качестве эталонной при идентификации вновь выявляемых генов. Считаем особенно ценным то, что наша генетическая коллекция поддерживается в живом состоянии и может в любой момент быть востребованной для картирования генов и создания генетических карт, для постановки точных экспериментов с целью дальнейшего изучения теоретических генетических аспектов, а также для маркирования сортов и селекционных линий и облегчения их поддержания и контроля за гибридизацией.

Список литературы

- Анащенко А. В., Гаврилова В. А., Анисимова И. Н., Рожкова В. Т., Смирнова Н. Г. Самоопыленные маркированные линии подсолнечника. Каталог мировой коллекции ВИР. 1992. 26 с.
- Анащенко А. В., Горелова С. В. Наследование содержания эруковой кислоты у ярового рапса // Растениеводство, селекция и генетика техн. культ.: сб. науч. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1989. Т. 125. С. 92–98.
- 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_p // Генетика. 1985. Т. 21. № 12. С. 1999–2004.
- Анащенко А. В., Дука М. В. Изучение генетической системы ЦМС - Rf у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщение III. Восстановление мужской фертильности у гибридов на основе ЦМС₁ // Генетика. 1985. Т. 21. № 12. С. 2005–2010.

- Анисимова И. Н., Алпатъева Н. В., Гаврилова В. А. Генотипическая изменчивость уникального богатого метионином белка SFA8 подсолнечника // Генетика и биотехнология на рубеже тысячелетий. Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 45-летию основания Института генетики и цитологии Нац. акад. наук Беларуси, 25-29 октября 2010 г. Минск, 2010. С. 6.
- Анисимова И.Н., Гаврилова В.А., Алпатъева Н.В., Пинаев А.Г., Тимофеева Г.И., Рожкова В.Т., Дука М.А. Молекулярно-генетическое разнообразие источников цитоплазматической мужской стерильности и восстановления фертильности в коллекции подсолнечника.//Труды по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 167. С.133–144
- Анисимова И. Н., Гаврилова В. А., Лоскутов А. В. и др. Полиморфизм и наследование запасного белка семян у подсолнечника // Генетика. 2004. Т. 44. № 9. С. 995–1002.
- Антонова Т. С. Особенности оценки и отбора селекционного материала на устойчивость к основным патогенам в зависимости от защитных реакций подсолнечника. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Краснодар, 1999. 51 с.
- Антонова Т. С., Ивевбор М. В., Рожкова В. Т., Арасланова Н. П., Гаврилова В. А. Результаты оценки образцов подсолнечника коллекции ВИР на устойчивость к расам возбудителя ложной мучнистой росы, распространенным в Краснодарском крае // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 167. С. 90–95.
- Антропов В. И., Антропова В. Ф. Рожь СССР и сопредельных стран // 36-е Прил. к Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1929. 365 с.
- Брач Н. Б. Внутривидовое разнообразие льна (*Linum usitatissimum* L.) и его использование в генетических исследованиях и селекции. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2007. 38 с.
- Брач Н. Б. Развитие методов изучения наследования количественных признаков // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб, 2011. Т. 167. С. 23–35.
- 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.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. М.-Л.: Сельхозгиздат, 1931. 32 с.
- Гаврилова В. А., Анисимова И. Н. Генетика культурных растений: Подсолнечник. СПб.: ВИР, 2003. 197 с.
- Гаврилова В. А., Есаев А. Л., Рожкова В. Т. Короткостебельные линии коллекции ВИР // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1999. Т. 156. С. 14–25.
- Гаврилова В. А., Рожкова В. Т., Есаев А. Л. Генетические коллекции важнейших сельскохозяйственных культур. Подсолнечник // Идент. генофонд раст. и сел. СПб.: ВИР, 2005. С. 873–880.
- Генетика культурных растений. Зерновые культуры / под ред. Кобылянского В. Д., Фадеевой Т. С. Л.: Агропромиздат, 1986. 264 с.
- Жидкова Е. Н. Отдаленная гибридизация в селекции рапса (*Brassica napus* L.). Липецк, 2008. 163 с.
- Коваль С. Ф. Некоторые проблемы генетических коллекций растений // Генетические коллекции растений. Новосибирск, 1993. Вып. 1. С. 6–38.
- Кутузова С. Н. Генетические основы длительной устойчивости сортов льна к ржавчине // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1363–1373.
- Кутузова С. Н. Доноры устойчивости льна-долгунца к ржавчине. Идент. генофонд раст. и сел. СПб., 2005. С. 389–405.
- Кутузова С. Н., Куликова А. Е. Идентификация генов устойчивости у сортов международного набора дифференциаторов *Melampsora lini* (Pers.) Lev. // Растениеводство, селекция и генетика техн. культур: Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1989. Т. 125. С. 65–69.
- Лях В. А., Мищенко Л. Ю., Полякова И. А. Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. Запорожье, 2003. 60 с.
- Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
- Мережко А. Ф. Проблема доноров в селекции растений СПб.: ВИР, 1994. 128 с.
- Мережко А. Ф. Использование менделевских принципов в компьютерном анализе наследования количественных признаков // Экол. генетика культ. раст.: Матер. школы молодых ученых 20–25 июня 2005 г. Краснодар, 2005. С. 107–117.
- Митрофанова О. П. Единая генетическая коллекция *Triticum aestivum* (принципы создания) // Ген. коллекции раст. Новосибирск, 1993. Вып. 1. С. 39–51.
- Митрофанова О. П. Создание генетической коллекции мягкой пшеницы в России – основа дальнейшего развития частной генетики и селекции // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1306–1316.
- Мищенко Л. Ю., Лях В. А. Наследование белой окраски лепестков венчика у некоторых линий льна масличного // Запорожжя: Науково-технічний бюллетень Інституту олійних культур УААН. 2000. Вип. 5. С. 13–17.
- Плачек Е. М. Селекция подсолнечника // Селекция и семеноводство. 1936. № 8. С. 12–22.

- Подольная Л. П., Платонова О. П., Асфандиярова М. Ш., Туз Р. К., Маслова Н. А. Оценка качества волокна хлопчатника по международной системе HVI // Сб. тр. Прикаспийского НИИ аридного земледелия. 2006. Т. 4. С. 45–58.
- Пороховинова Е. А. Генетический контроль морфологических признаков льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 167. С. 159–183.
- Потокина Е. К., Чесноков Ю. В. Современные методы геномного анализа в исследованиях генетики количественных признаков у растений // С.-х. биол. 2006. No. 3. С. 3–18.
- Потокина Е. К., Друка А., Luo Z., Waugh R., Kearsey M. J. Транскриптомный анализ ячменя (*Hordeum vulgare* L.) с использованием микрочипа *Affymetrix Barley1 GeneChip* // Генетика. 2009. Т. 45. С. 1493–1505.
- Рожкова В. Т., Анащенко А. В. Создание самоопыленных линий и гетерозисных гибридов подсолнечника на материале мировой коллекции // Бюл. Всес. ин-та растениеводства. 1977. № 69. С. 53–55.
- Симонгулян Н. Г. Генетика количественных признаков хлопчатника. Ташкент: ФАН, 1991. 124 с.
- Смирнов В. Г. Значение генетических коллекций для фундаментальных исследований и генетических программ/Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб, 2005. С.783–806.
- Флор Г. Г. Генетическое регулирование взаимодействий хозяина и паразита при болезнях, вызываемых ржавчинными грибами // Проблемы и достижения фитопатологии. М., 1962. С. 149–159.
- Яковлева Е. А. Морфолого-анатомические особенности побега у короткостебельных форм подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ВИР, 2006. 19 с.
- Anisimova I. N., Fido R. J., Tatham A. S., Shewry P. R. Genotypic variation and polymorphism of 2S albumins of sunflower // *Euphytica*. 1995. V. 83. No. 1. P. 15–23.
- Anisimova I. N., Gavriljuk I. P., Konarev V. G. Identification of sunflower lines and varieties by helianthinin electrophoresis // *Plant Varieties and Seeds*. 1991. No. 4. P. 133–141.
- Anisimova I. N., Konarev A. V., Gavrilova V. A., Rozhkova V. T., Fido R. J., Tatham A. S., Shewry P. R. Polymorphism and inheritance of methionine-rich 2S albumins in sunflower // *Euphytica*. 2003. V. 129. No. 1. P. 99–107.
- Downey R. K., Craig B. M. Genetic control of fatty acid biosynthesis in rapeseed (*B. napus*) // *J. Am. Oil Chem. Soc.* 1964. V. 41. No. 7. P. 475–478.
- Endrizzi J. E., Turcotte E. L., Kohel R. J. Qualitative Genetics, Cytology and Cytogenetics. // In: Cotton / Editors R.J. Kohel and C.F. Lewis. Madison, Wisconsin, USA, 1984. P. 82–139.
- Green A. G. Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax (*Linum usitatissimum*) seed oil // *Theor. and Appl. Gen.* 1986. V. 72. No 5. P. 654–661.
- Horn R., Kusterer B., Lazarescu E. et al. Molecular mapping of the *Rf1* gene restoring fertility in PET1-based F₁ hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Theor. Appl. Gen.* 2003. V. 106. P. 599–606.
- Kohel R. J. Genetic analysis of fiber color variants in cotton // *Crop Sci.* 1985. V. 25. P. 793–797.
- Konarev A. V., Anisimova I. N., Gavrilova V. A., Shewry P. R. Novel proteinase inhibitors in seeds of sunflower (*Helianthus annuus* L.): polymorphism, inheritance and properties // *Theor. Appl. Gen.* 2000. V. 100. No. 1. P. 82–88.
- Kovacik A., Skaloud V. Collection of sunflower marker genes available for genetic studies // *Helia*, 1986. No. 3. P. 27–28.
- Ma X., Du X. M., Sun J. L. SSR fingerprinting analysis on 18 colored cotton lines // *J. Plant Gen. Resour.* 2003. V. 4. P. 305–310.
- Miller J. F., Fick G.N. Genetics of Sunflower // *Sunflower Technology and Production*. USA, 1997. P. 441–495.
- Plonka F. La competition polinique ches le Lin cultive // Paris: Annales de l'amelioration de plantes Institut National de la recherche Agronomique. 1971. V. 21, No. 2. P. 179–220.
- Putt E. D. The sunflower breeding program in Manitoba // *Agric. Inst. Rev.* 1957. V. 13 No. 3. P. 13–15.
- Sun D. L., Sun J. L., Jia Y. H., Ma Z. Y., Du X. M. Genetic diversity of colored cotton analyzed by simple sequence repeat markers // *Int. J. Plant Sci.* 2009. V. 170. No. 1. P. 76–82.
- Tammes T. The genetics of the genus *Linum* // *Bull. Gen.* 1928. V. 4. P. 1–36.
- Tejcklova E. Curly stem – an induced mutation in flax (*Linum usitatissimum*) // *Czech. J. Gen. Plant Breed.* 2002. V. 38. No. 3–4. P. 125–128.
- Vrinten P., Hu Z., Munchinsky M. -A., Rowland G., Qui X. Two FAD3 desaturase genes control the level of linolenic acid in flax seed // *Plant physiol.* 2005. V. 139. P. 79–87.

**Н. И. ВАВИЛОВ И ЕГО СПОДВИЖНИКИ В СТАНОВЛЕНИИ РАБОТЫ
С КОРМОВЫМИ КУЛЬТУРАМИ В ВИРЕ
(К 100-ЛЕТИЮ РАБОТЫ С КОРМОВЫМИ КУЛЬТУРАМИ В ВИРЕ)**

Н. И. Дзюбенко, Е. А. Дзюбенко

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

Резюме

В статье сделана попытка собрать воедино высказывания Н.И.Вавилова о происхождении, изучении, селекции, семеноводстве кормовых культур. На основе данных первых десяти архивных каталогов приводится информация о первых коллекционных образцах Секции луговых и кормовых растений и последующем формировании коллекции кормовых культур. Приводится информация об организации работы с кормовыми культурами в Бюро прикладной ботаники при Р. Э. Регеле, в Отделе прикладной ботаники и в ВИРе при Н. И. Вавилове: первые экспедиции, первые сотрудники отдела, принципы работы с кормовыми культурами, разработанные Р. Э. Регелем, Н. И. Вавиловым и Е. Н. Синской.

Ключевые слова: лугопастбищные и кормовые культуры, коллекции, экологическое изучение.

**N.I.VAVILOV AND HIS COLLABORATORS IN ORGANISATION
OF VIR FORAGE CROPS COLLECTION AND FORAGE CROPS DEPARTMENT**

N. I. Dzyubenko, E. A. Dzyubenko

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

Summary

In the paper the attempt is made to combine N. I. Vavilov considerations concerning origin, study and breeding of forage crops. Analyses of first catalogues is done, the very beginning of VIR fodder crops collection formation is described: first accessions collected, first collectors, principles and ideas of work with forages in Bureau of Applied Botany and VIR developed by R. Regel, N. Vavilov and E. Sinskaya.

Key words: rangeland and forage crops, collections, ecological studies.

Во Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н. И. Вавилова сложилась собственная школа специалистов в области генетических ресурсов кормовых культур, собрана, хранится и изучается самая большая в России коллекция кормовых растений. Заслуги в создании этой школы и самой коллекции принадлежат Р. Э. Регелю, Н. И. Вавилову, первому заведующему секцией луговых и кормовых трав В. А. Кузнецову, а также Е. Н. Синской, как коллектору и разработчику методической основы работы с коллекцией кормовых культур, и многим другим сотрудникам отдела кормовых культур. Роль Н. И. Вавилова в организации работы с кормовыми культурами была решающей.

Наша страна обладает уникальным генофондом дикорастущих видов кормовых растений, на её обширной территории произрастает значительное разнообразие ценных бобовых, злаковых и других кормовых культур. Природные кормовые угодья России в настоящее время занимают площадь 91 млн га, или более 41% площади сельскохозяйственных угодий (Косолапов, Трофимов и др., 2009).

Изучение биологических свойств лугопастбищных растений в России началось ещё в конце XIX века. На эти цели Департаментом земледелия выделялись значительные средства, но целостной системы изучения и внедрения многолетних трав в производство не существо-

вало. Потребность в кормах стимулировала изучение кормовых растений на местах. В различных уездах и учебных заведениях, на всевозможных курсах слушатели изучали состав растений лугов. Целенаправленное создание коллекции кормовых культур началось в Бюро по прикладной ботанике в Санкт-Петербурге, которое было организовано 27 октября 1894 г. В соответствии с положением о Бюро по прикладной ботанике, утвержденным Министерством земледелия и государственных имуществ, Бюро должно было состоять из 3-х отделений: справочного, научного и акклиматизационного. С 7 мая 1905 г. заведующим бюро был назначен профессор Роберт Эдуардович Регель, и «с 1907 года деятельность Бюро начинает быстро развиваться» (Вавилов, 1923). Согласно новой редакции положения о деятельности Бюро, принятой 18 июня 1907 г., были внесены изменения в положение о научном отделе, оно было сформулировано следующим образом: «Главной задачей Бюро должно быть изучение и описание культурных (хлебных, луговых и др.) растений и сорных трав и сравнение их с заграничными». В 1907 г. на постоянную службу в Бюро было приглашено «лицо с высшим естественно-историческим образованием К. А. Фляксбергер, которому было поручено специальное научение и обработка пшениц Российской Империи» (Регель, 1915). В 1908 г. благодаря увеличению финансирования Бюро появилась возможность пригласить ещё двух лиц с высшим естественно-историческим образованием. Это были Н. И. Литвинов, которому была поручена обработка овсов, и А. И. Мальцев, «которому было поручено специальное изучение сорных трав Российской Империи» (Регель, 1915). Сам Р. Э. Регель, как известно, по рекомендации предыдущего заведующего Бюро И. П. Бородина углубленно занимался изучением и сбором ячменей Российской империи (Регель, 1915). В описании деятельности Бюро в период времени от 1907 до 1914 г. Р. Э. Регель пишет: «Начиная с 1910 года, Бюро включило вместе с тем в круг своих работ также изучение луговых растений Российской Империи, но особое лицо для изучения их ещё приглашено не было» (Регель, 1915). Для изучения и сбора луговых растений в Бюро был создан «Подотдел луговых растений и прочих представителей флоры» (Регель, 1915).

В 1907 г. в каталоге луговых растений (кормовых культур) были зарегистрированы первые образцы многолетних трав. Информация о регистрации образцов в первых каталогах позволяет проследить первоначальные шаги по созданию коллекции. Первым образцом коллекции, зарегистрированным в каталоге отдела, был клевер луговой, или, как тогда писали, клевер красный *Trifolium pratense* var. *foliosum* Brand, семена которого получили на Первой Всероссийской выставке семян и машин в Санкт-Петербурге. Образцом № 2 была тимopheевка *Phleum pratense*, полученная в этом же году из Новгородской земельной управы, образец № 3 – также клевер красный, полученный от некоего Турбина В. И. из Орловской губернии, как отмечено в каталоге. В 1908 г. привлечено 6 образцов клевера красного (образцы за номерами 19–24 каталога отдела) из разных губерний: Волынской, Подольской, Полтавской, Тамбовской, Пермской (с Кунгурской станции испытания семян). Клевер красный из Пермской области, Красноуфимского района (в настоящее время Свердловская область) значится в коллекции под номером 33. В отчёте о деятельности Бюро за 1907 г., опубликованном в Трудах по прикладной ботанике в 1915 году, Р. Э. Регель пишет: «Сотрудники Бюро проводили сборы луговых растений в северных, южных и центральных областях России» (Регель, 1915).

В 1909 г. коллекция пополнилась путём закупки семян газонных трав в семенном магазине Г. Лаубера, находящемся по адресу Малая Конюшенная ул., дом 5. В нем приобрели 12 образцов злаковых трав, по-видимому, зарубежного происхождения, в том числе *Agrostis stolonifera* (образец по каталогу отдела № 5), *Lolium perenne* (№ 14), *Poa nemoralis* (№ 15), *Poa pratensis* (№ 16 и 17). Под номером 18 значится «смесь кормовых трав для сухих лугов». Приобретения для коллекции в этом семенном магазине делались и в 1910 г. Так, были закуплены семена таких видов, как гребенник обыкновенный *Cynosorus cristatus*, клевер гибридный (№ 72 каталога) и клевер ползучий (№ 74 каталога), а также травосмеси «кормовых трав

для влажных лугов», «для садовых лужаек», «для садовых тенистых мест», то есть фактически газонные травосмеси.

В 1909 г. сотрудник Бюро К. А. Фляксбергер привёз из Туркестана (Сыр-Дарьинская область, Ташкентский уезд, Туркестанская станция) два образца персидского клевера (шабдар) *Trifolium resupinatum* (№ 26 и 27) и первый в коллекции образец люцерны посевной *Medicago sativa* L. (номер регистрации в каталоге отдела 28). Первый зарегистрированный в коллекции образец люцерны желтой *Medicago falcata* L. был собран в Самарской области в 1910 г.

Бекмания обыкновенная *Beckmania eruciformis*, полученная из Херсонской губернии в 1910 г. от И. К. Пачосского, заведующего Херсонским естественно-историческим музеем, была внесена в каталог отдела под номером 4. Под номером 29 в коллекции появляется образец бекмании *Beckmania eruciformis* var. *baikalensis*, собранный в Забайкальской области В. Я. Кессельрингом, под номером 32 – образец *Beckmania eruciformis*, полученный из Ботанического сада Кew, Англия. Из ботанических садов Франции (Тулуза), Испании, Дании и Германии в 1910 г. было получено шесть образцов семян мятлика однолетнего *Poa annua*. Тонконог гребенчатый *Koeleria cristata* (№ 112) был получен из ботанического сада Германии. Первый образец лисохвоста лугового *Alopecurus pratensis* был доставлен Журавской из Архангельской губернии. Студент Розеншталь собрал для Бюро образец клевера люпинового *Trifolium lupinaster* в Иркутской губернии (Киренский район, поселок Бодайбо, река Витим) в 1911 г. (кат. № 126).

Коллекция кормовых растений на первом этапе своего становления формировалась как из отечественных, так и из зарубежных источников, собиралось видовое разнообразие, однако большей частью привлекались не самые главные для России кормовые культуры.

В 1911 г. в Бюро на работу в качестве практиканта по луговым растениям Р. Э. Регель пригласил Владимира Александровича Кузнецова, выпускника Юрьевского университета г. Тарту (Регель, 1915). В 1912 г. В. А. Кузнецов был приглашен на постоянную работу в Бюро для изучения «морфологии луговых злаков и осок Российской Империи» (Регель, 1915). Практикантами Бюро в 1912 и 1913 гг. по луговым травам для ознакомления с ботаническим составом сена состояли К. В. Владимиров и К. В. Регель. Таким образом, сегодня можно говорить о столетии изучения кормовых культур в ВИРе, который является преемником Бюро по прикладной ботанике.

С 1916 г. В. А. Кузнецов становится заведующим Подотделом луговых и прочих растений в Бюро по прикладной ботанике, затем заведующим Секцией луговых и кормовых культур в Отделе прикладной ботаники, а с 1922 по 1929 г. – заведующим Отделом луговых и кормовых культур во Всесоюзном институте растениеводства (Павлухин, Кириллов, 1994). В. А. Кузнецов познакомился с Н. И. Вавиловым осенью–зимой 1911–1912 гг. во время прохождения Н. И. Вавиловым практики у специалистов Бюро и у миколога-фитопатолога А. А. Ячевского. По отзывам современников, В. А. Кузнецов отличался большой эрудицией, скрупулезностью в работе, высокой ответственностью. Н. И. Вавилов очень уважал старшего коллегу и давал ему самую высокую оценку как специалисту-ботанику (Павлухин, Кириллов, 1994). В. А. Кузнецов проработал в ВИРе всю жизнь до своей кончины в 1940 г., совмещая в 30-ые годы работу в Отделе с преподаванием на географическом факультете университета.

Работа с луговыми растениями в Бюро была нацелена на изучение состава луговых трав, в том числе образцов готового сена из разных губерний. В. А. Кузнецов разработал метод определения засушенных растений путем замачивания и описания генеративных и вегетативных частей растений в составе сена. В Лифляндии в имении графа Ф. Г. Берга было выделено 5 земельных участков с лугами разных типов, на которых проводились геоботанические описания. Р. Э. Регель просит увеличить персонал Подотдела луговых культур: «Для выполнения всей обширной программы по исследованию луговой растительности Империи необходима наличность двух представителей научного персонала по луговым растениям»

(Регель, 1915). Помимо В. А. Кузнецова, полевые испытания в Новгородском отделении и Лифляндском филиале проводил «наблюдатель» П. В. Кисляков. Задачи были поставлены глобальные. Во-первых, составить списки и ареалы распространения кормовых растений в России. Р. Э. Регель считал: «По отношению к луговым растениям сводка накопившегося в этом направлении материала по губерниям должна иметь существенное значение и составление подобной сводки географического распространения всех злаков и бобовых Европейской России должно входить в задачи Бюро» (1915). Второй была поставлена задача «детальных исследований луговой растительности на местах», изучение долголетия лугов. Р. Э. Регель приводит подробную методику оценки продуктивности лугов различных типов. На полях в Лифляндии (позднее и в Новгородском отделении) началась работа по изучению собранного материала на небольших делянках и отбор выделившегося материала. Р. Э. Регель писал: «Высеваются семена луговых трав из образцов, поступивших в соответствующую коллекцию Бюро, достигшую к концу 1914 г. 490 образцов... Производится индивидуальный отбор более интересных из них, которые высаживаются на отдельные делянки, или же с них только собираются семена для посева. Таким образом, к осени 1914 г. на Лифляндских участках было занято 1825 делянок: из них 360 было занято потомством от отдельной особи на каждой... Для размножения в требуемом широком масштабе они должны высеваться Бюро уже на делянках большого масштаба» (1915). Новгородское отделение и его вспомогательные участки рассматривались как главный опорный пункт для работы с луговыми травами. Кроме того, были начаты работы на степном (Воронежском) и полупустынном (Туркестанском) отделениях, помимо 490 образцов злаковых трав, собирались и изучались бобовые растения, коллекция которых к 1915 г. насчитывала уже 221 образец (Регель, 1915). Ставилась актуальная и в наши дни задача изучить их биологию и найти формы, адаптированные к разным условиям среды. «Методика изучения кормовых бобовых растений, вообще говоря, мало еще разработана и крайне трудна, так как большинство из них принадлежит к перекрестноопылителям, некоторые даже к облигатным перекрестноопылителям. Число вопросов, подлежащих изучению, очень велико. Так, в настоящее время ощущается в особенности недостаток сведений, с одной стороны, о бобовых растениях, которые могли бы быть признаны пригодными для болотистых и кислых лугов, а с другой стороны, – недостаток сведений о бобовых, отличающихся достаточной засухоустойчивостью... Весьма вероятно, что наиболее подходящие засухоустойчивые формы среди бобовых можно найти, скорее всего, среди представителей родов *Medicago* (люцерны), *Lupinus* (люпин) и *Coronilla* (вязель), почему исследование этих родов поставлено на очередь с 1914 года. Из них необходимо обратить, конечно, внимание и на степень засухоустойчивости и морозостойкости отдельных форм, на продолжительность жизни и успешность роста их при сопровождающейся многочисленными укосами продолжительной культурой на одном и том же месте. Для сбора материалов по этим растениям было разослано соответствующее обращение, но, по условиям военного времени, на него откликнулось только весьма незначительное число корреспондентов. Многие из дающих корм дикорастущих злаков и бобовых специально возделываются как кормовые травы, но изучение возделываемых форм этих растений, произрастающих у нас дико, разумеется, должно быть поставлено в тесную связь с изучением дикорастущих форм кормовых злаков и бобовых», – писал Р. Э. Регель в 1915 г. В 1913 г. коллекция луговых и кормовых культур состояла из 82 образцов кормовых растений (Лубенец, Хорошайлов и др., 1969), а в 1914 г. в коллекции Бюро по прикладной ботанике, исходя из данных каталога, насчитывалось уже около 500 образцов луговых трав. По данным отчёта Р. Э. Регеля, на 1915 г. приводятся следующие цифры – 490 образцов луговых трав (в которые входили многолетние бобовые травы и вики) и 221 образец бобовых (Регель, 1915), то есть часть зернобобовых культур учитывалась отдельно. По отчёту Р. Э. Регеля, в означенные коллекции входили семена, поступавшие из разных мест в Бюро в ответ на его специальные обращения, а также урожаи чистых линий, выращенных на опытных участках Бюро в провинции.

Семена хранились в картонных коробках на открытых полках (однако Р. Э. Регель отмечал, что в будущем желательно перейти на хранение в жестяных ящиках). Всего «специальных коллекций» в Бюро было 10, коробки с коллекциями каждой градации были окрашены в определенный цвет. Коллекция луговых растений хранилась в черных коробках с малиновым кантом, коллекция бобовых растений – в темно-серых. С 1916 по 1921 г. коллекция луговых (кормовых) растений практически не пополнялась, очевидно, в связи с тем, что вследствие военных и революционных событий была нарушена практика сбора растений для Бюро на местах в губерниях.

После революции Бюро по прикладной ботанике по инициативе Р. Э. Регеля было переименовано в Отдел по прикладной ботанике и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета. В конце 1917 г. Н. И. Вавилов был избран помощником заведующего Отделом по прикладной ботанике и селекции, а в январе 1920 г., после внезапной смерти Р. Э. Регеля, стал исполняющим обязанности заведующего Отделом (Вавилов, 1925).

С момента вступления Н. И. Вавилова на пост заведующего в марте 1920 г. он вкладывал огромные организационные усилия по созданию коллекции семян, подбору литературы, закупке оборудования и решению бытовых проблем, но в первую очередь Н. И. Вавилов был вынужден решать проблемы кадровые. В постреволюционной России сформировать коллектив ученых-единомышленников, энтузиастов своего дела было поистине архисложной задачей, особенно непросто было найти надежных квалифицированных сотрудников на региональные станции. Еще при Р. Э. Регеле в 1911 г. были организованы Воронежская степная и Новгородская станции (Регель, 1915). Н. И. Вавилов хлопот об организации Центральной селекционной и генетической станции в Детском Селе (1921 г.), Московской селекционной станции (1918 г.), Северо-Двинского отделения (1921 г.). Позднее Н. И. Вавилов организует Среднеазиатскую, Украинскую, Степную (Отрада Кубанская), Майкопскую станции. На последней он планировал организовать семеноводство основных сортов овощных и кормовых растений (Вавилов, 1933). В 1933 г. Бюро освоения пустынь основывает станцию в аридной зоне (г. Челкар Актюбинской области). На всех этих станциях испытывались кормовые культуры.

Официальным началом масштабной работы с кормовыми культурами в Отделе прикладной ботаники считается 1922 г. (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968, Лубенец, Хорошайлов и др., 1969), когда были заложены первые питомники изучения кормовых и луговых растений в Детском Селе на Центральной селекционной и генетической станции, и в этом же году были заложены питомники луговых и кормовых растений на Новгородской станции после произведенного там ремонта зданий и мелиоративных работ (Вавилов, 1924). Основная нагрузка в центре легла на заведующего Секцией луговых и кормовых культур В. А. Кузнецова. В 1921 г. В. А. Кузнецов совершает поездку на Урал (в Пермскую губернию) для сбора местных злаков, а в 1922 г. по просьбе Н. И. Вавилова участвует в сложной экспедиции в Архангельскую область (по реке Мезень и на Канинский полуостров) для сборов северных местных сортов культурных растений и лугового клевера. К середине 20-х годов В. А. Кузнецов проводит обследования в воронежской Каменной степи, в родном Шадринском уезде Свердловской области. В результате экспедиционных обследований и обобщения гербарного материала В. А. Кузнецов написал в «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» статью «Ареалы географического распространения важнейших кормовых видов клевера и люцерны», где обозначил ареалы четырех видов люцерны и двенадцати видов клевера (Кузнецов, 1926). Во второй половине 20-х годов в «Трудах» периодически появляются его статьи, посвященные новым кормовым культурам – бекмании, доннику, житняку, теффу, персидскому клеверу-шабдару, леспедезе и др. (Кузнецов, 1929). Коллектив Секции луководства в 20-е годы пополнился дипломированными сотрудниками. В 1924 г. на работу поступает З.Н. Жеребина, окончившая Томский университет, а в 1925 г. – Е.О. Зитта, выпускница женских Стебутовских агрономических курсов (Павлухин, Кириллов, 1994).

Но основная работа по изучению собранной коллекции должна была разворачиваться на станциях и отделениях, на питомниках. Заботами об организации работ, налаживании жизни сотрудников и в то же время о высоких требованиях к научному уровню работ пронизаны письма Н. И. Вавилова 20-х годов. Именно письма Н. И. Вавилова, а также опубликованные отчеты о работе Отдела прикладной ботаники позволяют проследить хронологию становления Секции луговодства и кормовых трав (впоследствии отдела кормовых культур) ВИР и организацию работ с кормовыми культурами на станциях.

Так, в письме Ф. М. Блинову (заведующему Северо-Двинским отделением) в Северо-Двинский сельскохозяйственный техникум от 7 октября 1922 г. Н. И. Вавилов излагает планы работ: «С нынешнего года мы определенно решили начать исследования сортового состава полевой флоры Северной области, понимая под нею 11 губерний Европейской России... Послали маленькую экспедицию в Архангельскую губернию для сбора образцов, начиная с Канинского полуострова (дикие клевера)... Налаживается Новгородская станция, где закончен постройкой дом и в нынешнем году заложен питомник кормовых трав...» (Вавилов, 1980). В развернутом отчете о деятельности Отдела Н. И. Вавилов пишет: «В 1923 г. имеется в виду развить деятельность луговой станции в Новгородской губернии, создание как сухолюбивых, так и низменных питомников важнейших луговых растений севера Европейской России, а также создание большого питомника вообще луговых растений как Средней, так и Северной России на Центральной и Степной станциях. Наряду с изучением луговых сообществ и отдельных видов Отделом ведутся исследования кормовых растений травопольного клина. На Московском отделении заложен питомник бобовых кормовых растений, представляющих большую коллекцию в живом виде кормовых бобовых растений, число которых достигает тысячи образцов. В настоящее время некоторые из кормовых растений уже имеются в значительном количестве и могут быть пущены в репродукцию» (Вавилов, 1924). В отчете за 1924 г. Н. И. Вавилов так характеризует назначение Новгородской станции: «Основной задачей Новгородской станции должно быть изучение кормовых растений...» (Вавилов, 1924).

В письме А. И. Мальцеву (заведующему Степной станцией) в октябре 1922 г. Н. И. Вавилов оценивает текущее состояние дел: «Северо-Двинское отделение в нынешнем году также дало хорошие результаты по сортоиспытанию. Доволен остался и Московским отделением, где наладилась работа по изучению кормовых растений» (Вавилов, 1980). В письме В. Е. Писареву (заведующему Центральной станцией в Детском селе) от 7 декабря 1922 г. Н. И. Вавилов повторно выражает удовлетворение работой Московского отделения: «А. Ю. Фрейман оживила большую коллекцию кормовых, бобовых, которая, вероятно, является в настоящее время самой полной в России. И вообще, работа с кормовыми растениями ведётся толково и хорошо... Усиливаем Отдел луговодства. Появился Голубев» (Н. П. Голубев, заведующий Новгородской станцией, специалист по тимфеевке) (Вавилов, 1980).

В кратком отчете о деятельности опытного участка при кафедре селекции в Петроградский сельскохозяйственный институт от 17 ноября 1923 г. Н. И. Вавилов сообщает следующее: «Заложен питомник по селекции многолетних трав: тимфеевки и клевера (двух главнейших кормовых растений Севера), с которыми предположен ряд дипломных работ, начиная с весны будущего года» (Вавилов, 1980).

Н. И. Вавилов в отчете за 1923 г. пишет: «Московское отделение находится на Бутырском хуторе бывшего Зоотехнического института и возникло на основе питомника кормовых растений И. П. Петрова, заложенного в 1912 г. В 1918 г. этот питомник был передан Отделу прикладной ботаники, и в настоящее время здесь ведутся преимущественно работы с кормовыми растениями, исследуются различные виды и сорта вики, люцерны, чины, некоторых кормовых злаков» (Вавилов, 1924). В письме в Правление Зоотехнического института от 23 ноября 1923 г. Н. И. Вавилов просит подтвердить статус Московского отделения. «Отдел прикладной ботаники и селекции Государственного института опытной агрономии просит Вас подтвердить разрешение, данное прежде Отделу Организационным комитетом Зоотехническо-

го института о предоставлении возможности Отделу прикладной ботаники (его Московскому отделению) вести работу по кормовым растениям в Ботаническом питомнике на Бутырском хуторе. Отдел со своей стороны обязался предоставить возможность использовать высеваемые ныне коллекции кормовых растений для занятий со студентами Института, а интересный в практическом отношении материал после его испытания и рассмотрения предоставить Бутырскому хутору. В настоящее время на Московском отделении сосредоточено исследование кормовых бобовых растений», – пишет ученый (Вавилов, 1980). Таким образом, было закреплено за Отделом прикладной ботаники и селекции Государственного института опытной агрономии Московское отделение, заведующей которого была А. Ю. Тупикова-Фрейман.

В письме к агроному Т. А. Рунову в Подмоскowie от 18 февраля 1924 г. Н. И. Вавилов проявляет озабоченность подбором кормовых культур для условий Северной и Центральной России: «По интересующему Вас вопросу о подборе кормовых трав могу сообщить следующее: в небольших количествах (1/4 фунта–1/2 фунта и меньше) у нас имеется большое число образцов западноевропейских и американских кормовых трав. Было бы интересно заложить у Вас питомник с весны следующего года... Поручил нашим спецам по луговым и кормовым травам В. А. Кузнецову и Н. П. Голубеву посидеть над интересующей Вас проблемой, собрать сведения из работ немецких, шведских и канадских станций. Америка, к сожалению, пока работает в районах, соответствующих нашему Югу. Только в Аляске ставятся опыты, близкие нам, северянам. Большой интерес представляют Норвегия и Швеция. Получили от них недавно отчеты лет за 10. Они переводятся, и, может быть, в них найдется что-либо интересное» (Вавилов, 1980).

В отчете за 1924 г. Н. И. Вавилов пишет о выполненных за год работах: «Установлено многообразие форм и рас у американского пырея, клевера лугового, тимофеевки, французского райграса, ежи сборной, лисохвоста, люцерны и др. Подмечена изменчивость некоторых морфо-биологических признаков в связи с географическими координатами у клевера лугового и тимофеевки. Изучено географическое распространение и составлены карты ареалов для важнейших видов клевера, донника» (Вавилов, 1924).

Н. И. Вавилов может считаться основателем методики сбора образцов для коллекции ВИР. Так, в письме к профессору кафедры ботаники Пермского государственного университета П. Сюзёву от 9 мая 1923 г. он дает следующие рекомендации: «Сообщаю Вам вкратце инструкцию, которой нужно было бы держаться при сборе сведений при сборе образцов. Необходимо образцы собирать, по возможности, в колосьях, метелках, в соцветиях, это прежде всего. Затем также желательны семенные образцы в количестве 1/2–1/4 фунта. Для диких культур, таких как клевер, можно и меньшие количества. Если курсанты попадут на участки до созревания, желательны гербарные экземпляры... Неважно с каждой деревни получить образцы, но важно получить возможно большее число образцов из всех крайних точек уездов. В горных районах желательны позональные сборы с указанием по возможности высоты. Очень было бы интересно установить смену сортов по высотам и сопоставить ее со сменой сортов с юга к северу. Образцы нужно, конечно, сопровождать указанием на уезд, волость, селение...» (Вавилов, 1980).

Коллекция стала целенаправленно пополняться за счет специализированных экспедиций. Так, в 1924 г. Е. Н. Синская доставила из экспедиции по Алтаю образцы люцерны желтой *Medicago falcata*. Н. И. Вавилов пишет в отчете за 1923 г.: «В Отдел поступил материал из экспедиции по Монголии под руководством ученого специалиста Отдела Писарева В. Е. (луговые травы)» (Вавилов, 1924). Зимостойкие образцы люцерны желтой из Якутии были собраны в коллекцию ВИР З. Н. Жеребиной. С 1922 по 1933 г. сотрудниками отдела луговодства и отделений (станций) было проведено 184 экспедиции по сбору семян многолетних кормовых растений на территории СССР (Дзюбенко, Чапурин и др., 2007).

Ключевым письмом, в котором Н. И. Вавилов излагает стратегию работы с кормовыми культурами в ВИРе, является его известное письмо к Е. А. Дояренко (сотрудник опытного поля Тимирязевской сельскохозяйственной академии) от 1 сентября 1928 г.: «Наша секция кор-

мовых растений должна развиваться... По сложившейся общей программе Института прикладной ботаники мы все работаем главным образом в смысле изучения состава отдельных видов дифференциальной систематики; в последнее время к этому прибавляется экологическое изучение отдельных разновидностей, рас, их географического распределения. В этом направлении сделано пока чрезвычайно мало, никто этим не занимается, а нам хотелось бы больше всего работать в этом направлении. Из той работы, которая ведется в настоящее время у нас по люцерне, по эспарцету, по клеверу, по тимофеевке, видно, что направление это плодотворное: на основе его, очевидно, придется коренным образом менять селекцию. По-видимому, обычные подходы селекционные к луговым и кормовым растениям надо коренным образом менять под углом экологии, географического изучения... Вот если Вы надумаете уклон взять иного порядка, в нашу сторону, скажем в сторону экологического изучения форм, их разнообразия, экотипов, хотя бы главнейших кормовых и луговых растений, то нам договориться будет легко... Мы всё больше и больше уклоняемся в сторону экологической классификации, на очереди уже по существу стоит это направление...» (Вавилов, 1980). Данное направление впоследствии было блестяще развито и разработано Е. Н. Синской.

«Ботанико-географические основы особенно важны для группы кормовых и луговых растений. Несмотря на то, что уже давно ведётся работа по селекции кормовых и луговых растений, до сих пор сортов кормовых и луговых трав нет. Приходится пользоваться готовым клевером, который находится в наших семенных центрах, но они определяются не селекционной работой, а просто внешними условиями, действием соответствующих факторов среды естественного отбора. Это обстоятельство приходится учитывать, и в основу семеноводческой работы с кормовыми луговыми травами нужно положить опять-таки ботанико-географическое изучение этих естественных центров семеноводства по отдельным культурам и естественных сортов», – рассуждает Н.И.Вавилов о специфике кормовых растений (Вавилов, 1925).

В зарубежных поездках Н. И. Вавилов всегда отмечал особенности использования тех или иных кормовых культур в земледелии посещаемых стран и, конечно, старался получить семена местных кормовых видов (рис.). Так, в экспедиции по Египту он смотрел на изобилие александрийского клевера («берсим») в дельте Нила, проецируя разработку земель дельты Нила на потенциал дельты Волги. Из Абиссинии Н. И. Вавилов привез семена африканского растения *Eragrostis teff*, которое может использоваться в качестве пищевого и кормового (образец сохраняется в генбанке ВИР).

В книге «Пять континентов» в главе «Путешествие в Афганистан» Н. И. Вавилов описывает среди прочих культур наличие кормовых: «В Герате... уже первые выходы в поле дали факты первостепенного значения. Состав культур здесь чрезвычайно разнообразен, соответственно потребностям большого земледельческого населения: пшеница, ячмень, просо, кукуруза, все зерновые бобовые, начиная с «бокля» и конских бобов, кунжут, лен, опиный мак, сурепка, клещевина, большие посевы хлопчатника (гузы), люцерны, персидского клевера шабдара, пажитника, конопли, табака. От Бамиана дорога идет на высоте примерно около 2400–2800 м. С рабата Шумбаль начинается подъем до 3000 м. Снова замечательные посевы безостой яровой пшеницы, люцерны, персидского клевера» (Вавилов, 1962). Образцы персидского клевера («шабдар»), собранные Н. И. Вавиловым в районе Пянджоу на высоте 3100 м и в Иране, оказались очень скороспелыми при изучении в коллекционных питомниках (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968).

В главе «В низовьях Аму-Дарьи» Н. И. Вавилов пишет про Хивинский оазис: «В оазисе царство люцерны – юренджи (*Medicago sativa* L.). Обширное пространство дельт Аму-Дарьи, современной Каракалпакии, занято посевами многочисленной многолетней люцерны, главного кормового растения низовьев Аму-Дарьи. Хорезм – мировой центр семеноводства люцерны» (Вавилов, 1962).

О средиземноморских странах Н. И. Вавилов делает вывод: «В составе дикой флоры были найдены такие ценные растения, использовавшиеся на зерно и зеленую массу, как испанская чечевица, испанский дрок, александрийский клевер, чина горгония, сулла (прим.

Hedysarum coronarium), крупноцветковый белый клевер, кормовая чечевица и т. д. Здесь же одомашнен ряд сельскохозяйственных животных» (Вавилов, 1962). Путешествуя по Испании, Н. И. Вавилов отмечает: «Галисия встречает путешественников яркой зеленью лугов, пастбищ, огромными стадами овец. В огромном количестве как грубое колючее растение возделывается полукустарник бобовое – улекс (прим. *Ulex europaeus* L.) с желтыми цветками, ветки которого, разбиваемые деревянными молотками, служат ценным кормом для рогатого скота... Восточная Испания (прим. – Баскония) резко отличается от северо-западной части Галисии. Сеют много кормовых трав: люцерну, красный клевер» (Вавилов, 1962).



Н. И. Вавилов в саду на Кипре собирает семена люцерны (1927 г.)

В своём отчёте о путешествии по Канаде Н. И. Вавилов сообщает: «Большая работа сделана в отношении селекции кормовых растений и особенно донника, заслуживающего всемерного использования и у нас. Нами получен ценный ассортимент селекционных кормовых трав, выведенных канадскими станциями, который уже пришел в СССР и будет высеян в нынешнем году» (Вавилов, 1962).

Самое большое количество семян кормовых трав из-за рубежа было получено в институт благодаря деятельности Нью-Йоркского Отделения прикладной ботаники и селекции, которое Н. И. Вавилов открыл во время посещения Америки в октябре 1921 г. Россия остро нуждалась в посевном материале. В письме А. И. Мальцеву от 10 сентября 1922 г. Н. И. Вавилов сообщает: «Мы получаем на днях...большую партию семян: из Америки 200 пудов гороха, из Аляски такое же количество фасоли, 100 пудов американского пырея, 50 пудов суданской травы» (Вавилов, 1980). В письме неизвестному адресату от 12 марта 1922 г. Н. И. Вавилов так оценивает деятельность Отделения: «За полугодовое существование Нью-Йоркское отделение оправдало блестяще свое существование. Им собрано со всех штатов Америки и частью из других стран огромное количество сортов растений и переслано в Рос-

сию (до 20 000), собрана огромная литература со всех опытных станций, установлено общение не только с Соединенными Штатами и Канадой, но и с другими странами. В полном смысле слова оно сыграло роль для русских опытных и сельскохозяйственных учреждений окна в мир» (Вавилов, 1980).

Н. И. Вавилов использовал все возможные контакты для выписки семян, в том числе кормовых культур, для ВИРа из-за рубежа. Например, в письме Генеральному консулу СССР в Хиджаз (Йемен) Н. И. Вавилов просит раздобыть для института некоторое количество семян однолетней люцерны (Вавилов, 1997).

Н. И. Вавилов на протяжении всей жизни развивал свою концепцию центров происхождения культурных растений, дополняя и уточняя ее. Разрабатывал он ее и для ряда кормовых культур. Во время своей поездки по Италии в письме В. Е. Писареву от 14 декабря 1926 г. Н. И. Вавилов пишет: «Италия должна быть выделена как центр ...*Onobrychis*...» (Вавилов, 1980). Для других кавказских видов эспарцета Н. И. Вавилов приводит как центр происхождения Переднюю Азию. В работе «Мировые очаги (центры) происхождения важнейших культурных растений» Н. И. Вавилов приводит 8 видов кормовых для Переднеазиатского очага и 11 видов для Средиземноморского (Вавилов, 1987). Что касается происхождения люцерны посевной, то по мере накопления фактических данных, которые собирал Н. И. Вавилов в ходе своих поездок, взгляды его менялись: «Средиземье представляет исключительный интерес как центр происхождения многих культурных растений, как-то: твердых пшениц, ячменя, крупносемянного льна, многих зерновых бобовых культур, по видимому, люцерны». После появления работ Е. Н. Синской об эволюции люцерны подрода *Falcago* рода *Medicago* Н. И. Вавилов поддержал мнение Е. Н. Синской о Кавказском (Переднеазиатском) регионе как центре происхождения многолетних люцерн: «В результате блестящих работ д-ра Е. Н. Синской в этом институте (ВИР) недавно сделано открытие, что родина люцерны, наиболее важной мировой кормовой культуры, находится в Закавказье и Иране. В этих районах д-р Е. Н. Синская обнаружила, что до сих пор эти растения находятся в процессе видообразования. В горах Закавказья можно было проследить эволюцию видов голубой и желтой люцерны из первичного хаоса форм» (Вавилов, 1966). Е. Н. Синская занималась сбором, изучением, систематикой и построением схемы эволюции многолетней люцерны на протяжении всей своей жизни (написав, в том числе фундаментальную работу «Видообразование у люцерны и других растений», 1935 г., а также раздел «Люцерна» в издании ВИР «Культурная флора СССР», том XIII, 1950). Впоследствии систематику подрода *Falcago* рода *Medicago* в отделе кормовых культур ВИР разрабатывал П. А. Лубенец (заведующий отделом кормовых культур в 1964–1979 гг.). А. И. Иванов – заведующий отделом кормовых культур в 1979–1985 гг. предложил взвешенную, обоснованную фактическими данными теорию полифилетического происхождения люцерны на азиатском континенте (Иванов, 1980). Тем не менее вопрос о происхождении культурной люцерны остается дискуссионным вплоть до наших дней.

В своей фундаментальной работе «Ботанико-географические методы селекции» в подразделе «Исходный материал по кормовым растениям» Н. И. Вавилов подытоживает: «Только два очага характеризуются эндемичными культурными кормовыми растениями, именно Переднеазиатский и Средиземноморский, давшие начало ряду ценнейших культур, как люцерна, ряд видов клевера, чин, кормовой чечевицы, суллы, сераделлы, вики. Эти же очаги в далеком прошлом характеризуются приручением главнейших домашних животных и развитым животноводством... Введение травянистых кормовых растений в культуру относится сравнительно к позднему периоду. Культура кормовых злаков насчитывает немногое столетий» (Вавилов, 1987).

В докладе «Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений» (Вавилов, 1987) Н. И. Вавилов указывает, что среди окультуренных растений, в том числе кормовых, есть немногие такие, которые характеризуются узкой локализацией, например, александрийский клевер (*Trifolium resupinatum*), а есть некоторые такие, которые не имеют единого

центра происхождения. К таковым он относит, в частности клевер красный, «имеющий огромный ареал географического распространения в диком состоянии. Число таких культурных растений с огромными ареалами, по которым рассеяны гены, по счастью невелико, они составляют исключение» (Вавилов, 1987). Среди видов кормовых растений, введенных в настоящее время в культуру, имеются представители обоих типов, причем виды с большими ареалами доминируют, но данные виды обладают и большим генетическим разнообразием.

Развивая теорию интродукции, Н. И. Вавилов наметил план интродукции кормовых растений, разбив их по значимости. Так, в статье «Проблема новых культур» (1932) (Вавилов, 1987) перечисляются растения (по группам, в том числе и кормовые), ценные для интродукции: «Из новых, вводимых и подлежащих незамедлительному широкому введению в культуру СССР...:

Кормовые: суданская трава, житняк, донник, желтая люцерна, сорго на зеленый корм, американский пырей, мохнатая вика, кормовая капуста, кормовой арбуз; для силоса на севере: подсолнечник, кукуруза, амаранты. Для субтропиков: бархатные бобы как для сена, силоса, так и в качестве сидерата.

Из культур, представляющих значительный интерес, но подлежащих еще широкому производственному испытанию, упомянем следующие:

Кормовые: кияк, или песчаный ячмень (*Elymus giganteus*), пригодный для превращения в производственную кормовую площадь части обширных пространств летучих песков и барханов Нижнего Поволжья, Казахстана и Средней Азии, различные солончаковые пыреи, могущие быть использованными в засоленных пустынях при орошении, двухлетняя вика (*Vicia picta*), тэфф (*Eragrostis abyssinica*) для влажных субтропиков; в качестве сидераторов кроталария (для субтропических районов), бархатные бобы.

Из культур, представляющих интерес, но подлежащих еще производственно-опытной проверке в смысле рентабельности и сравнения с другими соответствующими культурами по продуктивности и качеству:

Кормовые: барджра (*Pennisetum typhoideum*) для южных засухоустойчивых районов, подземный клевер (*Trifolium subterraneum*) для пастбищ, окопник (*Sympytm asperrimum*), александрийский клевер (*Trifolium alexandrinum*), пажитник (*Trionella foenum-graecum*)».

В данной работе раскрываются идеи и планы Н. И. Вавилова по внедрению в Советском Союзе новых видов культурных растений, кормовых в частности. Разработанные им направления были реализованы в деятельности отдела кормовых культур ВИР в последующие десятилетия. Н. И. Вавилов указывал: «...в отношении кормовых растений перед нами непочатый край возможностей. В составе северных, сибирских лугов, лесов еще можно найти ценные кормовые травы как среди злаков, так и бобовых растений. Надо... приступить по-серьезному к использованию дикой флоры в смысле наиболее ценных кормовых растений. Надо по определенной системе начать сбор и закладку производственных питомников». Н. И. Вавилов приводит пример, как в результате экспедиционных сборов шведской ботанической экспедиции под руководством Турессона на Алтае и в Западной Сибири в 1928 г. шведские селекционеры переключились на работу с этим продуктивным генофондом злаковых трав с большим потенциалом вегетативной массы. Далее Н. И. Вавилов делает акцент на кормовых растениях для аридной зоны: «Весь вопрос о кормовых растениях засушливой зоны подлежит коренной ревизии. Многие из диких растений пустынь, полупустынь и предгорных районов Средней Азии и Казахстана представляют большой интерес в кормовом отношении. Пора отойти от шаблона кормовых растений Западной Европы, которого мы еще держимся до сих пор. Тысячелетний опыт кочевых народов Казахстана, Средней Азии, Персии, Афганистана, Монголии обнаружил кормовую ценность многих пустынных и полупустынных растений: солянок, полыней, гунделии, элимусов, атрописов, осоки *Carex physodes*, костра *Bromus tectorum*, астрагалов, не говоря уже о верблюжьей колючке. Надо приступить по-новому к оценке диких кормовых трав, уделить большое внимание их химическому составу, кормовым достоинствам и начать широкие производственные опыты по введению

наиболее интересных видов в культуру, используя огромные пространства полупустынь Казахстана и Средней Азии» (Вавилов, 1987).

В разделе статьи «Борьба с засухой» Н. И. Вавилов отмечает, что «к группе засухоустойчивых растений относится... из кормовых трав – суданская трава, донник, житняк, желтая люцерна, могар. В дикой флоре полупустынных и даже пустынных районов Казахстана, Нижнего Поволжья, Средней Азии и в сопредельных с нами странах имеются резервы ценных засухоустойчивых растений. В их числе разные элимусы, солянки, житняки, мятлики (живородящие), атрописы, полыни, астрагалы». Н. И. Вавилов также обращает внимание на большое значение использования дикой растительности пустынных районов Средней Азии и Казахстана для борьбы с пустынями, фактически говоря о фитомелиорации: «В новых масштабах, с производственным подходом надо организовать закладку широких опытов по использованию пустующих бросовых земель. Введение новых культур, новых растений здесь будет иметь решающее значение» (Вавилов, 1987).

Говоря о новых культурах Севера, Николай Иванович указывает, что «возможности подбора сортов овощных, ягодных и кормовых культур для Севера гораздо шире, чем это обычно думают. Географические опыты, проведенные институтом растениеводства, показали, что условия северных районов благоприятно отзываются на прядильных и кормовых растениях, обуславливая значительное повышение количества вегетативной массы...» (Вавилов, 1987). В разделе «Теория климатических аналогов в деле интродукции» своего фундаментального труда «Ботанико-географические основы селекции» Н. И. Вавилов приводит примеры опытов З. Н. Жеребиной на Полярной станции: «Синяя и желтая люцерна южного происхождения зимуют за Полярным кругом и в Хибинах. Костер безостый, собранный около Воронежа, идет не вымерзая на крайнем Севере» (Вавилов, 1987).

В подразделе статьи «Проблема новых культур», посвященном государственному семеноводству, Н. И. Вавилов постулирует актуальнейшую и на сегодняшний день проблему – проблему государственной поддержки национального семеноводства. Н. И. Вавилов пишет: «В наших опытных учреждениях испытаны и выделены очень ценные кормовые растения, однако они до сих пор не вышли с опытных делянок, ибо нет сильных и хорошо организованных семеноводческих учреждений, которые бы быстро осваивали все ценное и вводили в жизнь. Немедленное развертывание сильной государственной организации семеноводства является совершенно неотложным основным мероприятием, без которого вся проблема новых культур останется беспочвенной» (Вавилов, 1987).

Н. И. Вавилов приводит проблемы семеноводства для конкретных кормовых культур: «Уже 40 лет мы знаем желтую люцерну, она фигурирует во всех руководствах как ценнейшая засухоустойчивая трава. Однако до сих пор количество семян этой прекрасной кормовой травы во всей стране насчитывается единицами пудов... Донник представляет нашу обычную сорную траву, которая в огромном количестве произрастает на тысячах километров по всей стране, однако мы вынуждены выписывать семена этой травы из-за рубежа по дорогой цене за отсутствием семеноводческих учреждений, которые бы размножили эту траву. До сих пор нам приходится считаться с нехваткой самых обыкновенных кормовых трав» (Вавилов, 1987).

В труде «Ботанико-географические основы селекции» (1935) в разделе «Исходный материал по кормовым растениям» Николай Иванович пишет о том, как молода еще селекция кормовых культур: «В отношении кормовых растений мы имеем огромный запас видов и форм в составе дикой растительности. При этом не пройдена в сущности еще даже фаза селекции видов, не говоря о сортах, к которой селекционер для большинства кормовых злаков и бобовых только еще приступает» (Вавилов, 1987). Н. И. Вавилов высоко оценивал отечественный генофонд кормовых: «Мировой опыт последних десятилетий показывает исключительную ценность европейской и сибирской дикой флоры в смысле использования ее как исходного материала для введения в культуру новых кормовых растений... Большое число видов злаков и бобовых, травянистых однолетних и многолетних растений нашего Союза заслуживают серьезного внимания как исходный материал для введения в культуру»

ру». В этой книге Н. И. Вавилов рассматривает в качестве основного метода селекции кормовых растений «широкий географический подход в выборе исходного материала». Он пишет: «Для вовлечения в селекцию наиболее ценного материала необходим широкий географический кругозор, использование разнообразных эколого-географических групп в пределах одного и того же вида, использование горных районов, в особенности Кавказа, особенно богатыми видами люцерн, эспарцета, вики, чины и кормовых злаков. Экспедициями Института растениеводства и Института кормов в последние годы собрано в пределах всего Советского Союза более 250 видов диких кормовых трав во многих образцах, которые ныне исследуются на специальных питомниках для выделения наиболее ценных видов и экологических типов. В пределах каждого вида существует обычно большое разнообразие эколого-географических форм, выделение которых и составляет прежде всего основу селекции кормовых злаков и бобовых» (Вавилов, 1987).

Ратуя за интродукцию новых для России видов кормовых культур, Н. И. Вавилов в то же время вновь и вновь говорит о необходимости создания отечественной кормовой базы, выведения отечественных сортов на основе природных генетических ресурсов кормовых растений Советского Союза, о проблеме семеноводства кормовых культур. В своем докладе на конференции ботанических садов при АН СССР в январе 1940 г. «Интродукция растений в советское время и её результаты» (Вавилов, 1987) Н. И. Вавилов постулирует: «Самой актуальнейшей задачей наших дней является обеспечение кормового клина в 20 млн га зимостойкими кормовыми растениями. До сих пор мы принуждены выписывать семена мало подходящих для нас кормовых растений из-за границы. Для тех, кто близко знает кормовые растения, совершенно очевидно, что решение кормовой задачи связано с использованием как диких, так и культурных кормовых ресурсов нашей страны. Здесь больше чем где-либо нужен дифференциальный экологический подход».

Направление экологической классификации и экологической селекции, заданное Н. И. Вавиловым, в полной мере поддержала и развила Е. Н. Синская. Евгения Николаевна Синская становится заведующей отделом кормовых культур в 1932 г. (Е. Н. Синская была заведующей Отдела дважды – в 1932–1938 гг. и в 1956–1963 гг.). Е. Н. Синская получила агрономическое образование, будучи вольнослушательницей курсов по растениеводству отделения растениеводства Московского сельскохозяйственного института. Свою дипломную работу она посвятила пойменным лугам Саратовской области (Агаев, Сазонова и др., 1980). До заведования отделом кормовых культур Евгения Николаевна приобрела большой практический опыт с различными культурами в Отделе прикладной ботаники, где работала по приглашению Н. И. Вавилова с 1921 г.

Евгения Николаевна Синская отмечала уникальность отечественной флоры и ее богатство по сравнению, например, с американской: «Мировые ресурсы кормовых растений сосредоточены, по-видимому, в Евразии. В Америке почти нет туземных видов кормовых растений, а возделываются вывезенные из Евразии. Ресурсы ценных в хозяйственном отношении важнейших кормовых культур находятся в пределах нашего Союза... Изучение дикой флоры нашего союза, как источника новых форм и видов для непосредственного введения их в культуру и для последующей селекции, несомненно, имеет мировое значение» (Синская, 1933). С учётом направлений, обозначенных Н. И. Вавиловым, Е. Н. Синская разрабатывает принципы работы с кормовыми культурами, которые стали краеугольным камнем для работы отдела кормовых культур ВИР на многие десятилетия.

В 1933 г. по заказу Всесоюзного института кормов Е. Н. Синская пишет программную брошюру «Экологическая система селекции кормовых культур». В предисловии к ней она подчеркивает остроту проблемы кормов в стране: «Естественные кормовые угодья все в меньшей и меньшей части удовлетворяют растущую потребность в кормах. Расширяется площадь под сеянными лугами и пастбищами и под кормовыми растениями травяного и пропашного клинчев полевого севооборота. Но один из главных тормозов здесь – это недостаток семенного материала» (Синская, 1933). Она указывает, что «селекция кормовых культур сильно от-

стала; можно сказать по отношению к большинству культур, что она находится в зачаточном состоянии. Селекционных сортов почти нет. Острота семенного кризиса не дает ждать, пока будут выработаны селекционные сорта. Приходится собирать семена дикорастущих трав, прямо пускать их в размножение и испытание в хозяйстве. При этой работе вводятся в культуру не только многие новые, ранее не возделывавшиеся формы, но и новые виды. Одни из этих видов не вошли еще в широкую культуру (желтая люцерна, острец, волоснец и др.); другие испытываются у нас в культуре (галега, полыни, овсяница овечья и др.) Многие из них подают надежды, и ассортимент кормовых растений за последнее время увеличился.

Назрела жгучая потребность в планомерной, отвечающей современному уровню науки, постановке ряда вопросов: где искать ресурсы новых кормовых видов и форм в дикой природе, как собирать материал, как правильно классифицировать его, как распределять по районам, что и по каким признакам взять для размножения и отбора и т. д.» (Синская, 1933).

В этой работе Е. Н. Синская постулирует основные особенности работы с кормовыми травами: «Современное состояние селекции и семеноводства кормовых растений отличается некоторыми существенными специфическими особенностями по сравнению с другими группами сельскохозяйственных растений:

1. Настоящих селекционных «сортов» кормовых растений имеется вообще чрезвычайно мало, для большинства видов их – вовсе нет.

2. «Сортовые ресурсы» в смысле дикого исходного селекционного материала, в противоположность многим другим группам сельскохозяйственных растений, например хлебным злакам, имеются в отношении очень многих видов и в большом количестве в пределах нашего Союза, и эти огромные богатства еще лишь в малой степени исчерпаны.

3. Связь с «дикой природой» здесь сравнительно очень велика. Естественные кормовые угодья еще в очень большой степени обеспечивают кормовую базу.

4. Специфические особенности селекционной работы с кормовыми растениями обуславливают особенно тесную связь с экологией» (Синская, 1933).

Е. Н. Синская обозначает стратегическую линию развития кормопроизводства в стране: «При частичной мелиорации естественных сенокосов и пастбищ, путем внесения подсева или, наоборот, удалением некоторых элементов травостоя, еще не разорвана связь с естественным исходным фитоценозом. Далее – долгосрочные искусственные пастбища, краткосрочные их типы, посевы многолетних трав в травопольном севообороте, и, наконец, возделываемые на полях... кормовые травы – вот постепенный ряд от наиболее экстенсивной формы кормового растениеводства, связанного с непосредственным использованием дикой природы, к интенсивному его виду – кормовому полеводству» (Синская, 1933).

В брошюре впервые излагается новый экотипический подход к работе с коллекциями кормовых растений. Е. Н. Синская приводит определение экотипа по Турессону: «Экотип – это группа экотипов одного вида, объединяемая некоторыми общими наследственно-константными признаками и специально приспособленная к условиям определенного местобитания». Даны определения понятий и примеры климатипов (на примерах костра безостого, ежи сборной, тимофеевки, люцерны), эдафических экотипов (на примере костра безостого) и биотических экотипов у кормовых растений. Е. Н. Синская выделяет три наиболее распространенные группы биотических экотипов у кормовых растений:

1. Сезонные формы луговых растений (на примере ранних и поздних форм овсяницы луговой).

2. Пастбищные формы, приспособившиеся к вытаптыванию и стравливанию травостоя животными (на примерах тимофеевки, ежи сборной, мятлика лугового и др.)

3. Формы, приспособленные к условиям существования в смеси с другими растениями, или синэкотипы. «Различным типам травянистых ассоциаций свойственны различные формы мышиного горошка, эспарцета, мятликов и др. В дикой природе синэкотипы создались в результате действия естественного отбора», – пишет Е. Н. Синская (1933).

Климатипы диких кормовых растений располагаются как в широтно-меридиональном направлении, так и в условиях вертикальной зональности. Далее Е. Н. Синская отмечает: «Зональное расположение климатипов проявляется у кормовых злаков и бобовых и в условиях культуры. Например, «одноукосный» и «двуукосный» клевера представляют собой широтно-меридиональные климатипы». Селекционерам следует грамотно использовать широкий набор исходного материала. «Задачей селекционных учреждений является планомерное размещение по климатическим зонам наиболее соответствующих им климатипов кормовых растений. Для этого селекционер должен иметь в своем распоряжении весь фонд климатипов, имеющихся в природе, и должен быть знаком с закономерностями их естественного распределения в дикой обстановке. Таким образом, как конечный результат, создаются агроэкологические зональные типы», – считает Е. Н. Синская.

Е. Н. Синская акцентировала внимание на важности и значимости проведения экспедиционных сборов на территории России и сопредельных государств. В статье приведены конкретные методические указания по проведению экспедиционных обследований и последующей организации питомников поддержания и оценки собранного материала кормовых культур: «Изучение исходного материала начинается в стадии экспедиционных обследований. Иногда практически важнее достать один экотип с края ареала, чем множество форм из «центра» разнообразия вида. Это, конечно, не значит, что местности с ярко выраженным полиморфизмом... следует оставлять без надлежащего внимания. При экспедициях широкого охвата очень важны наблюдения над зональным распределением климатипов. Как показали исследования Турессона, формы одних и тех же видов, собранные в горах на различных высотах над уровнем моря, на первый взгляд не обнаруживающие существенных морфологических отличий, могут значительно различаться в отношении мощности развития и скороспелости при испытании их в условиях питомника. Поэтому, если во время маршрута складывается впечатление, что вид здесь представлен на большом протяжении однородной формой, все же следует собирать семена в нескольких пунктах, на разных типах почв, на разных высотах и т. д. Все коллекции семян и живых растений, собранные экспедициями, поступают на специально для этой цели организуемую сеть созданных зональных питомников. Наблюдения на всех коллекционных питомниках должны производиться по заранее составленной агроэкологической программе» (Синская, 1933). Евгения Николаевна лично собрала значительную часть коллекции отдела кормовых культур. По мнению некоторых авторов, «огромная ви ровская коллекция кормовых была создана в основном усилиями Е. Н. Синской» (Агаев, Сазонова и др., 1994). В 1930–1936 гг. большое количество коллекционных образцов поступило от совместных экспедиций Всесоюзного института кормов и ВИРа, которые проводились под методическим руководством Е. Н. Синской (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968).

Данная статья Е. Н. Синской явилась основополагающей для изучения коллекции кормовых культур в ВИРе. Именно в ключе экотипического разнообразия собиралась и использовалась коллекция многолетних кормовых культур. На основе морфолого-биологического и экологического изучения большого количества образцов в Отделе систематизированы коллекции таких культур, как люцерна посевная и изменчивая, донник, клевер луговой, кострец безостый, тимофеевка, райграс пастбищный и многоукосный, мятлик, полевица, овсяница луговая, житняк. Для этих видов были выделены агроэкологические группы (сортогипы) в пределах вида, изданы каталоги с характеристиками образцов коллекций. Для коллекции аридных кормовых культур (кохия, терескен, жузгун), собранной путем многочисленных экспедиций по Средней Азии и поддерживаемой в живом виде на Приаральской опытной станции Института растениеводства (г. Челкар Актюбинской обл., Казахстан), разработана детальная экотипическая классификация (Дзюбенко, Чапурин и др., 2007).

В 1935 г. в ВИРе было организовано Первое Всесоюзное совещание по селекции и семеноводству кормовых растений. В 1931 г. районировано пять первых сортов многолетних трав, а к 1941 г. – уже 46 сортов (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968; Лубенец, Хорошайлов и др., 1969; Дзюбенко, Чапурин и др., 2007).

За 39 лет с 1907 до 1946 г. по данным первых 10 каталогов отдела кормовых культур в коллекцию Отдела кормовых культур было собрано около 26 тысяч образцов. В среднем собиралось около 700 образцов в год, однако поступление шло неравномерно (табл.). Ускоренными темпами коллекция стала формироваться в Вавиловский период. На рубеже 1924–1925 гг. коллекция многолетних кормовых культур института исчислялась 3230 образцами (по данным основного каталога отдела). С 1925 по 1927 г. коллекция приросла сразу на 3816 образцов, практически удвоив свою численность. Значительное пополнение – на 4108 образцов, отмечено в 1933–1934 гг. 30-ые годы были плодотворными для деятельности отдела, коллекция пополнялась большими темпами. Столь значительная коллекция стала требовать больших усилий по ее сохранению; в 1938 г. проводилась инвентаризация образцов коллекции, были списаны дубли и потерявшие жизнеспособность образцы (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968). В предвоенные 1939–1940 годы существенный объем генофонда кормовых, в том числе сорта зарубежной селекции, поступил с территорий, отошедших к Советскому Союзу по условиям мирного договора с Германией (из Прибалтики и западной Украины). К 1940 г., по оценке Н. И. Вавилова, озвученной им в 1940 г. в докладе на конференции ботанических садов при АН СССР «Интродукция растений в советское время и ее результаты» (Вавилов, 1987), коллекция кормовых насчитывала 23200 образцов растений, адаптированных к разнообразным климатическим условиям Советского Союза. Эти данные соответствуют данным каталога отдела за 1940 г.

Динамика пополнения коллекции кормовых культур ВИР в первой половине XX века по данным семенных каталогов № 1–№ 10 отдела кормовых культур

№ каталога	№ образцов по каталогу ВИР	Количество поступивших образцов	Года заполнения каталогов
1	1–3230	3230	1907–1924
2	3231–7047	3816	1925–1927
3	7048–10009	2961	1928–1932
4	10009–12655	2645	1932–1933
5	12656–16764	4108	1933–1934
6	16765–20331	3566	1934–1937
7	20332–22135	1803	1937–1938
8	22136–23072	936	1938–1939
9	23273–24361	1088	1939–1941
10	24362–26186	1824	1941–1946

Коллекция продолжала пополняться даже в военные годы. В 1941 г. приходил семенной материал, размноженный на питомниках довоенной закладки (190 образцов, данные каталога отдела). Во время войны поступали репродукции семян со станций, расположенных в тылу: Дальневосточной опытной станции, Красноуфимской станции в Свердловской области, куда был эвакуирован институт. Однако в военные и послевоенные годы произошла неизбежная утрата всхожести некоторых образцов коллекции, в частности кормовых злаков, в связи с невозможностью пересева. После войны была проведена инвентаризация коллекции, списаны утраченные в военные годы образцы (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968).

В 30-ые годы коллекция активно изучалась. В 1926 г. организована Павловская опытная станция ВИР (Шебалина, Мухина и др., 1974). В 1934–1941 гг. здесь было организовано изучение многолетних бобовых и злаковых трав: клевера лугового, клевера белого, клевера розового, люцерны, тимофеевки луговой, овсяницы луговой, ежи сборной и других (Шебалина, Мухина и др., 1974). В 1930 г. в отдел на работу поступили известные впоследствии специалисты А. И. Сметанникова и В. В. Суворов, в 1933 г. – М. А. Шебалина. М. А. Шебалина с 1933 г. возглавила группу кормовых корнеплодов, В. В. Суворов сконцен-

трировался на изучении донника и клевера лугового. Он типизировал сорта клевера из коллекции ВИР, объединив их в 4 группы сортотипов. В 1932 г. по итогам своих исследований В. В. Суворов опубликовал фундаментальную работу «Кормовые посевные травы Белорусской ССР», выдержавшую три переиздания. В данном труде приводилась морфологическая характеристика восьми видов возделываемых в Белоруссии кормовых культур, прилагались карты распространения этих видов по районам республики, причем по клеверу красному указывались районы распространения двух экотипов – одноукосного и многоукосного; также давались рекомендации для интродукции новых для Белоруссии видов. В 1934 г. В. В. Суворову, а в 1935 г. В. А. Кузнецову были присуждены ученые степени кандидата наук без защиты диссертации (Павлухин, Кириллов, 1994; Ульянова, 1994). Е. Н. Синской в 1934 г. Президиум ВАСХНИЛ присудил сразу две научные степени без защиты диссертации: доктора биологических и доктора сельскохозяйственных наук. (Агаев, Сазонова и др., 1994). В 1936 г. Е. Н. Синская и М. А. Шебалина опубликовали книгу «Селекция кормовых культур», которая до сих пор является ценным руководством для селекционеров. В 1936 г. П. А. Лубенец написал работу «Люцерна как исходный материал для селекции», где выделил 20 экотипов люцерны посевной (Лубенец, Хорошайлов и др., 1969). В 1936 г. под редакцией В. А. Суворова и А. Х. Ржехина опубликована крупная работа «Руководство по апробации сельскохозяйственных культур», том 2, посвященная масличным культурам и травам, в составлении которой приняли участие сотрудники ВИР и госсортосети. Основные разделы этого сборника написаны сотрудниками отдела кормовых культур (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968). М. А. Шебалина в 1936 г. начала работу с ежой сборной и тимофеевкой (Бухтеева, Раковская и др., 2002), а в 1937 г. возглавила группу злаковых трав отдела кормовых культур. По инициативе Е. Н. Синской была развернута большая работа по организации восьми зональных питомников, на которых изучался и отбирался лучший местный материал для использования в производстве (Кириллов, Пивоварова и др., 1994). Большая коллекция люцерны (124 образца) была высажена в 1940 г. на Павловской опытной станции, заложены питомники межвидовых гибридов и травосмесей с люцерной; злаковые травы на Павловской станции начали изучаться с 1937 г. (Шебалина, Мухина и др., 1974). В 1938 г. под редакцией Е. Н. Синской и В. В. Суворова и общим руководством Н. И. Вавилова опубликовано «Руководство по апробации сельскохозяйственных культур», том 4 (Лубенец, Хорошайлов и др., 1968).

После ареста Н. И. Вавилова в 1940 г. по приказу нового директора ВИР И. Т. Эйхфельда был уволен В. В. Суворов. С 1938 г. отделом заведовал Н. Г. Хорошайлов (Дзюбенко, Чапурин и др., 2007). В 1941 г. уходит из института Е. Н. Синская (Е. Н. Синская была возвращена к заведованию Отделом кормовых культур в 1957 году). В годы войны сотрудники отдела находились в эвакуации в Свердловской области на Красноуфимской станции, где продолжали поддерживать семена образцов кормовых культур из коллекции ВИР и даже проводить экспедиции для сбора кормовых по Уралу (Бухтеева, Раковская и др., 2002). В тяжелые военные и послевоенные годы, годы идейного и физического уничтожения последователей Н. И. Вавилова, в институте оставались сотрудники, которые сохранили коллекцию. Вернулась из эвакуации М. А. Шебалина. Ее рукой прошиты, прошнурованы военные и послевоенные каталоги отдела кормовых культур и стоит ее подпись как заведующей отделом. Сохранилась, а точнее, возродилась в середине 50-х годов виrowsкая школа ботанико-географического, морфолого-биологического и популяционного методов изучения многолетних кормовых растений. Подлинный расцвет деятельности отдела состоялся в 70–80-ые годы XX века, когда постоянно действующими экспедиционными отрядами была охвачена значительная часть территории Советского Союза, генофонд успешно пополнялся и изучался. В коллекцию кормовых культур были привлечены такие новые ценные кормовые культуры, как злаки (ломкоколосник ситниковый *Psathyrostachys juncea* и виды родов *Elymus*, *Leymus*), а также ряд новых бобовых культур (виды семейств *Polygonaceae*, *Chenopodiaceae*).

В настоящее время, по состоянию на 1 июля 2012 г., в основном каталоге коллекции отдела зарегистрировано 31606 образцов многолетних кормовых культур. К сожалению, часть образцов злаковых видов находится на грани жизнеспособности в связи с экономическим кризисом 90-х годов в стране и систематическим недофинансированием работы по пересеву коллекции. Следует отметить такие сложности в размножении и восстановлении всхожести образцов многолетних перекрестноопыляемых культур, как высокие требования к изоляции, большое количество растений в восстанавливаемом образце для сохранения генетической целостности, трех-четырёхлетний цикл репродукции. После строительства в главных зданиях ВИРа на Исаакиевской площади низкотемпературных хранилищ появились новые возможности по долговременному хранению коллекции. Проводится работа по массовой и планомерной закладке образцов на хранение в генный банк, работа по инвентаризации и пополнению коллекции.

К коллекции кормовых культур применимо все научно-теоретическое наследие Н. И. Вавилова и, в частности его практический метод эколого-географического испытания образцов, который является основой для интродукции новых видов и расширения границ растениеводства, в том числе на север. (Ярким примером успешной интродукции и продвижения культуры на север является массовое внедрение сортов козлятника восточного *Galega orientalis* Lam в Северо-Западном, Волго-Вятском регионе и даже в Заполярье).

Предоставить селекционным учреждениям исходный материал, отвечающий потребностям поставленной селекционной задачи и условиям конкретной зоны, сохранить уже созданное селекционерами сортовое разнообразие, а также природное разнообразие кормовых растений, существовавшее в Советском Союзе и существующее в России в настоящее время, – актуальные задачи отдела генетических ресурсов многолетних кормовых культур ВИР в наши дни.

Список литературы

- Агаев М. Г., Сазонова Л. В., Филатенко А. А. Синская Евгения Николаевна // Соратники Николая Ивановича Вавилова. СПб.: ВИР, 1994. С. 508–524.
- Бухтеева А. В., Раковская Н. В., Малышев Л. Л. Мария Александровна Шебалина (Серия «Люди науки»). СПб.: ВИР, 2002, 24 с.
- Вавилов Н. И. Азия – источник видов // Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. С. 334–337.
- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции // Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. С. 289–333.
- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы семеноводства // Сельское хозяйство. М., 1925. № 10–12. С. 113–119.
- Вавилов Н. И. Из эпистолярного наследия 1911–1928 гг. Научное наследие. Т. 5. М.: Наука, 1980. 428 с.
- Вавилов Н. И. Интродукция растений в советское время и ее результаты // Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. С. 402–417.
- Вавилов Н. И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. С. 127–134.
- Вавилов Н. И. Научное наследие в письмах: Международная переписка 1927–1930 гг. М.: Наука, 1997. Т. 2. 634 с.
- Вавилов Н. И. Отдел прикладной ботаники и селекции Государственного института опытной агрономии // Селекция и семеноводство в СССР: обзор результ. деятельности селекц. и семен. организаций к 1923 г. М.: Новая деревня, 1924 С. 31–46.
- Вавилов Н. И. Отдел прикладной ботаники и селекции // Известия государственного института опытной агрономии. 1924. Т. 2. Вып. 6. С. 209–223.
- Вавилов Н. И. Перспективы Майкопской селекционной станции // Семеноводство. 1933. № 5. С. 6–10.
- Вавилов Н. И. Проблема новых культур // Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. С. 234–260.
- Вавилов Н. И. Пять континентов // М.: Географгиз, 1962. 256 с.

- Дзюбенко Н. И., Чапурин В. Ф., Бухтеева А. В., Сосков Ю. Д.* Мобилизация и изучение многолетних кормовых культур в свете идей Н.И. Вавилова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 164. С. 153–163.
- Иванов А. И.* Люцерна. М.: Колос, 1980. 350 с.
- Косолапов В. М., Трофимов И. А., Трофимова Л. С.* Кормопроизводство – стратегическое направление в обеспечении продовольственной безопасности России // М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2009. 200 с.
- Кузнецов В. А.* Ареалы географического распределения важнейших кормовых видов клевера и люцерны // Тр. по прикл. бот. Л., 1926. Т. XVI. С. 55–88.
- Кузнецов В. А.* Новые кормовые культуры // Достиж. и перспект. в обл. прикл. бот., ген. и сел. Л., 1929. С. 309–327.
- Кириллов Ю. И., Пивоварова Н. С., Шутова З. П., Шебалина Мария Александровна* // В сб.: Сора́тники Николая Ивановича Вавилова. СПб.: ВИР, 1994. С. 579–584.
- Лубенец П. А., Хорошайлов И. Г., Шебалина М. А., Коликов М. С., Шутова З. П.* Исходный материал для селекции по кормовым культурам // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1968. Т. 39. Вып. 1. С. 196–224.
- Лубенец П. А., Хорошайлов И. Г., Шебалина М. А., Шутова З. П.* Исходный материал для селекции многолетних трав // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1969. Т. 41. Вып. 1. С. 186–220.
- Павлухин Ю. С., Кириллов Ю. И., Кузнецов Владимир Александрович* // Сора́тники Николая Ивановича Вавилова. СПб.: ВИР, 1994. С. 276–289.
- Регель Р. Э.* Организация и деятельность Бюро по прикладной ботанике за первое двадцатилетие его существования // Тр. по прикл. бот. и сел. СПб.: ВИР, 1915. № 4–5. С. 327–723.
- Синская Е. Н.* Экологическая система селекции кормовых растений // Прилож. № 62 к Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1933. 44 с.
- Ульянова Т. Н.* Суворов Владимир Васильевич // В сб.: Сора́тники Николая Ивановича Вавилова. СПб.: ВИР, 1994. С. 530–536.
- Шебалина М. А., Мухина Н. А., Шутова З. П., Кириллов Ю. И., Коломиец Т. А.* Итоги изучения коллекции кормовых культур на Павловской опытной станции ВИР // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1974. Т. 52. Вып. 2. С. 187–199.

**ГЕРБАРИЙ ВИР им. Н. И. ВАВИЛОВА (WIR) И ЕГО РОЛЬ В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМ
МОБИЛИЗАЦИИ, СОХРАНЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ
ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ**

Т. Н. Смекалова, Л. В. Багмет, И. Г. Чухина

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: l.bagmet@vir.nw.ru,
i.chukhina@vir.nw.ru, t.smekalova@vir.nw.ru

Резюме

В статье приведены данные о Гербарии ВНИИР им. Н. И. Вавилова, специализированной научной коллекции возделываемых и сорных растений (WIR): история Гербария, объем и структура коллекции, характеристика сохраняемых образцов, основные направления использования научного материала и перспективы развития.

Ключевые слова: гербарий, культурные растения и их дикие родичи, сорные растения, научная коллекция.

**VIR (N. I. VAVILOV INSTITUTE OF PLANT INDUSTRY) HERBARIUM (WIR)
AND ITS ROLE IN DECISION OF PLANT GENETIC RESOURCES MOBILIZATION,
CONSERVATION AND STUDYING PROBLEMS**

T. N. Smekalova, L. V. Bagmet, I. G. Chukhina

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

Summary

The main data about N. I. Vavilov Institute of Plant Industry Herbarium, scientific collection, specialized on crops and crop wild relatives, are done in the article: history of Herbarium, volume and structure of collection, characteristics of accessions, main directions of use for scientific material, perspectives of collection development.

Key words: herbarium, crops and crop wild relatives, scientific collection.

Введение

Гербарий Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова – специализированный гербарий культурных растений (КР) и их диких родичей (ДРКР) мирового значения; это указано в Меморандуме Международной конференции по сохранению ботанических коллекций, состоявшейся в Санкт-Петербурге в 1993 г. (Меморандум..., 1993). В 1974 г. Гербарий ВИР был зарегистрирован в международной базе данных гербариев «The Index Herbariorum», где регистрируются все крупные гербарии мира независимо от их ведомственной принадлежности (в настоящее время в «Индексе» насчитывается 3293 гербария из 168 стран, в которых работают 10 060 ботаников); ему был присвоен международный индекс (акроним) “WIR” (акроним – уникальный буквенный код, составленный из 1–6 букв английского алфавита, например LE, MW, MHA, который используется в качестве универсальной ссылки на место хранения гербарных образцов, цитируемых в ботанических научных работах) (Index..., 1974).

За исключением небольших гербарных коллекций культивируемых растений, имеющих в некоторых ботанических садах, в мире известны лишь три крупных гербария, специализирующихся на возделываемых растениях: гербарий Л. Х. Бейли (Bailey) в Итаке, США (НВ), сохраняющий около 860 000 гербарных листов, примерно четвертую часть которых составляет гербарий культурных и экономически важных растений Европы, Америки и Китая; гербарная коллекция генбанка Германии (IPK), Гатерслебен (GAT) – 415 888 гербарных листов культурных растений и их диких родичей (значительную часть этой уникальной коллекции составляют культурные растения из тропических регионов) и гербарий ВИР (WIR), включающий около 326 000 листов культурных растений и их диких родичей из различных стран мира, а также сорных растений с территории СССР: “Specializes in cultivated flora the USSR and other countries; including wild relatives of cultivated plants; weedy plants of the USSR and other countries” (Index..., 1974).

Из истории Гербария ВИР

История создания гербария культурных растений тесно связана с историей Всероссийского института растениеводства, которая начинается 27 октября 1894 г., когда был подписан приказ об организации Бюро по прикладной ботанике при Ученом комитете Министерства земледелия и государственных имуществ царской России. В задачи учреждения входило изучение (инвентаризация) состава отечественных возделываемых и сорных растений, а также оказание консультаций по этим вопросам. Сбор образцов семян, изучение и систематизация возделываемых и сорных растений осуществлялись одновременно с составлением гербария по изучаемым культурным и сорным растениям. В одном из номеров "Трудов бюро по прикладной ботанике" были опубликованы правила представления гербарного материала для определения и одновременно сообщалось об обязательном оставлении экземпляра определяемого растения в гербарии.

Начиная с 1910 г., сведения о пополнении гербария и проведенной работе по определению видов публиковались в кратких отчетах о деятельности Бюро по прикладной ботанике. В 1910 г. в гербарии числилось более 12 000 листов из более чем 6000 местонахождений. "Главное назначение гербария – быть хранилищем гербарных экземпляров видов, собранных авторами отдельных статей, опубликованных в "Трудах Бюро" и вошедших в эти статьи, чтобы служить документом на случай проверки приводимых в статье определений", – писал руководитель Бюро по прикладной ботанике Р. Э. Регель в 1915 г. (Регель, 1915). В гербарий активно поступали образцы видов, разновидностей и форм отечественных сортов-популяций культурных растений, в частности 54 новые разновидности ячменя, выделенные Р. Э. Регелем. Коллекция ячменей Роберта Эдуардовича, коллекция овсюгов (более 500 листов из различных регионов России) и сорняков Курской губернии А. И. Мальцева легли в основу гербария. Несмотря на то, что все сотрудники бюро занимались составлением гербария изучаемых культурных растений, в первое десятилетие своего существования гербарий включал, главным образом, образцы сорных и дикорастущих растений. До настоящего времени сохранилось наибольшее количество гербарных образцов из сборов Р. Э. Регеля, А. И. Мальцева, К. А. Фляксбергера.

В 1920 г. руководство Отделом прикладной ботаники и селекции, так стало называться с 1916 г. Бюро, было передано молодому профессору Н. И. Вавилову. С первых же лет работы с коллекциями Николай Иванович поставил задачей создание гербария, который бы отражал систематическое и географическое разнообразие по каждой культуре: «До настоящего времени все внимание ботаников было сосредоточено на изучении диких растений. Не меньшее право на ботанико-географическое изучение имеют возделываемые растения, особенно такой страны, как Россия, с ее разнообразием сортового состава, наличием целых об-

ластей, различающихся как по составу культур, так и по составу сортов» (Вавилов, 1924). По идее Вавилова, гербарий в первую очередь должен был характеризовать видовой и сортовой состав коллекции института в качестве зафиксированного оригинального материала. "В 1923 году закончен гербарий пшениц, ячменя и некоторых бобовых растений и приступлено к созданию гербария по другим возделываемым растениям», – отмечает Николай Иванович. – «Создавая гербарий возделываемых растений, Отдел имел в виду собрать образцы всех сортов культурных растений, привести их в строго систематический и географический порядок, чтобы каждый, интересующийся той или иной культурой мог бы быстро ориентироваться ботанически в сортовом составе того или другого растения" (Вавилов, 1924).

Несмотря на то, что создание гербария возделываемых растений началось в первые годы существования Бюро по прикладной ботанике, основной фонд гербария института практически создан по инициативе известного ботаника Петра Михайловича Жуковского. По приглашению Н. И. Вавилова в 1925 г. П. М. Жуковский приступает к работе в институте ученым-специалистом по южным культурам, а уже в 1927 г. он организует гербарий культурных растений как самостоятельное научное подразделение. Все гербарные листы, хранившиеся в отделах и у сотрудников института, были переданы в Общий Гербарий института (Соратники Н. И. Вавилова..., 1994, с.168).

В 1923 г. начались планомерные многочисленные экспедиции ВИР в самые разные уголки земного шара, результатом которых был собранный богатейший материал, значительно пополнивший как семенную, так и гербарную коллекции института. В первую очередь это долговременные экспедиции самого Н. И. Вавилова за рубеж: Афганистан (1924), страны Средиземноморья и Передняя Азия (1926), Эфиопия (1927), Западный Китай, Корея, Япония и Средняя Азия (1929), Канада, Центральная и Южная Америки (1932–1933). Много ездили в те годы и другие сотрудники института. Среди самых значительных по объему и уникальности материала, собранного для коллекции ВИР как его сотрудниками, так и сотрудниками других организаций, следует назвать экспедиции В. Е. Писарева в Монголию, П. М. Жуковского в Малую Азию, С. М. Букасова, Ю. Н. Воронова и С. В. Юзепчука в страны Латинской Америки, Е. Г. Черняковской в Афганистан, М. Г. Попова в Западный Китай, Е. Н. Синской в Японию, В. В. Марковича в Индию, Китай, Японию и др. Ими доставлен обширный гербарий по многим культурам. Привозили гербарий и из экспедиций по Советскому Союзу: Н. И. Вавилова – в Хиву, Хорезмский оазис (1925), районы Средней Азии (последующие годы), республики Кавказа и Закавказья (1933–1939); Н. Н. Кулешова и В. В. Пашкевича – в Азербайджан (1926); Е. Н. Синской и Н. В. Ковалева – по Кавказу (1926); Н. П. Горбунова – на Памир (1927) и др. Всего в довоенные годы было организовано около 200 экспедиций по стране и за ее пределами (Базилевская и др., 1991; Щербаков, 1969; Щербаков, Чикова, 1971).

В 1931 г. в гербарии начал работать известный ботаник-географ Евгений Владимирович Вульф, назначенный в 1935 г. заведующим Отделом географии, экологии и гербария. В эти годы гербарий пополнился большим количеством новых образцов. Тогда же началось устройство гербария как научной коллекции. Были приобретены специальные шкафы и картонные коробки для хранения гербария. Для удобства пользования гербарием была составлена карта-тека и принята определенная система расположения гербария по основным флористическим областям, которые установил Е. В. Вульф на основе изучения географии растений.

В 1941 г. работы с гербарием полностью прекратились, так как здание, где он размещался, срочно надо было освободить под госпиталь. Шкафы и гербарные коробки переносились сотрудниками через площадь в основное здание ВИР. Там гербарий разместили в коридорах и проходах. В результате, гербарий сильно пострадал, а картотека погибла.

После окончания войны отдел систематики, экологии и географии культурных растений, куда входил и гербарий, возглавила Е. Н. Синская. Под ее руководством была кро-

потливо и бережно восстановлена утраченная картотека, реставрированы поврежденные гербарные образцы. Сотрудниками института было заново учтено и разложено более 90000 гербарных листов.

В послевоенные годы коллекция продолжала расти, и основным источником ее пополнения стала уникальная коллекция возделываемых растений. Проводились сборы сортов, видов и форм. Гербаризировались также наиболее интересные формы и новые сорта из карантинных питомников. Привозили гербарий и из возобновившихся экспедиций. Поступления в коллекцию института из зарубежных стран начались после 1953 г. путем выписки семян через отдел интродукции. Кроме того, возобновилась организация зарубежных экспедиций, из которых специалисты ВИР привозили не только интересные для коллекции ВИР образцы семян, но и большое количество ценного гербария. Впервые был доставлен из Китая оригинальный гербарий плодовых и овощных растений; привезены ценные образцы из Индонезии и Ирака; пополнился гербарий кормовых трав образцами из Монголии. Возобновились экспедиции по стране. В это время был создан гербарий, главным образом дикорастущих кормовых трав из Средней Азии и Сибири, Кавказа, Закавказья. Гербаризация новых поступлений возделываемых растений в карантинных питомниках и коллекциях проводилась ежегодно. За период с 1945 по 1960 гг. гербарная коллекция пополнилась семнадцатью тысячами листов (Щербаков, 1969; Щербаков, Чикова, 1971).

С 1966 по 1977 год отделом руководил член-корреспондент АН Туркменской ССР В. В. Никитин, известный в стране специалист по сорным растениям. С его приходом осуществились широкомасштабные исследования сорных растений. Были организованы ежегодные экспедиции по стране, из которых сотрудниками отдела привозилось большое количество гербария сорных растений и диких родичей культурных растений. В результате, за эти годы коллекция пополнилась более чем на 100 тыс. гербарных листов. Значительно вырос в эти годы гербарий сорных растений. По инициативе В. В. Никитина началось создание обменного гербарного фонда, и стали выпускать списки видов – "Delectus plantarum", гербарные образцы которых предлагались в обмен. Каждый такой выпуск содержит список из нескольких десятков видов растений – представителей отечественной флоры, что позволяет вести регулярный обмен со всеми ведущими ботаническими учреждениями мира и пополнять гербарий образцами отсутствующих в нашей флоре форм. Это чрезвычайно важно, поскольку изучение потенциала вида невозможно без знания разнообразия его форм в разных частях ареала вида, при этом часть ареала может находиться за пределами территории нашей страны.

В 1977–1983 гг., когда отделом заведовала Ольга Николаевна Коровина, большое внимание было уделено изучению и сохранению диких родичей культурных растений. Многочисленные экспедиции, проведенные в эти годы, дали не только обширный материал для издания ряда каталогов, но и позволили существенно пополнить гербарий диких родичей и сорных растений. Пополнение гербария осталось одной из основных задач отдела и в 1983 – 1992 гг., когда отделом заведовал Махмуд Гаджимурадович Агаев. С 1993 по 2002 гг. отдел был преобразован в группу систематики, гербария и сорных растений, которой руководила Н. Н. Лунева; группа входила в состав отдела интродукции и систематики. Основным направлением работы в этот период по-прежнему оставалось пополнение, изучение и сохранение гербарной коллекции, которая насчитывала более 250 тыс. гербарных листов. В эти годы была создана база данных «Гербарий ВИР» и начато создание базы данных «Дикорастущие родичи культурных растений России».

В настоящее время гербарий ВИР сохраняется в отделе агроботаники и сохранения *in situ* генресурсов растений и является основным материалом для различных исследований и разработки методов и приемов сохранения культурных растений, их диких родичей и сорных растений.

Структура гербария ВИР

В настоящее время гербарная коллекция ВИР включает в себя следующие составные части.

1. **Основной гербарий.** Фонд состоит из гербарных образцов культивируемых растений – селекционных сортов и староместных популяций из разных стран мира как современных, так и возделывавшихся в прошлом. Здесь же сосредоточены образцы диких родичей культурных растений, представленные, с одной стороны, в возможно более полном объеме таксономических единиц, отражающих их внутривидовую изменчивость, с другой стороны – во всем их географическом многообразии (из различных частей ареала каждого вида). Таким образом, коллекция наглядно иллюстрирует и фактически подтверждает теории Н. И. Вавилова о дифференциальной систематике и географии культурных растений, об изменчивости признаков в зависимости от географической приуроченности растений и др. (Вавилов, 1931; Вавилов, 1962; и др.). Коллекция насчитывает около 250 000 гербарных листов, которые относятся к 584 родам из 104 семейств. Наиболее широко представлены семейства *Poaceae* (Мятликовые) – 1203 вида; *Fabaceae* (Бобовые) – 1138 видов; *Rosaceae* (Розоцветные) – 764 вида; *Solanaceae* (Пасленовые) – 312 видов; *Malvaceae* (Мальвовые) – 186 видов; *Lamiaceae* (Яснотковые) – 132 вида и *Asteraceae* (Астровые) – 130 видов.

2. **Общий гербарий.** Назначение фонда – представить мировое разнообразие таксонов, не входящих в объекты исследования основной тематики ВИРа. Это вспомогательный гербарий, характеризующий, например, состав альпийских лугов высокогорий Северного Кавказа или состав ценопопуляций рябины сибирской в Южно-Сахалинском флористическом районе. Этот гербарий может быть использован для широкомасштабных исследований таксонов надвидового ранга; для анализа популяций различных таксонов родичей культурных растений; для подготовки монографий родов, в которых необходимо учитывать родственные связи между таксонами; для подготовки “Флор” различных территорий, а также для географических, экологических и систематических сводок. Кроме того, этот гербарий пригоден для специальных исследовательских программ по изучению сельскохозяйственных, медоносных, декоративных, лекарственных растений, для работ по луговодству и лесоводству, для изучения локальных фитоценозов и т. п. На сегодняшний день фонд насчитывает 7011 образцов в количестве 8074 гербарных листов.

3. **Гербарий сорных растений** отражает весь видовой состав растений, засоряющих посевы сельскохозяйственных культур России и сопредельных стран (в основном в границах бывшего СССР). Насчитывает более чем 60 000 листов, относящихся к 93 семействам, 845 родам, 3507 видам (Шипилина, 2011). Эта часть гербария ВИР ведет начало с 1 апреля 1908 г., с момента начала работы А. И. Мальцева в Бюро по прикладной ботанике, куда он был приглашен Р. Э. Регелем как специалист по сорным растениям; в основу коллекции сорных положен его личный гербарий (Гончаров, 2004; Бахарева, Мигушова, 1994; Ульянова, 1994; Ульянова, 2005). В пополнении коллекции принимали участие такие известные ученые, как А. В. Вазингер, С. С. Ганешин, А. А. Гроссгейм, Ф. И. Мальков, В. В. Никитин, И. К. Пачоский, Р. Э. Регель, Е. А. Столетова, В. Г. Траншель, Т. Н. Ульянова и многие другие (Камелин, Ульянова, 1996).

4. **Типовой гербарий (гербарий номенклатурных типов)** включает 620 типовых гербарных образцов таксонов различного ранга, от рода до формы, из 23 семейств и 47 родов. Из-за специфики исследований ВИР, сосредоточенных главным образом на внутривидовых объектах (с целью выделения перспективных для селекции форм), фонд состоит в основном из номенклатурных типов, относящихся к внутривидовым таксонам. Назначение номенклатурных типов регламентируется Международным кодексом ботанической номенклатуры (МКБН) (Международный..., 2009) и Международным кодексом номенклатуры

культурных растений (МКНКР) (International..., 2009). Номенклатурный тип (typus) – «это элемент, с которым постоянно соединено название таксона, независимо от того, правильное это название или синоним» (Международный..., 2009). Основное назначение типового гербарного образца – быть уникальным материальным подтверждением существования таксона, типом которого он является, и носителем его названия; кроме того, он дает возможность рассмотреть все диагностические признаки, которыми оперирует исследователь при описании таксона, включая их в первоописание.

В гербарии ВИР хранятся аутентичные образцы и типовые экземпляры новых таксонов, описанных Н. И. Вавиловым, П. М. Жуковским, С. М. Букасовым, С. В. Юзепчуком, Е. Н. Синской, О. Н. Коровиной (Бондаренко), Богушевским, В. Д. Кобылянским, Т. Н. Ульяновой и многими другими исследователями. За последние десятилетия гербарный фонд пополнился экземплярами номенклатурных типов таксонов разного ранга, действительно обнародованных, согласно требованиям Международного кодекса ботанической номенклатуры: *Prunus* (1987, 1991 гг., автор – Лунева.), *Citrus* (1987 г., автор – Карая.), *Linum* (1987 г., автор – Черноморская.), *Triticum* (авторы – Удачин, Потокина, 1987 г.; Семенова, 1987 г.; Житенев, 2001 г.), *Coriandrum* (1990 г., авторы – Иванова, Столетова.), *Bromopsis* (1990 г., авторы – Сосков, Сосняков.), *Trigonella* (1990 г., авторы – Сосков, Байрамов.), *Lathyrus* (1991 г., автор – Смекалова.), *Panicum* (1991 г., авторы – Красавин, Ульянова.), *Feijoa* (1991 г., автор – Воронова.), *Cicer* (1997 г., автор – Сеферова.), *Pisum* (2001 г., авторы – Сердюк, Станкевич.), *Lonicera* (2007 г., автор – Плеханова.), *Aegilops* (2009 г., автор – Антонов.) и др. (Коллекция номенклатурных типов гербария ВИР).

5. Обменный гербарий. Обязательным условием существования гербарной коллекции является взаимный обмен гербарными образцами с другими ботаническими коллекциями мира. Для полноценного гербарного обмена и был создан обменный фонд, который включает более 14 тыс. гербарных листов. Для создания фонда осуществлялся сбор по 40 – 60 растений одного и того же таксона из одного местонахождения. Состав обменного фонда представлен на сайте института (www.vir.nw.ru) и включает в себя опубликованные за все годы выпуски “*Delectus plantarum*”. Обмен осуществляется по запросам научных учреждений.

Основные направления использования гербария ВИР как фундаментального научного материала

Создание и сохранение уникального гербария ВИР следует считать одним из главных достижений института, ибо цели и задачи гербариев в современной науке весьма многообразны, а гербарный образец, используемый для определенных целей (например, в систематике или при ваучеризации образцов семенных коллекций) не может быть заменен никакими другими образцами (семенами, колосьями, фотографиями и др.). Чрезвычайно важное свойство гербарного образца – его многофункциональность. Собранный однажды, гербарный образец становится бесценным материалом для многих других исследований, для извлечения новой информации и проверки сделанных прежде заключений.

В первую очередь гербарий используется для изучения морфологии растений. Благодаря тому, что при образовании гербария ВИР его создатели не ограничились сбором сортов культивируемых растений, а уделили огромное внимание диким родичам, удалось избежать узкой специализации и однобокости коллекции. Образцы одного вида, собранные из разных мест произрастания, дают представление о его индивидуальной, географической и экологической изменчивости (Агаев и др., 1994). Эти сведения чрезвычайно важны, поскольку изучение культурного растения невозможно без выявления его происхождения, эволюции, потенциала изменчивости, т. е. без изучения одновременно с ним всех таксонов вида, в состав которого оно входит, и особенностей всех его дикорастущих родичей. Морфологические

признаки таксонов различного ранга важны как для оценки весомости любого признака при классификации родственных групп растений, так и для оценки эволюционной значимости изменений признаков в морфогенезе этих групп, происходящих в ходе филогенеза. Построению таксономической системы должно предшествовать изучение возможно большего числа отдельных структур данного таксона (Вавилов, 1962; Тахтаджян, 1966; Дорофеев, 2004; Смекалова, 2007; Таловина, Смекалова, 2011; и др.). Примером таких исследований может служить комплексный анализ морфологических признаков видов рода Донник Hill. (Таловина, Смекалова, 2011). На территории России и сопредельных стран (в границах бывшего СССР) род представлен 13 видами, объединенными в 2 подрода: 11 видов входят в типовой подрод (*M. albus* Medik., *M. altissimus* Thuill., *M. arenarius* Grec., *M. dentatus* (Waldst. & Kit.) Pers., *M. hirsutus* Lipsky, *M. officinalis* (L.) Pall., *M. polonicus* (L.) Pall., *M. scythicus* O. E. Schulz, *M. suaveolens* Ledeb., *M. tauricus* (Bieb.) Ser., *M. wolgicus* Poir.), 2 – в подрод *Micromelilotus* O. E. Schulz (*M. indicus* (L.) All., *M. spicatus* (Sm.) Breistr.). Для построения системы рода, уточнения положения в ней отдельных видов и анализа их внутривидовой структуры необходимы изучение максимально возможного числа морфологических признаков вегетативных и генеративных органов и оценка их таксономической значимости. В комплексный анализ морфологических признаков донников было включено 24 наиболее таксономически важных признака, исследованных на живом (природные ценопопуляции в различных регионах России, Кавказа и Средней Азии) и гербарном (более 1800 листов из различных частей ареала рода) материале (Таловина, Смекалова, 2011). Для выявления структуры взаимосвязи морфологических признаков исследованных видов проведен факторный анализ по методу главных компонент. В результате анализа были выделены 2 фактора, охватывающие наибольшую величину изменчивости, связанные с продолжительностью жизненного цикла, количественными и качественными признаками генеративных органов растений, а также качественными признаками вегетативных органов (листочков). По шкале действия первого фактора резко обособились два вида подрода *Micromelilotus* – *M. indicus* и *M. spicatus* (самые низкорослые, с плотной короткой или удлиняющейся при плодах кистью, с округлой формой бобов и бугорчатой поверхностью семени, листочки широкоэллиптические, с притупленной, срезанной верхушкой и крупнозубчатым краем); по отношению ко второму фактору эти виды разнятся между собой, так как у *M. indicus* голая завязь, у *M. spicatus* – опушенная. Для другой группы видов (*M. arenarius*, *M. polonicus*, *M. scythicus*, *M. wolgicus*) общими являются удлиненно-эллиптическая форма и гладкая поверхность семени, ланцетная форма боба, рыхлое соцветие. Эти виды (за исключением *M. wolgicus*) отличаются наибольшей для рода высокорослостью, ланцетной формой листочков, которые имеют заостренную верхушку листочка и край – от малозубчатого до цельного. Таким образом, исследованные виды образуют группы, подтверждающие правомерность разделения рода на подроды в системе (Schulz, 1901). Кроме того, морфологические признаки видов типового подрода показывают, что некоторые его представители существенно отличаются друг от друга по исследованным морфологическим признакам, это дает возможность выделения в системе рода таксонов надвидового ранга, а для уточнения положения в системе рода и объема других видов, при всей их неоднородности, требуется привлечение дополнительных признаков.

Гербарий служит основой для работ по систематике растений, несмотря на успешное применение в современных исследованиях по систематике методов цитологии, анатомии, биохимии, молекулярной биологии и др. Он, безусловно, останется таковым и в будущем, поскольку гербарий – это специальная научная коллекция определенным образом обработанных и документированных растений, и любое исследование по систематике начинается с изучения максимально возможного гербарного материала.

С материалами гербария ВИР активно работают представители других ботанических учреждений России и зарубежных стран. Результаты исследований вошли в многочисленные

публикации и монографические обработки различных родов и отдельных видов, в том числе – в томах «Культурной флоры...»: вика, нут, эгилопс, картофель и многие другие (Репьев, 1999; Сеферова, 1995; Slageren, 1994; Maxted, 1995; Ovchinnikova et al., 2011; и др.). В то же время нельзя не отметить, что несоблюдение требований МКБН и МКНKP (ICBNCP) приводит к тому, что ряд таксонов, описанных монографами различных родов или специалистами по разным культурам, являются незаконными, так как зачастую не имеют латинского диагноза или нетипифицированы, или недействительно обнародованы. Так, многочисленные внутривидовые таксоны *Solanum andigenum*, описанные известным систематиком картофеля В. С. Лехновичем, сопровождаются только русскими диагнозами, неверно цитируются типы (не цитируется гербарная этикетка) (Лехнович, 1971). По той же причине почти все таксоны, выделенные и описанные Н. В. Ковалевым в роде *Prunus* L. (Ковалев, 1935) на основе огромного объема проведенных им экспедиционных и лабораторных исследований, не считаются законными. Это дает право другим ботаникам не учитывать названия таксонов, предложенные автором, и, используя накопленный им обширный материал, публиковать свои системы и давать тем же таксонам свои (при этом – законные) названия и вообще не ссылаться на его систему. В подобных случаях и сами авторы незаконно опубликованных таксонов, и то или иное научное учреждение, в котором проведено исследование, утрачивают право приоритета в области систематики и номенклатуры. С другой стороны, использование незаконных номенклатурных комбинаций вносит путаницу и приводит к взаимонепониманию при общении с коллегами, вызванному употреблением разных названий для одних и тех же таксонов.

Гербарные образцы коллекции ВИР активно цитируются не только в таксономических сводках, но и в работах, посвященных исследованиям по анатомии, географии, физиологии растений, палеоботанике, археологии и другим научным дисциплинам (Таловина, Смекалова, 2011; Чухина, Шитов, 2008; Сеферова, Подольная, 1996; и др.).

В последние годы увеличивается поступление в гербарий образцов, документирующих флористические, интродукционные, молекулярно-генетические и другие исследования. В частности, собраны и включены в коллекцию тысячи гербарных листов при изучении диких родичей культурных растений Лужского района Ленинградской области (коллектор – Шипилина, 2004–2010 гг.), северных регионов европейской части России (коллектор – Жук, 2008–2011 гг.), Алтая и Сибири (коллектор – Чухина, 1995–2011 гг.), Северного Кавказа (коллекторы – Багмет, Смекалова, 2006, 2007, 2009, 2010 гг.) и других регионов России. Гербарий дикого и культурного ячменя, собранный в разные годы на территории СССР, используется сотрудниками Института археологии кембриджского университета для моделирования физиологических процессов при изучении старения семян (Lister, 2008). Семена, взятые с гербарных листов различных видов рода *Melilotus* L. (донник) из разных частей ареала рода, использованы для проведения сравнительно-анатомического исследования структуры спермодермы (Таловина, 2011). Пыльца гречихи и других культурных растений (преимущественно злаков) из гербария ВИР использована экологами для сравнительно-палинологического анализа и обоснования прогнозов по загрязнению окружающей среды (Дзюба, Сорокин, 2003).

Гербарий ВИР служит основным рабочим материалом для изучения географических особенностей культурных растений, их диких родичей и сорных растений. При построении карт ареалов таксонов различного ранга гербарный материал имеет преимущества: он исключает ошибки в названиях растений (исследователь имеет возможность убедиться в корректности определения, так как видит перед собой растение); позволяет использовать географическую информацию с этикетки гербарного листа, как правило, достаточно подробную; удобен в смысле возможности доступа к обширной географической информации, аккумулированной в одном месте. Именно гербарий ВИР был использован в значительной степени при построении карт ареалов культурных растений России и их диких родичей (www.agroatlas.spb.ru).

Неоценимо значение гербария при решении проблем мобилизации культурных растений и их диких родичей. Разрабатывая основные положения теории мобилизации генетических ресурсов растений, Н. И. Вавилов считал, что, прежде всего, необходимы научное обоснование самой идеи мобилизации и разработка методики поисковой работы, направленной на овладение растительными богатствами мира. Поэтому уже с первых шагов исследований в области растениеводства ему стала ясна необходимость широкого подхода к мобилизации растительных ресурсов, прежде всего в целях их правильного использования для улучшения сортов существующих культур. Главная идея, положенная в организацию экспедиций как основного пути мобилизации, – глубокий и всесторонний анализ закономерностей эволюции культурных растений, глубоко связанных с историей земледельческой культуры в целом, детальная ботанико-географическая характеристика объектов исследования – культурных растений и их диких родичей (Вавилов, 1931). Сегодня организация экспедиционных обследований той или иной территории и сбор образцов для включения в коллекцию генбанка невозможны без предварительного изучения сохраняемого гербарного материала и литературных источников, включающих данные по систематике, географии и экологии объектов сбора, прежде всего – в центрах происхождения культурных растений.

Особенно ценен гербарий культурных растений, собранный в различных экологических зонах, потому что позволяет определить территорию поиска образцов с уникальными хозяйственно ценными признаками: устойчивых к избыточному засолению, увлажнению, крупноплодных, высокорослых и др. На материале гербария можно проследить распространение видов и форм диких родичей культурных растений, потенциально пригодных для использования в селекционном процессе. Так, в пределах СССР установлены географические районы с максимальным разнообразием морфологических признаков видов рода *Vicia* L. (Вика), в том числе – крупносемянных, с максимальным числом семян в бобе и другими признаками (Репьев и др., 1999). Для коллекторов генофонда вики с этой точки зрения наибольший интерес представляют районы Российского Кавказа. Полученные данные первоначально важны для разработки стратегии мобилизации генофонда *Vicia*.

Другое важное назначение гербарной коллекции ВИР – документировать состав культурной флоры, дать полные и надежные сведения об изменении культурной флоры разных регионов за разные периоды времени (динамика состава). В частности, в гербарии сохраняются многочисленные стародавние сорта-популяции, возделывавшиеся в прошлом, в настоящее время уже нигде не встречающиеся. Они служат ценным свидетельством истоков развития различных культур и определяют территории поиска новых форм для селекции.

В работах по интродукции, выведению новых и улучшению старых сортов растений гербарный образец является документом, свидетельствующим о том, с какими именно растениями велась та или иная интродукционная или селекционная работа. Гербарий культурных растений позволяет судить об идентичности репродукций разных лет и оригинала (образца, первым поступившего на хранение). Кроме того, сохраненные оригинальные образцы сортов представляют собой документ для апробации. Именно по гербарным образцам, собранным в разные периоды развития той или иной культуры, можно проследить, какие изменения претерпевает культурное растение в процессе многолетней репродукции. Более того, результаты комплексного, всестороннего анализа гербарных материалов в значительной степени позволяют определять стратегию интродукции культурных растений в целом. Активно используются гербарные образцы специалистами, изучающими флористический состав (флору) или состав диких родичей культурных растений того или иного географического региона, в составлении определителей, используемых для идентификации произрастающих там растений. При использовании большого количества доступного гербарного материала возможно установить закономерности изменчивости различных признаков растений в пределах той или иной территории (локальной флоры). Гербарий также предоставляет возможность

изучения состава растительности, в том числе – ее изменений с течением времени (динамики). В тех случаях, когда те или иные виды относятся к числу исчезнувших, экземпляры, сохранные в гербарии, могут представить единственный отчет об их оригинальном распространении. Такие данные необходимы, в частности, для экологов, которые используют их для отслеживания изменений в климате и воздействия человека на природу.

При разработке конкретных рекомендаций по сохранению экономически первостепенно важных или редких видов из числа ДРКР *in situ*, т. е. в составе природных растительных сообществ в местах их произрастания, особенно актуально выявление мест сосредоточения видового или формового их разнообразия на разных территориях в различных местобитаниях. Такую уникальную возможность предоставляет географическая и экологическая информация с гербарных этикеток.

Современный уровень использования обширной информации, накопленной в коллекциях генетических ресурсов, в том числе – в гербарии, требует оперативных приемов ее использования. В связи с этим в гербарии создана база данных (БД) «Гербарий ВИР (WIR)», в которую вошла информация гербарных этикеток сохраняемых образцов и начат ввод иллюстраций (фото гербарного образца). Практически работа завершена для блока БД «Номенклатурные типы в гербарной коллекции ВНИИ растениеводства имени Н. И. Вавилова (WIR)» (Чухина, Смекалова, 2006). При помощи ИПС «Гербарий ВИР» оказалось возможным интенсифицировать работу с гербарной коллекцией по следующим направлениям: оценке представленности видового и формового разнообразия ДРКР в пределах ареала или конкретного региона на разных таксономических уровнях (от семейства и ниже) для планомерного пополнения гербарной коллекции и для получения дополнительной информации по интенсификации работы селекционеров; использованию БД как справочной информации при апробации сортов; изучению по гербарным образцам морфологических признаков видов и сортов, широко представленных в гербарии ВИР, для целей систематики и селекции; разработке теоретических и методических аспектов выделения территорий для сохранения *in situ* генресурсов растений; разработке стратегии интродукции и многому другому.

Ценность и значение гербария определяются не только общим количеством образцов и даже не столько его уникальностью, сколько интенсивностью и продуктивностью использования его фондов. Гербарий – это научный материал, который, согласно международным правилам, открыт и доступен для работы широкого круга специалистов. За годы существования фонда его посетили десятки тысяч отечественных и зарубежных пользователей, для сотен ученых он явился научным материалом первостепенной важности, на базе которого написаны многочисленные научные труды. С гербарием ВИР связаны имена знаменитых коллекторов, таких как Р. Э. Регель, Н. И. Вавилов, П. А. Баранов, М. Г. Попов, Е. Н. Синская, П. М. Жуковский, Ю. Д. Цинзерлинг, М. А. Розанова, Е. А. Столетова, С. М. Букасов, С. В. Юзепчук, И. К. Пачоский, А. А. Гроссгейм, В. В. Никитин, Т. Н. Ульянова, А. К. Станкевич и многих других. Их гербарий сохраняется в фонде и доступен для исследований. С гербарным материалом коллекции работали такие известные монографы, как M. van Slageren (*Aegilops* L.), N. Maxted (*Vicia*), B. R. Baum (*Avena* L.), C. Ochoa (*Solanum* L.) и др. (Baum, 1977; Maxted, 1995; Ochoa, 1990; Slageren, 1994; и др.).

Не следует забывать, что каждый гербарный лист – предмет культуры и памятник науки. Целый ряд отечественных ученых, по данным БИН имени В. Л. Комарова РАН (rasl.ru/e_resours/Gerbary_bin), имеют огромное число ссылок в качестве коллекторов гербария: Георг-Франц Гофман, Г. С. Карелин, К. И. Максимович, П. С. Паллас, Н. С. Турчанинов и др. К числу коллекторов-любителей, чьи сборы сегодня активно востребованы, относятся: Н. В. Гоголь, П. А. Демидов, А. С. Строганов, Е. П. Фадеева-Долгорукова, семья А. С. Пушкина, Е. П. Шереметева; сборы последней можно найти в гербарии ВИР.

Заключение

Использование гербария в научных целях создает особую специфику работы с ним, повышает значение гербарного материала и как научной базы, и как собрания исторических документов, фиксирующих этапы творческой деятельности ботаников и этапы развития биологической науки и отдельных ее отраслей – в целом. В настоящее время, в связи с глобальным экологическим кризисом, повысился интерес к гербарным коллекциям как к основным объектам многих направлений исследований, нередко становящимся и единственными достоверными свидетельствами былого распространения видов вследствие их вымирания. В этом смысле значение гербария культурных растений, специфика, структура и основные направления использования которого были определены Н. И. Вавиловым еще в начале XX века, трудно переоценить – это прежде всего уникальное документальное подтверждение состава (сортимента) культур в целом и их динамики (в том числе эрозии) – в частности. Кроме того, это – базовый научный материал для комплексного изучения генетических ресурсов растений, формирования стратегий *ex situ* и *in situ* их сохранения и определения основных направлений их использования. Поэтому те генбанки, которые обладают гербарными коллекциями генетических ресурсов растений, имеют бесспорное преимущество.

При современном развитии методов молекулярной биологии можно уточнить систематическое положение растений и, что еще важнее, сохранить наследственную информацию, что послужит в будущем реализации возможности воспроизведения утраченных видов. Один из путей сохранения такой информации – в гербарных коллекциях, которые, вероятно, можно рассматривать и как депозитарии генетической информации для технологий будущего.

Современная компьютерная техника позволяет вести оперативный поиск и обмен научной информацией с мировым научным сообществом, электронные форумы предоставляют возможность проведения научных дискуссий и обмена мнениями по ряду научных проблем. С появлением электронного изображения гербарного образца обмен информацией между учреждениями, имеющими гербарии, становится особенно эффективным. Оцифровка типовых материалов крупнейших гербариев мира сделала их общедоступными. Многие гербарии завершили создание «Электронных гербариев», незаменимых при проведении научных изысканий и практических работ в области сравнительной морфологии, систематики, экологии растений, фитоценологии, палеоботаники, флористики, ботанической географии, филогении, декоративного цветоводства, лесоводства, ресурсосведения и многих других. Одна из первоочередных задач гербария ВИР – стать полноправным участником международного проекта по обмену гербарной информацией.

В улучшении гербарного дела (хранения, пополнения, эффективного использования коллекции) очень многое может и должно быть сделано по части упорядочения и модернизации гербарной технологии на всех этапах – от сбора образца в поле до комплектования, сохранения коллекции и использования ее фондов. Большинство крупных гербариев мира сегодня оснащено современным оборудованием – специальными шкапами для хранения (компакторами), расположенными в помещениях с контролируемыми условиями среды, средствами пожаротушения, предупреждения проникновения насекомых-вредителей, солнечных лучей и пыли, губительных для коллекции. Улучшение условий сохранения гербария ВИР, безусловно, положительно скажется и на эффективности его использования.

Значение гербария, сохраняющего такой важнейший научный материал, как генетические ресурсы культурных растений мира, востребованные для развития приоритетного направления государственной политики – обеспечения продовольственной безопасности страны, в ближайшем будущем будет неуклонно повышаться. Особое значение гербарий приобретает и в связи с глобальной проблемой сохранения разнообразия генетических ресурсов,

темпы эрозии которого возрастают. Поэтому максимальное сохранение имеющихся фондов и их приумножение – первоочередная задача сотрудников гербария.

Список литературы

- Агаев М. Г., Ульянова Т. Н., Лулева Н. Н. Уникальный гербарий // Вестник РАСХН. 1994. № 3. С. 22–26.
- Базилевская Н. А., Бахарева С. Н. Экспедиции Н. И. Вавилова и их значение // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1991. Т. 140. С. 12–23.
- Бахарева С. Н., Мигушова Э. Ф. Петр Михайлович Жуковский // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб.: ВИР, 1994. С. 164–173.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. М.–Л., 1931. Т. 26. № 3, С. 109–134.
- Вавилов Н. И. Новая систематика культурных растений // Избр. тр. М.–Л.: Наука, 1962. Т. 3. С. 492–502.
- Вавилов Н. И. Отдел прикладной ботаники и селекции Государственного института опытной агрономии // Селекция и семеноводство в СССР: обзор результатов деятельности селекции и семеноводства, орг. к 1923 г. М., 1924. С. 31–46 + [4] отд. л. ил.
- Гончаров Н. П. Памяти выдающегося герболога (125 лет со дня рождения Александра Ивановича Мальцева) // Вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 3. С. 164–172.
- Дзюба О. Ф., Сорокин П. Е. Результаты палинологического исследования исторических территорий Нижнего Приневья // Археологическое наследие Санкт-Петербурга. СПб., 2003. Вып. 1. С. 186–199.
- Дорофеев В. И. Структура семейства *Cruciferae* V. Juss (*Brassicaceae* Burnett) // Turczaninowia. 2004. № 3 (7). С. 43–52.
- Камелин Р. В., Ульянова Т. Н. Василий Васильевич Никитин (1906–1988). К 90-летию со дня рождения // Бот. журн. 1996. Т. 8. № 10. С. 154–157.
- Ковалев Н. В. К изучению рода *Prunus* // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1935. Сер. 8, № 4. С. 5–75.
- Лехнович В. С. Культурные виды картофеля. Серия *Andigena* Vuk. // Культурная флора СССР. Картофель. М.: Колос, 1971. С. 40–304.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс), принятый Семнадцатым международным ботаническим конгрессом. Вена, Австрия, июль 2005 г. / Пер. с англ. Т. В. Егоровой и др. Отв. ред. Н. Н. Цвелев. СПб.: КМК, 2009. 282 с.
- Меморандум конференции «Сохранение ботанических коллекций», 8–10 дек. 1993 г., СПб. // Ботан. вестн. 1995. № 1. С. 2–3.
- Регель Р. Э. Организация и деятельность Бюро по прикладной ботанике за первое двадцатилетие его существования (27 окт. 1894 г.–27 окт. 1915 г.) // Тр. Бюро по прикл. бот. 1915. Т. 8. № 4–5. С. 327–723.
- Репьев С. И., Станкевич А. К., Леокене Л. В. и др. Вика // Культурная флора. Т. IV, ч. 2 / Под. ред. С. И. Репьева. СПб.: ВИР, 1999. 492 с.
- Сеферова И. В. Конспект системы рода *Cicer* L. (*Fabaceae*) // Бот. журн. СПб, 1995. Т. 80. № 8. С. 96–104.
- Сеферова И. В., Подольная Л. П. Анатомическое строение семенной кожуры некоторых видов рода *Cicer* (*Fabaceae*) // Бот. журн. СПб, 1996. Т. 81. № 4. С. 55–66.
- Смекалова Т. Н. Систематика культурных растений в связи с проблемами сохранения, изучения и использования генетических ресурсов растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 164. С. 50–62.
- Соратники Н. И. Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб.: ВИР, 1994. 615 с.
- Таловина Г. В. Род *Melilotus* L. во флоре России и сопредельных стран (систематика, география, экология, стратегия сохранения). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ВИР, 2011. 18 с.
- Таловина Г. В., Смекалова Т. Н. Морфологические особенности видов рода *Melilotus* L. России и сопредельных стран в связи с систематикой рода // Науч. ведомос. Белгородского государственного университета. Серия естественные науки. 2011. № 9 (104). Вып. 15/1. С. 132–138.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений // М.–Л.: Наука, 1966. 612 с.

- Ульянова Т. Н. Александр Иванович Мальцев // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб, 1994. С. 363–369.
- Ульянова Т. Н. Сорные растения во флоре России и сопредельных государств. Барнаул: Азбука, 2005. 297 с.
- Чухина И. Г., Смекалова Т. Н. Электронная коллекция «Номенклатурные типы в Гербарии ВИР (WIR)». Информационные системы и WEB-порталы по разнообразию видов и экосистем // Матер. Междунар. симп. М.: КМК, 2006. С. 48–50.
- Чухина И. Г., Шитов М. В. Разнообразие дикорастущих и культурных растений в окрестностях средневековой Ладоги // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Ч. 3. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 2008. С. 218–219.
- Шитилина Л. Ю. История создания гербария сорных растений ВИР // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Материалы 1-ой Международной научной конференции. СПб., 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИР, 2011. С. 346–348.
- Щербаков Ю. Н. Экспедиции института по СССР и в зарубежные страны // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Экспедиции. Л.: ВИР, 1969. Т. 40. Вып. 2. С. 3–19.
- Щербаков Ю. Н., Чикова В. А. Экспедиции института по СССР // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Экспедиции. Л.: ВИР, 1971. Т. 45. Вып. 2. С. 299–318.
- Baum B. R. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (*Poaceae*). Canada. monogr. 14. 1977. 463 p.
- Index herbariorum*. Part I. The herbaria of the world. Ed. 6 (compiled by P. K. Holmgren and W. Keuken). 1974. Vol. 1. P. 147.
- International code of nomenclature for cultivated plants (ICBNCP)* // *Scripta Horticult. Intern. Society for Horticult. Science (ISHS)*. 2009. No. 10. 185 p.
- Lister D. L., Bower M. A., Howe C. J. and Jones M. K. Extraction and amplification of nuclear DNA from herbarium specimens of emmer wheat: A method for assessing DNA preservation by maximum amplicon length recovery // *Taxon*. 2008. № 57. P. 254–258.
- Maxted N. An herbarium based ecogeographic study of *Vicia* subgenus *Vicia*. Systematic and Ecogeographic Studies on Crop Genepools. 8 Intern. Plant Gen. Res. Institute. Rome, Italy. 1995.
- Ochoa C. M. The potatoes of South America; Bolivia, Cambridge. Cambridge University Press. 1990.
- Ovchinnikova A., Krylova E., Gavrilenko T., Smekalova T., Zhuk M., Knapp S. and Spooner D. Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum*, section *Petota*: *Solanaceae*). *Bot. Journ. of the Linnean Soc.* 2011. V. 165. P. 107–155.
- Schulz O. E. Monographie der Gattung *Melilotus* // *Engler's botanischen Jahrbuchen/* 29 Band. 5 Heft. 1901. P. 660–735.
- Slageren M. W. van. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (*Poaceae*). Wageningen Agriculture University Papers, 1994.
- <http://www.vir.nw.ru>
<http://www.agroatlas.spb.ru>
http://www.rasl.ru/e_resours/Gerbary_bin/herbarij.php

ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИЙ И СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ С ПОМОЩЬЮ ИНФОРМАЦИОННО-АНАЛИТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ПШЕНИЦЫ GRIS

С. П. Мартынов, Т. В. Добротворская

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

Резюме

Рассмотрены различные подходы к оценке генетического разнообразия. Подробно описаны методы генеалогического анализа и их ограничения, статистический анализ коэффициентов родства, генеалогических профилей, вычисление индексов сходства и разнообразия. Приведен пример анализа генеалогических профилей для сравнения генетической основы районированных и нерайонированных сортов яровой и озимой пшеницы. Описана структура Информационно-аналитической системы генетических ресурсов, включающей базу данных мирового генофонда пшеницы и пакет программ обработки данных. Приведен обзор исследований, основанных на генеалогическом подходе, – изучение динамики латентного разнообразия в пространстве и времени, выявление источников устойчивости к болезням, формирование стержневых коллекций, анализ ассоциаций между различными признаками и свойствами пшеницы.

Ключевые слова: пшеница, генетическое разнообразие, генеалогический анализ, коэффициенты родства, источники устойчивости, ассоциации, стержневая коллекция, база данных.

GENEALOGICAL AND STATISTICAL ANALYSIS OF THE GENETIC DIVERSITY WITH THE AID THE GENETIC RESOURCES INFORMATION AND ANALYTICAL SYSTEM GRIS FOR WHEAT

S. P. Martynov, T. V. Dobrotvorskaya

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

Summary

Considered various approaches to the assessment of genetic diversity. Described in detail methods of genealogical analysis, and their limitations, the statistical analysis of the coefficients of kinship, genealogical profiles, calculation of indices of similarity and diversity. An example of the genealogical profiles analysis for comparison the gene pool of released and non-released spring and winter wheat varieties is given. The structure of the Genetic resources information and analytical system GRIS including a database of global gene pool of wheat, and data processing software package is described. A review of studies based on genealogical approach – study the dynamics of of the latent diversity in space and time, identification of sources of disease resistance, the formation of core collections, analysis of associations between various characteristics and properties of wheat is given.

Key words: wheat, genetic diversity, genealogical analysis, parentage coefficients, resistance sources, associations, core collection, database.

Введение

Любой вид культурных растений представляет собой подразделенную популяцию или совокупность субпопуляций, взаимодействующих между собой через обмен аллелями генов. Генетическое разнообразие – важнейшая характеристика генофонда. Оно состоит из внутри- и межпопуляционной компонент. Разнообразие изучают путем анализа генетического полиморфизма – наследственной изменчивости, детерминированной аллельными генами. Полиморфизм проявляется на различных уровнях – организменном, клеточном, молекулярном. Ранние исследования генетического разнообразия основывались на анализе полиморфных морфологических признаков, затем в 1970–1990 гг. превалировало изучение биохимического полиморфизма. В последующий период стали интенсивно развиваться методы анализа молекулярного по-

лиморфизма с помощью нового класса генетических маркеров – ДНК-маркеров, в большом количестве рассеянных по геному. Различные подходы к исследованию генетического разнообразия дополняют друг друга, способствуя более глубокому пониманию проблемы, их эффективность зависит от конкретных задач (Динамика популяционных генофондов, 2004).

Генетическое разнообразие важно для прогресса в селекции растений. Одним из первых ученых, обобщивших опыт мировой селекции, был Н. И. Вавилов (1935). Он проанализировал происхождение выдающихся сортов из Европы, Австралии, Северной и Южной Америки, которые и сейчас, спустя 100 лет, входят в родословные современных сортов пшеницы, рассматривал родословные как важнейшую информацию о происхождении и разнообразии родительских форм, использованных в процессе создания сортов. На рубеже XIX и XX веков лучшие сорта были выведены путем гибридизации географически отдаленных форм, относящихся к различным экотипам. «Огромное разнообразие форм пшеницы, обнаруженное в последние годы, – писал Н. И. Вавилов, – ставит на очередь выяснение наиболее целесообразных сочетаний для решения практических задач селекции» (Вавилов, 1935). Результаты мировой селекции свидетельствовали о необходимости широкого географического кругозора при подборе компонентов для скрещивания. Географическое разнообразие вовлекаемых в скрещивания форм в то время коррелировало с генетическим разнообразием аллелей генов. В настоящее время в результате широкого обмена генетическим материалом географическая отдаленность утратила первоначальный смысл. Подбор компонентов для скрещивания, как правило, основывается на генетическом разнообразии и хорошей выраженности комплекса хозяйственных признаков. При этом максимизируется число рекомбинирующих аллелей генов и повышается генетическая дисперсия в потомстве. Известен метод подбора родителей, формализующий эти два условия (Martynov, 1991).

Оценка генетического разнообразия важна не только для селекции, но и для принятия решений при выборе сортов для выращивания в конкретном регионе. Для снижения риска потерь селекционеры должны выводить приемлемые для производства генетически различные сорта. В производстве нередко используют ограниченное число сортов из доступного набора, что снижает генетическое разнообразие. Это связано со специфическими требованиями к качеству продукции. Узкая генетическая основа может оказаться причиной уязвимости сортов болезнями и вредителями, неустойчивости к различным средовым стрессам (Souza et al., 1994). Описан целый ряд эпифитотий, вызванных низким разнообразием различных культур: корневая гниль у овса, гельминтоспориоз листьев у кукурузы, поражение злаковой тлей у пшеницы и др. Мониторинг генетического разнообразия наборов сортов, рекомендуемых для выращивания в конкретной зоне, способствует предупреждению эпифитотий и генетической уязвимости сортов от действия других стрессовых факторов.

Кураторы генетических банков семян, как и селекционеры, заинтересованы в измерении и стратификации генетического разнообразия с целью формирования специализированных стержневых коллекций для более эффективного управления генетическими ресурсами (Brown, 1989).

Принципы оценки генетического разнообразия

Генетическое разнообразие или генетический полиморфизм – важнейшая характеристика сорта или совокупности сортов (популяций). Измерение генетического разнообразия совокупности сортообразцов может быть проведено по качественным и количественным морфологическим признакам, по реакции на болезни и вредителей, с помощью биохимических и молекулярных маркеров и, наконец, посредством генеалогического анализа. Наименее затратным из перечисленных методов является генеалогический анализ, который позволяет получить оценки, коррелирующие с оценками разнообразия, основанными на генетических маркерах.

Из матриц данных, полученных на основе любого из перечисленных подходов, вычисляют матрицы генетических расстояний или мер сходства. Посредством кластерного анализа этих матриц выявляют группы сортообразцов, которые имеют достаточно высокое внутригрупповое сходство в сочетании со статистически значимой дивергенцией (несходством) выделенных групп. Классификация анализируемой совокупности сортообразцов позволяет описать генетическое разнообразие в этой совокупности в терминах кластеров.

Тенденции изменения генетического разнообразия во времени и пространстве выявляются путем выделения и анализа совокупностей сортов, реализованных в различные периоды времени, выведенных в рамках региональных селекционных программ или рекомендованных для выращивания в различных экономических регионах. Для статистического анализа используют методы многомерной статистики, дисперсионный анализ, анализ таблиц сопряженности, вычисление коэффициентов ассоциации.

Генеалогический анализ

Генеалогический подход заключается в разворачивании родословных до староместных сортов, или ландрас, прослеживании путей передачи признаков или аллелей генов от предков к потомкам по развернутым родословным, вычислении коэффициентов родства между всевозможными парами сортов исследуемого набора, построении генеалогических профилей, статистическом анализе матриц коэффициентов родства и генеалогических профилей.

Генеалогический профиль сорта

Одним из способов исследования динамики генетического разнообразия сортов является анализ так называемых генеалогических профилей. Генеалогическим профилем сорта называют спектр оригинальных предков, входящих в развернутую родословную сорта. Обычно оригинальными предками являются ландрасы, а также генетические линии с неизвестными родословными. Предполагается, что оригинальные предки неродственны и характеризуют генетическое разнообразие любой совокупности сортов. Вклад каждого оригинального предка в геном сорта оценивается путем суммирования всевозможных путей, связывающих этого предка с рассматриваемым сортом (Martynov, 1998).

Родословные современных сортов могут содержать сотни и тысячи предков. Однако число ландрас – оригинальных предков с неизвестной родословной – обычно гораздо меньше. Именно они и являются компонентами генеалогического профиля. Все ландрасы, вошедшие в состав генеалогического профиля, составляют вершину дерева родословной.

Логично предположить, что суммарный вклад ландрас в геном сорта должен быть равен единице. Однако в реальной ситуации он существенно ниже. Это объясняется тем, что в полные родословные большинства сортов входят отборы из местных и стародавних сортов, при этом коэффициент родства между отбором и исходной формой равен 0,75. Это и служит причиной того, что суммарный вклад ландрас оказывается меньше единицы. Поэтому перед проведением статистического анализа целесообразно нормализовать вклады ландрас по формуле

$$w'_{ij} = w_{ij} / \sum_{j=1}^s w_{ij},$$

где w'_{ij} и w_{ij} – нормализованный и вычисленный вклад j -й ландрасы в i -й сорт, соответственно s – число ландрас.

С помощью генеалогических профилей можно проводить ретроспективный анализ программ селекции, исследовать динамику разнообразия совокупности сортов во времени и в пространстве.

В качестве примера рассмотрим применение анализа генеалогических профилей для сравнения генетического разнообразия районированных и нерайонированных сортов.

Как известно, созданные в рамках любой селекционной программы сорта передают в государственное сортоиспытание, по результатам которого они могут быть районированы, т. е. рекомендованы для выращивания, или отклонены. Представляет интерес, существуют ли различия по генетическому разнообразию между районированными сортами и забракованными по результатам конкурсных испытаний на последнем этапе селекции или отклоненными на основе государственного испытания.

Для ответа на этот вопрос мы провели генеалогический анализ сортов яровой мягкой пшеницы, созданных в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Юго-Востока (Саратов), и сортов озимой мягкой пшеницы из Краснодарского НИИ сельского хозяйства им. П. П. Лукьяненко.

Сорта яровой пшеницы саратовской селекции. Объектом исследования были четыре совокупности сортов яровой пшеницы из НИИСХ Юго-Востока с полной родословной:

- сорта, районированные в 1980–1999 гг. (27 сортов);
- сорта, внесенные в Государственный реестр России в 2000–2012 гг. (25 сортов);
- нерайонированные сорта за период 1980–1999 гг. (111 сортов);
- нерайонированные сорта за период 2000–2012 гг. (83 сорта).

С помощью анализа генеалогических профилей установлена структура генного пула объединенной совокупности 246 сортов. Родословные этих сортов включают 102 ландрасы из различных регионов мира. При этом суммарный вклад местного материала – ландрас Полтавка, Селивановский Русак и Белотурка – в среднем по опыту составил 0,70, а суммарный вклад инорайонных ландрас – 0,30.

Двухфакторный дисперсионный анализ суммарных вкладов ландрас Саратовской области, где фактором А был статус сорта с двумя градациями (районированный, нерайонированный), а фактором В – периоды времени (1980–1999 и 2000–2012), показал статистическую незначимость обоих факторов и их взаимодействия (левая часть табл. 1). Суммарные вклады саратовских ландрас в районированных и нерайонированных сортах по периодам приведены в левой части табл. 2. Дифференцированный анализ вкладов трех саратовских ландрас в трехфакторном дисперсионном анализе (фактор А – статус, В – период, С – ландрасы) показал значимость факторов В и С. При этом средний вклад местных ландрас у новых сортов значимо ниже, чем у старых (данные не приведены). Незначимость фактора А показывает, что вклады местных ландрас у районированных и нерайонированных сортов одинаковы.

Дисперсионным анализом вкладов 38 доминирующих инорайонных ландрас с частотой присутствия в родословных 30–94% установлена значимость статуса (фактор А), периода (В), ландрас (С) и взаимодействий АЧС и АЧВЧС. При этом средние вклады инорайонных ландрас у нерайонированных сортов в полтора раза выше, чем у районированных. У новейших сортов вклады на четверть больше, чем у старых сортов конца 20-ого века (данные не приведены).

Среди инорайонных присутствуют ландрасные предки Безостой 1, Мироновской 808 и других озимых пшениц – Крымка (частота встречаемости 94%), Mediterranean (90%), Банатка (36%), LV-Таращанского уезда (34%), Zeeuwse (65%) и др. Двухфакторным дисперсионным анализом суммарных вкладов озимых ландрас установлена высокая значимость фактора А (правая часть табл. 1). Суммарный вклад озимых ландрас у нерайонированных сортов в полтора раза выше, чем у районированных (правая часть табл. 2).

Таким образом, анализ родословных сортов яровой мягкой пшеницы саратовской селекции показал, что районированные и нерайонированные сорта статистически не различаются по вкладам местной зародышевой плазмы. Вклад инорайонной зародышевой плазмы значимо выше у нерайонированных сортов. Изученные группы сортов высоко значимо различаются по суммарному вкладу озимой зародышевой плазмы, у нерайонированных сортов он в полтора раза выше. Обнаружена также значимая тенденция к увеличению вклада инорайонных ландрас у новейших сортов.

Таблица 1. Дисперсионный анализ суммарных вкладов ландрас Саратовской области и озимых ландрас в родословных сортах яровой пшеницы саратовской селекции

Источник вариации	DF	Местные ландрасы			Озимые ландрасы		
		SS	MS	F	SS	MS	F
Общее	245	5,936			1,114		
Фактор В (период)	1	0,085	0,0847	3,53 ^{NS}	0,005	0,00473	1,09 ^{NS}
Взаимодействие АЧВ	1	0,021	0,0213	0,89 ^{NS}	0,000	0,00013	0,03 ^{NS}
Ошибка	242	5.814	0,0240		1,046	0,00432	

*Значимо на уровне $P < 0,01$; NS – различия незначимы.

Здесь и далее: DF – число степеней свободы; SS – сумма квадратов; MS – средний квадрат; F – критерий Фишера.

Таблица 2. Суммарные вклады ландрас в родословных саратовских сортах яровой пшеницы по грациям изученных факторов

Статус	Местные ландрасы			Озимые ландрасы		
	Периоды		\bar{X}	Периоды		\bar{X}
	1980–1999	2010–2012		1980–1999	2010–2012	
Районированные	0,756	0,680	0,718 ^{NS}	0,076	0,089	0,083
Нерайонированные	0,708	0,683	0,696	0,117	0,126	0,122*
Средние по периодам	0,732 ^{NS}	0,682		0,097	0,108 ^{NS}	

Сорта озимой пшеницы краснодарской селекции. Объектом исследования были четыре совокупности сортов озимой пшеницы из Краснодарского НИИСХ с полными родословными:

- сорта, районированные в 1980–1999 гг. (36 сортов);
- сорта, районированные в 2000–2012 гг. (38 сортов);
- нерайонированные сорта за период 1980–1999 гг. (32 сорта);
- нерайонированные сорта за период 2000–2012 гг. (9 сортов).

Анализ родословных объединенной совокупности 115 сортов озимой пшеницы показал, что генный пул краснодарских пшениц составляют 130 ландрас из различных стран. При этом суммарный вклад семи местных ландрас (Крымка, Банатка, Харьковская, Земка, местные сорта-популяции Таращанского уезда Черкасской обл., Золочевского р-на Харьковской обл. и Кременчугского р-на) варьирует в диапазоне 22–79% со средней около 50%. Дисперсионный анализ суммарных вкладов показал недостоверные различия между районированными и нерайонированными сортами, а также между периодами.

Дисперсионный анализ вкладов местных и инорайонных ландрас провели по отдельности. Трехфакторный дисперсионный анализ вкладов местных ландрас показал значимость статуса (фактор А) и ландрас (С), тогда как период (фактор В) и все взаимодействия (АЧВ, АЧС, ВЧС, АЧВЧС) оказались незначимыми (левая часть табл. 3). Дисперсионным анализом вкладов 27 доминирующих инорайонных ландрас с частотой присутствия в родословных 30–94% установлена значимость статуса (фактор А), периода (В) и ландрас (С). Взаимодействия всех факторов были незначимыми (правая часть табл. 3). При этом средние вклады местных ландрас были значимо выше у районированных сортов, а средние вклады инорайонных ландрас – у нерайонированных. Кроме того, вклады инорайонных ландрас были значимо выше у новейших сортов по сравнению со старыми сортами конца 20-ого века (табл. 4).

Таблица 3. Дисперсионный анализ вкладов доминирующих ландрас в родословных краснодарских сортов озимой пшеницы (данные подвергнуты преобразованию через арксинус)

Источник †	Местные ландрасы				Инорайонные ландрасы			
	DF	SS	MS	F	DF	SS	MS	F
Общее	804	57066,0			3104	31130,7		
Статус (A)	1	195,1	195,1	4,79*	1	201,8	201,85	24,53*
Период (B)	1	53,8	53,8	1,32 ^{NS}	1	388,2	388,22	47,18*
Ландрасы (C)	6	24517,5	4086,3	100,40*	26	5188,1	199,54	24,25*
Ошибка	777	31623,3	40,7		2997	24661,2	8,23	

†Взаимодействие факторов не показано.

*Значимо на уровне $P < 0,05$; NS – различия незначимы.

Таблица 4. Суммарные вклады местных и инорайонных доминирующих ландрас в родословных краснодарских сортов † озимой пшеницы по градациям изученных факторов

Период	Местные ландрасы			Инорайонные ландрасы		
	CVR	CVN	\bar{X}	CVR	CVN	\bar{X}
1980 – 1999	13,51	12,85	13,18 ^{NS}	1,60	1,86	1,73
2000 – 2012	13,40	12,26	12,83	2,10	2,73	2,41*
\bar{X}	13,45*	12,56		1,85	2,29*	

†CVR – районированные сорта, CVN – нерайонированные сорта, \bar{X} – средние.

*Значимо на уровне $P < 0,05$; NS – различия незначимы.

Таким образом, ретроспективный генеалогический анализ программы селекции озимой пшеницы Краснодарского НИИСХ показал, что вклад местной зародышевой плазмы значимо выше у районированных сортов, а инорайонной – у нерайонированных, причем процесс повышения доли инорайонной зародышевой плазмы имеет положительную динамику.

Полученные данные показывают, что привлечение в скрещивания инорайонных генетических ресурсов может сопровождаться ухудшением хозяйственных признаков, связанным с недостаточной адаптивностью инорайонного материала по сравнению с лучшими районированными сортами.

Коэффициенты родства

Анализ коэффициентов родства – один из важнейших методов изучения генетического разнообразия. Коэффициенты родства позволяют количественно оценить генетическое сходство сортов. Показано, что в расщепляющейся гибридной популяции, полученной от скрещивания родительских форм с низкими коэффициентами родства, генетическая дисперсия количественных признаков значительно выше, чем в потомстве родительских форм с высокими коэффициентами родства. Коэффициенты родства позволяют измерять и сравнивать генетическое разнообразие в совокупностях сортов, реализованных в различные периоды времени или выращиваемых в различных регионах (Souza, Sorrells, 1989).

По С. Райту, коэффициент родства – это коэффициент корреляции между генетическими структурами зигот. Он оценивает ожидаемую долю общих аллелей полиморфных локусов у потомства, т. е. вероятность того, что передаваемый потомству случайный аллель какого-либо гена одного генотипа идентичен аллелю того же гена другого генотипа (Malecot, 1948).

Метод вычисления коэффициентов родства для самоопыляющихся культур и учитывающий специфику внутри- и межвидовых, а также межродовых скрещиваний (Souza, Sorrells, 1989), основан на следующих предположениях:

- 1) коэффициент родства любого сорта с самим собой равен единице ($R=1$), а между сортами, не имеющими общих предков, $R=0$;
- 2) оригинальные предки (ландрасы) неродственны;
- 3) все предки и сорта гомозиготны и гомогенны;
- 4) если сорт выведен путем отбора (или в результате трансформации, мутагенеза, рекомбиногенеза, обработки фитогормоном), то коэффициент родства между чистой линией и исходным сортом $R=0,75$, а между отборами из одного и того же сорта $R=0,75^2=0,56$;
- 5) при внутривидовом скрещивании каждый родитель имеет равный вклад ($R=0,5$) в потомство, т. е. сорт получает от каждого родителя по половине аллелей генов;

б) при межвидовых скрещиваниях вклады родителей неодинаковы. Коэффициенты пути между родителями и потомками модифицируются с учетом различного числа хромосом у родителей, а при межродовых скрещиваниях – с учетом перенесенных хромосомных сегментов. Например, если сорт гексаплоидной мягкой пшеницы (геном $AABBDD$) получен от скрещивания тетраплоидной твердой пшеницы ($AABB$) с мягкой ($AABBDD$), то вклад тетраплоидного родителя ($2n=28$) равен $p_{4x}=0,33$, а гексаплоидного ($2n=42$) – $p_{6x}=0,67$. Если одним из родителей является гексаплоид, например мягкая пшеница, а другим – диплоид ($2n=14$) с негомеологичными хромосомами, например рожь, то предполагается, что в геном гексаплоидного потомка перенесена половина плеча какой-либо хромосомы ржи. В этом случае коэффициент пути между диплоидным родителем и гексаплоидным ($2n=42$) потомком равен S плеча/($n \times 2$ плеча) = $1/84$, а между гексаплоидным родителем и гексаплоидным потомком – $1,0 - 1/84 = 83/84$ (Souza et al., 1994). При скрещивании тетраплоида, например твердой пшеницы ($2n=28$), с диплоидом с негомеологичными хромосомами, например той же рожью, коэффициент пути между диплоидным родителем (рожь) и тетраплоидным потомком (твердая пшеница) равен S плеча/($n \times 2$ плеча) = $1/56$, а между тетраплоидным родителем и тетраплоидным потомком – $1,0 - 1/56 = 55/56$.

Коэффициент родства (R_{ij}) между i -м и j -м сортами равен сумме коэффициентов путей, соединяющих эти сорта через всех общих предков P_k ($k \geq 1$):

$$R_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^A [0,5^{n_k+n'_k} (1 + F_{P_k})]}{\sqrt{(1 + F_i) \times (1 + F_j)}}$$

где n_k и n'_k – число скрещиваний в k -м пути от i -го сорта до общего предка P_k и от j -го сорта до P_k соответственно, A – число общих предков, F_i , F_j и F_{P_k} – коэффициенты родства между родителями i -го и j -го сортов и их общего предка соответственно. Эти коэффициенты вычисляются по формуле для коэффициента инбридинга:

$$F = 0,5 \sum_{k=1}^A [0,5^{n_k+n'_k} (1 + F_{P_k})].$$

Поэтому F_i , F_j и F_{P_k} ниже будут условно называться коэффициентами инбридинга, чтобы не путать их с коэффициентами родства между сортами.

Формулу коэффициента родства между двумя сортами можно модифицировать следующим образом:

$$R_{ij} = \sum_{k=1}^A [R_{iP_k} \times R_{jP_k} \times (1 + F_{P_k})] / \sqrt{(1 + F_i) \times (1 + F_j)}.$$

В этой формуле R_{iP_k} и R_{jP_k} – коэффициенты родства каждого из сортов с общим предком P_k , F_{P_k} – коэффициент инбридинга общего предка P_k ; F_i и F_j – коэффициенты инбридинга сортов C_i и C_j соответственно. Важно отметить, что при подсчете коэффициента родства между двумя сортами следует учитывать пути, соединяющие эти сорта через ближайших общих предков P_k .

Алгоритм вычисления коэффициентов родства сводится к следующему. Для каждой пары сортов C_i и C_j выявляют общих предков P_k , вычисляют все пути, связывающие их через ближайших общих предков, после чего подсчитывают коэффициенты инбридинга F_{P_k} , F_i , F_j и коэффициент родства R_{ij} .

Коэффициенты родства можно использовать для приблизительной оценки дивергентности родителей в двухкомпонентном методе планирования скрещиваний (Martynov, 1991), для оценки динамики изменения генетического разнообразия по регионам выращивания, периодам селекции и других задач.

Некоторые исследователи считают слишком грубыми допущения, лежащие в основе генеалогического анализа, и ставят под сомнение получаемые с его помощью оценки разнообразия. Особое возражение вызывает предположение о равном вкладе родителей в потомство, которое может быть нарушено из-за отбора в процессе самоопыления (Manninen, Nissila, 1997). Рассмотрим, насколько обосновано это возражение с позиций комбинаторики.

Таблица 5. Суммарные частоты некоторых рекомбинантных генотипов в популяции F_2-F_∞

Число хромосом одного из родителей (m)	Число комбинаций	Суммарная частота, %	Минимальный размер популяции F_2-F_∞
21	1	0,00005	4605170
20	21	0,001	460515
...
12	293930	14,00	31
11	352716	16,80	26
10	352716	16,80	26
9	293930	14,00	31
...
1	21	0,001	460515
0	1	0,00005	4605170

Как известно, число групп сцепления у мягкой пшеницы равно гаплоидному числу хромосом $n=21$. Общее число возможных комбинаций родительских хромосом в потомстве составляет $2^{21}=2097152$. Число комбинаций, содержащих m хромосом одного из родителей, определяется числом сочетаний

$$C_n^m = \frac{n!}{m!(n-m)!}.$$

В табл. 5 приведены теоретические частоты некоторых рекомбинантных генотипов потомков и минимальные размеры популяции $F_2 - F_\infty$, в которой с вероятностью $P=0,99$ содержится хотя бы одно растение соответствующего рекомбинантного генотипа. Из этой таблицы следует, что для отбора генотипов, уклоняющихся в сторону одного из родителей, необходимы гибридные популяции огромного объема, нередко превышающего реальные возможности. В популяциях небольшого размера, содержащих несколько десятков или сотен

растений, наиболее вероятны рекомбинантные генотипы, имеющие примерно половину зародышевой плазмы каждого из родителей. Эти выкладки показывают, что лежащее в основе генеалогического анализа предположение о равном вкладе родителей в потомство практически выполняется даже в присутствии отбора в процессе гомозиготизации.

Информационно-аналитическая система генетических ресурсов

Генетическое разнообразие может быть эффективно использовано только при условии доступности информации о генофонде культуры. Информационно-аналитическая система генетических ресурсов пшеницы (GRIS) обеспечивает накопление данных и предназначена для информационного обслуживания селекционных программ и генетических исследований.

Система GRIS состоит из базы данных мирового генофонда сельскохозяйственной культуры и пакета программ обработки данных с помощью генеалогических и статистических методов (Martynov, Dobrotvorskaya, 1993; Мартынов, Добротворская, 2000). База данных пшеницы и тритикале содержит родословные, идентифицированные аллели генов, реакции на всевозможные биотические и абиотические стрессоры, а также важнейшие паспортные дескрипторы сортообразцов для 164 000 сортов (сортообразцов) и линий и является наиболее информативной из известных нам баз данных (GRIN, IWIS, GENESYS, Wheat Atlas и др.).

Для обеспечения возможности компьютерного анализа данных вся информация представлена в унифицированном виде с учетом существующих стандартов. Разработано формальное описание языка записи родословных на основе системы Парди (Purdy et al., 1968), использованы общепринятые генные символы (McIntosh et al., 2008), установлены правила написания названий, обозначений стрессоров, аббревиатур и др. Все данные (родословные, идентифицированные гены, устойчивости/восприимчивости к стрессорам и т. д.) сопровождаются ссылками на литературные источники.

Путем задания фильтра (набора характеристик выбираемых сортообразцов) формируется выборка, предназначенная для какого-либо анализа.

Для быстрого перехода от формализованных характеристик сортообразцов к более полному их описанию в систему GRIS введены справочные базы данных. В их числе генные символы пшеницы с описанием 2420 генов и аллелей; ботанические разновидности с их морфологическим описанием; аббревиатуры для названий сортов, стран происхождения, ботанических видов, генетического статуса; библиографическая база данных, содержащая 4000 использованных литературных источников.

Комплекс программ обработки данных включает полный набор методов генеалогического анализа:

- построение полной родословной сортообразца, развернутой до ландрас и представленной графически в виде дерева. Развернутые родословные можно сохранять в библиотеке. Это ускоряет процесс анализа сложных родословных и сводит к минимуму ошибки в случаях неоднозначных (противоречивых) родословных;
- построение генеалогического профиля сортообразца – набора ландрас с их вкладами в геном рассматриваемого сорта;
- отображение на развернутой родословной заданных аллелей генов, реакций на стрессоры и других признаков у предков. Это позволяет проследить возможные доноры и источники заданных генов/признаков у изучаемого сортообразца;
- вычисление матрицы коэффициентов родства размерностью $n \times n$ для изучаемой совокупности n сортообразцов и кластерный анализ. Предусмотрена возможность сохранения матриц коэффициентов родства для последующего статистического анализа с помощью внешних программ;
- вычисление матрицы генеалогических профилей размерностью $n \times m$, где m – число ландрас, индексов разнообразия Шеннона для каждого сортообразца и всего заданного набора, матрицы индексов сходства Ренконена размерностью $n \times n$, которая подвергается кла-

стерному анализу. Имеется возможность сохранения матриц генеалогических профилей и индексов сходства Ренконена с последующим их анализом с помощью внешних программ;

- нахождение всех потомков одного или нескольких заданных сортов в ряду генераций;
- анализ таблиц контингенции, включающий статистическую оценку независимости качественных признаков (аллелей генов, реакций на различные стрессоры, географического происхождения, образа жизни и других данных) по тесту χ^2 , и вычисление коэффициентов ассоциации между заданными признаками.

При использовании внешних статистических программ (различные алгоритмы кластерного анализа, метод главных компонент, дисперсионный анализ и т. д.) возможности системы GRIS существенно расширяются.

Информационно-аналитическая система генетических ресурсов GRIS предназначена для использования в селекционно-генетических исследованиях. Она способствует объективному подбору родительских пар, поскольку селекционер получает доступ к информации о происхождении сорта, всех его предках, аллелях генов, контролирующим селекционные признаки, устойчивости или восприимчивости к различным стрессорам и др.

В 2011 г. разработано веб-приложение GRIS, доступное на сайте *wheatpedigree.net*.

Исследование динамики генетического разнообразия в пространстве

Подобная задача возникает, когда необходимо провести сравнительный анализ в разрезе селекционных центров (изучить особенности региональных селекционных программ) или в разрезе регионов выращивания (выявить различия между регионами по генетическому разнообразию рекомендованных сортов). Процедура анализа пространственной динамики разнообразия начинается с формирования выборок сортов, выведенных в том или ином селекционном центре или рекомендованных для выращивания в том или ином регионе. Затем по каждому набору сортов вычисляют матрицу коэффициентов родства. Далее проводят однофакторный дисперсионный анализ коэффициентов родства для плана неорганизованных повторений. Изучаемый фактор – селекционные центры или регионы.

Для анализа специфики распределения ландрас по регионам (или в различных селекционных программах) вычисляют матрицы генеалогических профилей с последующим двухфакторным дисперсионным анализом вкладов доминирующих предков для плана неорганизованных повторений. Изучаемые факторы – регионы или селекционные центры (фактор А) и доминирующие ландрасы (фактор В). В качестве доминирующих отбирают ландрасы с высокой частотой встречаемости в родословных сортах анализируемых групп.

Анализ генеалогических профилей российских сортов яровой мягкой пшеницы, рекомендованных для выращивания в 12 сельскохозяйственных регионах России (Добротворская и др., 2004), показал различия в распределении вкладов доминирующих предков в сортах для различных регионов и, следовательно, специфичность ландрас для различных условий выращивания. Установлены статистически достоверные различия в генетическом разнообразии сортов яровой мягкой пшеницы для разных регионов России. Высокое разнообразие наблюдается в Северо-Западном, Волго-Вятском, Центрально-Черноземном, Центральном, Восточно-Сибирском и Дальневосточном регионах. Для сортов Нижневолжского региона характерно высокое сходство, значительно превышающее сходство полусибсов. Низкое разнообразие сортов в некоторых регионах может привести к потерям урожая вследствие однообразной восприимчивости к патогенам. При благоприятных для развития патогена условиях эпифитотия может охватить обширные территории.

Сорта озимой пшеницы имеют низкое генетическое разнообразие в Центральном и Волго-Вятском регионах. Большинство сортов, рекомендованных для этих регионов, находятся в родстве на уровне полу- или полных сибсов. В Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском, Средне- и Нижне-Волжском регионах генетическое разнообразие значительно

выше. Большая часть сортов, допущенных к использованию в этих регионах, неродственны или имеют отдаленное родство на уровне четверть-сисбов (Мартынов, Добротворская, 2004; Martynov, Dobrotvorskaya, 2006).

Подобная ситуация имеет место и для российских сортов твердой пшеницы. Для этой культуры также установлены высокосignимые различия по генетическому разнообразию сортов для разных регионов. Наибольшее разнообразие имеет место в Нижневолжском, наименьшее – в Уральском регионе. В целом, во всех регионах нижний порог генетического разнообразия не достигает критического уровня схождения полусисбов (Martynov, Dobrotvorskaya, 2004).

Аналогичную методику использовали для сравнения разнообразия сортов, выведенных в различных селекционных центрах, с той лишь разницей, что грациями фактора А были селекционные учреждения. Установлены значимые различия по генетическому разнообразию сортов, полученных в рамках различных селекционных программ. Так, для яровой мягкой пшеницы дисперсионный анализ коэффициентов родства показал, что разнообразие сортов, выведенных в различных селекционных центрах, значимо различается. Например, сходство сортов саратовской селекции (НИИСХ Юго-Востока) соответствует средней между полу- и полными сисбами. Сорта, выведенные в Поволжском НИИ селекции и семеноводства, СибНИИСХозе, СибНИИРСе, Тулунской селекционной станции, Алтайском НИИЗС и Красноярском НИИСХ, имеют меньшее сходство и, следовательно, более высокое разнообразие (Добротворская и др., 2004).

Генетическое сходство сортов яровой твердой пшеницы из различных селекционных учреждений тоже значимо различается. Наибольшее сходство, превышающее сходство полусисбов, имеют сорта, выведенные в Украинском НИИ растениеводства, НИИСХ ЦЧП и Алтайском НИИЗС. Сорта, выведенные в НИИСХ Юго-Востока, Краснoкyтской селекционной станции, Самарском и Сибирском НИИСХ, имеют значительно меньшее сходство (уровень четверть-сисбов) и, следовательно, довольно высокое разнообразие. Сравнение средних коэффициентов родства между сортами из разных селекционных учреждений показало, что в селекционных программах Украинского НИИ растениеводства, НИИСХ ЦЧП и Алтайского НИИЗС использовали близкородственный материал. В современных сортах из различных селекционных центров существует тенденция к снижению разнообразия. Это сопровождается значительным увеличением частоты встречаемости ландрас в родословных новых сортов (Добротворская и др., 2005).

Такую же методику можно использовать для анализа различных групп, например сортов, относящихся к различным товарным классам. Дисперсионный анализ коэффициентов родства между сортами озимой мягкой пшеницы, включенными в Госреестр России, показал, что товарный класс является высоко значимым фактором, влияющим на генетическое разнообразие. Среди сортов сильной пшеницы разнообразие значительно ниже, чем в группах, ценных по качеству, и филлеров. Средний вклад сорта Безостая 1 максимален среди сильных пшениц, тогда как в группе филлеров он значительно ниже. Это указывает на то, что Безостая 1 является донором высокого качества. Кроме нее высокое качество передают Безостая 4, Мироновская 808 и Мироновская 264 (Мартынов, Добротворская, 1998).

Динамика разнообразия во времени

Как и в предыдущем случае, процедура анализа динамики разнообразия во времени начинается с формирования выборок сортов, выведенных в различные периоды времени. Полученные выборки соответствуют грациям изучаемого фактора – периодам времени. Для каждой выборки вычисляют матрицу коэффициентов родства и затем проводят дисперсионный анализ для плана неорганизованных повторений. Такой анализ позволяет, например, выявить влияние фактора селекции на генетическое разнообразие выращиваемых сортов.

Временную динамику разнообразия, так же как и пространственную, можно исследовать на основе генеалогических профилей. Для каждого года составляют матрицу генеалогиче-

ческих профилей размерностью $n_i \times m_i$, где n_i – число районированных сортов, m_i – число ландрас в i -м году. Анализ серии таких матриц дает возможность проследить изменения в составе ландрас по годам, исследовать динамику изменения разнообразия во времени, выявить генетическую эрозию разнообразия культивируемых сортов.

В совокупности российских сортов яровой мягкой пшеницы за период 1929–2003 гг. суммарное число ландрас в родословных возросло в 10–15 раз и, следовательно, генетическое разнообразие сильно расширилось. Однако на протяжении того же периода было «потеряно» 35% оригинального российского материала. Это местные сорта и их производные, которые давно не используются в гибридизации (Добротворская и др., 2004).

Сходные тенденции обнаружены и в российских сортах озимой пшеницы. За период 1929–2003 гг. уровень их разнообразия возрос более чем в 9 раз. Тем не менее, детальный анализ показал, что около 50% российских ландрас после 1950–1960 гг. больше не встречались в родословных (Мартынов, Добротворская, 2004).

Расширение разнообразия современных сортов яровой и озимой мягкой пшеницы произошло благодаря включению в программы гибридизации иностранного материала из Юго-Восточной и Западной Европы, США, сортов из СИММУТ. Это были доноры генов низкорослости, устойчивости к мучнистой росе и ржавчинным грибам (Martynov, 1998).

Аналогичный характер имела временная динамика разнообразия озимых пшениц бывшей Чехословакии. За счет широкого использования в селекционных программах иностранного материала, главным образом из стран Центральной, Западной и Восточной Европы, уровень разнообразия резко повысился, особенно с середины 1970-х гг. Наряду с этим в период 1930–1970 гг. была «потеряна» значительная часть (65%) ландрас чехословацкого происхождения, которые больше не присутствуют в родословных современных сортов (Stehno et al., 2003).

Анализ временного разнообразия российских сортов яровой твердой пшеницы показал, что и в этой культуре наблюдаются те же тенденции. Общее число ландрас за весь период возросло от 4 в 1930-х до 71–73 в 2000-х. В то время как до 1970-х родословные содержали всего 1–2 местных или стародавних сорта, позднее они стали усложняться, генеалогические профили современных сортов включают в среднем 9–10 ландрас. Наряду с повышением уровня генетического разнообразия за рассматриваемый период из селекционной работы было исключено около 20% оригинального российского материала. Хотя параметры разнообразия имеют не столь высокие значения по абсолютной величине, как у мягких пшениц, темпы повышения разнообразия у тех и других аналогичны (Мартынов и др., 2005).

Таким образом, наряду с процессом значительного увеличения уровня генетического разнообразия районированных сортов различных зерновых культур (яровая и озимая мягкая пшеница, яровая твердая пшеница) обнаружена тенденция к «потере» значительной части местного генетического материала. Между тем многие из неиспользованных в дальнейшей селекционной работе местных сортов могли нести комплексы аллелей генов адаптивности к специфическим условиям выращивания. Этот процесс можно рассматривать как генетическую эрозию реализованного разнообразия.

Генетическая эрозия обусловлена объективным процессом вытеснения менее продуктивных генотипов более продуктивными. В результате этого наряду с увеличением числа ландрас в родословных повышается сходство районированных сортов, что может привести к нежелательным последствиям. Так, анализ современных сортов озимой пшеницы, внесенных в Госреестр России 2003 г., показал, что за исключением нескольких, главным образом иностранных, все сорта являются потомками Безостой 1 и/или Мироновской 808. При этом более половины имеют близкое родство с Безостой 1 (на уровне между полу- и полными сибсами), а одна треть сортов состоит в тесном родстве с Мироновской 808, приближающемся к уровню полных сибсов (Мартынов, Добротворская, 2004).

Выявление источников устойчивости

Прослеживание путей передачи от предков к потомкам аллелей гена или устойчивости/ восприимчивости к различным стрессорам позволяет выявлять источники устойчивости в конкретном сорте и в некоторых случаях постулировать гены устойчивости, а также уточнять родословные.

Различия в распределении ландрас в совокупностях устойчивых и восприимчивых сортов изучают с помощью двух- или трехфакторного дисперсионного анализа вкладов ландрас для плана неорганизованных повторений. Повторениями служат сортообразцы из соответствующих групп. Изучаемыми факторами были группы устойчивости (фактор А) с двумя градациями (устойчивые и восприимчивые) и доминирующие ландрасы (фактор В). В случае значимости взаимодействия (АЧВ) источники устойчивости выявляли на основе сравнения средних вкладов ландрас в группах устойчивости.

С помощью прослеживания устойчивости по развернутым родословным и дисперсионного анализа вкладов ландрас у российских, канадских и индийских сортов яровой мягкой пшеницы удалось установить источники устойчивости к пыльной головне и постулировать детерминирующие ее гены *U11*, *U13*, *U14*, а также *U1YE* – от полбы Yaroslav Emmer и *U1CS* – от Chinese Spring (Мартынов, Добротворская, 2003).

Таким же способом исследовали источники устойчивости озимой мягкой пшеницы к твердой головне (Мартынов и др., 2004) и фузариозу колоса (Мартынов, Добротворская, 2006).

Во многих случаях у родительских форм и тем более отдаленных предков аллели изучаемого гена не идентифицированы, что делает невозможным выявление источников генных аллелей путем прослеживания. В этих условиях анализ генеалогических профилей сортов с идентифицированными аллелями методами многомерной статистики позволяет определить возможные источники исследуемых генов косвенным путем. Для этой цели можно использовать кластерный анализ. В матрице данных для кластерного анализа строки должны соответствовать сортам, а столбцы – признакам, в число которых включают аллели изучаемых генов и вклады ландрас. Изучаемые аллели и ландрасы считают взаимосвязанными в случае их попадания в один кластер.

Поиск потомков заданных родительских форм

Эта опция работает следующим образом. Сначала выбираются потомки во второй генерации, в родословной которых присутствует заданный родитель. Затем выбираются потомки в третьей генерации, в родословных которых имеется один из потомков, выбранных на первом этапе. Далее из базы данных выбираются потомки в четвертой генерации и т. д.

С помощью такого поиска подготовлен каталог 1926 сортов и линий пшеницы, производных эгилопса *Aegilops tauschii* Coss., который будет способствовать использованию зародышевой плазмы этого вида в качестве источника устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам в программах селекции пшеницы.

Формирование стержневой коллекции

В настоящее время стала актуальной проблема создания стержневых коллекций, которые сочетают репрезентативность генетического разнообразия с ограниченным объемом. Такие специализированные стержневые коллекции целесообразно формировать по важнейшим хозяйственным признакам и свойствам – устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам, качеству и др.

Для объективного отражения генетического разнообразия в полной коллекции выделяют группы так, чтобы максимизировать межгрупповую и минимизировать внутригрупповую вариацию. Все разнообразие представляется ограниченным числом кластеров родственной зародышевой плазмы. Это является ключевым этапом формирования стержневой коллекции. Эффективным способом классификации генетического разнообразия при генеалогии-

ческом подходе является кластерный анализ матрицы генеалогических профилей. В качестве меры сходства используют индексы сходства Ренконена, вычисляемые по формуле

$$p_{ij} = \sum_{k=1}^m \min\{x_{ki}, x_{kj}\}$$

где x_{ki} и x_{kj} – вклады k -го предка в i -й и j -й сорта соответственно. Символ \min показывает, что суммируется минимальный из вкладов k -го предка у сравниваемых сортов (Rohlf, 1998).

После выявления кластерной структуры разнообразия исходной коллекции от каждой группы отбирают наиболее типичные сортообразцы, их совокупность адекватно представляет разнообразие исходной коллекции. Адекватность стержневого набора оценивают по трем параметрам – суммарному числу ландрас, индексу разнообразия Шеннона и коэффициенту корреляции между предковыми вкладами в кластере и отобранных из него сортообразцах.

Как известно (Мэгарран, 1992), индекс разнообразия Шеннона объединяет две компоненты – видовое богатство и относительное обилие (частота) каждого вида. Индекс разнообразия Шеннона вычисляется по формуле

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \times \ln(p_i),$$

где $p_i = n_i/N$ – доля особей i -го вида, n_i – число особей i -го вида, N – размер совокупности, S – число видов, \ln – символ логарифма. При генеалогическом подходе речь идет о генном пуле, который представлен множеством оригинальных предков. В этом случае в роли видов выступают ландрасы. Вкладами предков служат коэффициенты родства, которые оценивают ожидаемую долю переданных сорту аллелей полиморфных локусов. Обозначим коэффициент родства между i -м предком и j -м сортом R_{ij} и средний коэффициент родства i -го предка – $mR_i = \sum_{j=1}^N R_{ij} / N$, где N – число сортов. Тогда формула индекса разнообразия Шеннона принимает вид:

$$H = -\sum_{i=1}^S mR_i \times \ln(mR_i).$$

Таким образом, алгоритм построения стержневой коллекции состоит из следующих процедур:

- формирование прямоугольной матрицы генеалогических профилей, ее строками являются сортообразцы, столбцами – предки;
- кластерный анализ матрицы индексов сходства Ренконена;
- отбор типичных сортообразцов из каждого кластера. Для этого вычисляют число ландрас, индекс Шеннона и коэффициент корреляции между средними вкладами ландрас в кластере и каждом сортообразце этого кластера. На основе вычисленных параметров формируют оптимальную группу представителей кластера.

С помощью описанного подхода сформировали стержневые коллекции озимой и яровой пшеницы, ярового и озимого ячменя и овса Чешского генбанка. Объемы сформированных стержневых наборов для этих культур составили от 26 до 33% полных коллекций. Разнообразие в стержневых коллекциях составляло от 70 до 77% разнообразия исходной коллекции, если основываться на числе ландрас, или от 76 до 90% по соотношению средневзвешенных величин индекса Шеннона. (Мартынов и др., 2003). Сравнение величин индекса Шеннона, вычисленных в полной и стержневой коллекциях озимой и яровой пшеницы, озимого и ярового ячменя и овса, показывает, что снижения межкластерного разнообразия в стержневой коллекции не произошло. Некоторое увеличение индекса Шеннона вызвано сокращением размера выборки в стержневой коллекции (Van Hintum et al., 2000).

Анализ таблицы контингенции

Анализ таблиц контингенции (сопряженности) является эффективным способом консолидации огромного разрозненного материала, собранного в базе данных GRIS. Анализ заключается в построении и статистическом анализе таблицы сопряженности. Эта таблица с двумя входами имеет размерность $a \times b$, где a – число градаций 1-го входа, b – число градаций 2-го входа. Таблица сопряженности содержит результаты подсчета записей n_{ij} , удовлетворяющих одновременно двум условиям, и позволяет оценивать сопряженное разнообразие. Общая сумма наблюдаемых частот равна:

$$N = \sum_{i=1}^a \sum_{j=1}^b n_{ij}.$$

Теоретические частоты для любой клетки таблицы вычисляются по крайевым итогам соответствующих строк и столбцов согласно выражению:

$$n_{ij}^T = (n_{i.} \times n_{.j}) / N.$$

Гипотезу о независимости проверяют по критерию χ^2 :

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^a \sum_{j=1}^b (n_{ij} - n_{ij}^T)^2 / n_{ij}^T$$

для числа степеней свободы $df = (a-1) \times (b-1)$.

Если нулевая гипотеза о независимости между признаками отвергается, то оценивается коэффициент взаимной сопряженности А. А. Чупрова:

$$K = \sqrt{\frac{\chi^2}{N \sqrt{(a-1) \times (b-1)}}}.$$

Анализ таблиц сопряженности можно использовать для количественной оценки ассоциаций между различными генами или между морфологическими признаками и устойчивостью к различным биотическим или абиотическим стрессорам.

С помощью данного метода провели геногеографический анализ морфологических признаков колоса и зерновки. Обнаружена значимая сопряженность остистости с влагообеспеченностью природно-сельскохозяйственных провинций (таксономическая единица системы районирования, см. Природно-сельскохозяйственное районирование, 1975). В засушливых провинциях преобладают остистые местные сорта, а во влажных – безостые. В засушливых условиях повышена частота аллелей $b1$, $b2$ и hd , а во влажных – аллелей $B1$, $B2$ и Hd . Имеет место значимое увеличение доли белозерных генотипов ($r1r1r2r2r3r3$), а также опущенных генотипов ($HgHg$) в засушливых провинциях. В провинциях с недостаточной теплообеспеченностью вегетационного периода снижается доля белоколосых и, следовательно, повышаются частоты генов $Rg1$ и/или $Rg2$ (Мартынов, Добротворская, 1997).

Путем анализа таблиц контингенции изучили особенности географического распространения доминантных и рецессивных аллелей генов гибридного некроза и влияние основных агроклиматических факторов. Выявлены существенные различия между частотами доминантных генов $Ne1$ и $Ne2$ в регионах с различными агроклиматическими характеристиками – влаго- и теплообеспеченностью. Установлено значимое влияние селекции на динамику соотношения частот генотипов $Ne1Ne1ne2ne2$, $ne1ne1Ne2Ne2$ и $ne1ne1ne2ne2$ у яровых и озимых пшениц (Pukhalskiy et al., 2000).

Анализ разнообразия российских и украинских сортов мягкой пшеницы по высокомолекулярным субъединицам глютелина выявил значимую сопряженность распределения аллелей локусов $Glu-1$ с влаго- и теплообеспеченностью регионов происхождения. У яровой пшеницы аллель $Glu-D1a$ ассоциируется с устойчивостью к засухе и жаре, а сорта с аллелем $Glu-D1d$ менее адаптивны к климатическим стрессорам. Прослеживается статистически значимая тенденция к преобладанию частоты аллелей $Glu-A1b$ и $Glu-B1c$ в засушливых регионах. У озимой пшеницы частота встречаемости аллеля $Glu-B1b$ значимо выше в засушливых

провинциях с повышенной теплообеспеченностью, тогда как аллель *Glu-B1c* преобладает во влажных и прохладных провинциях.

Проверка независимости распределения сортов яровой и озимой пшеницы по товарным классам и глютениновым аллелям показала независимость или слабую сопряженность у российских и украинских сортов и высокозначимую ассоциацию между аллелями трех локусов *Glu-1* и товарными классами у североамериканских яровых и озимых и европейских озимых сортов. По-видимому, независимость распределения глютениновых аллелей и товарных классов у отечественных сортов вызвана отсутствием статистически обоснованной системы классификации по качеству (Добротворская, Мартынов, 2011).

Установлены тесные ассоциации устойчивости к предуборочному прорастанию у мягкой пшеницы с окраской зерновки и с устойчивостью к фузариозу колоса, а также слабые, но статистически значимые ассоциации с типом развития, остистостью, генами низкорослости *Rht-B1* и *Rht-D1* (Мартынов, Добротворская, 2012).

Изучение закономерностей географического распространения аллелей генов позволяет выявить их экологическую характеристику и отобрать наиболее ценные аллели или их комбинации для конкретной природно-сельскохозяйственной провинции.

Заключение

Информационно-аналитическая система генетических ресурсов GRIS обеспечивает доступ к информации о родословных, аллелях генов, устойчивости к стрессорам и другим данным для непосредственного использования в программах селекции и генетических исследованиях. Она способствует объективному подбору родительских пар и создает предпосылки для проведения селекции на строгой генетической основе. Система GRIS является важным и полезным инструментом для изучения генетического разнообразия пшеницы. Программа обработки данных позволяет исследовать генетическое разнообразие и оценивать его уровень в различных совокупностях сортов; проводить ретроспективный анализ селекционных программ; исследовать генетическую основу сортов с помощью построения генеалогических профилей; выявлять источники устойчивости у заданного сорта путем прослеживания путей передачи аллелей генов по развернутой родословной; проводить стратификацию источников ценных признаков, детерминируемых различными генетическими системами, для использования в гибридизации; формировать специализированные стержневые коллекции, сочетающие репрезентативность генетического разнообразия с ограниченным объемом коллекции; выявлять всевозможные ассоциации между аллелями генов и/или качественными признаками, исследовать закономерности географического распространения аллелей.

Список литературы

- Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы // В кн.: Теоретические основы селекции растений. Т. 2. Частная селекция зерновых и кормовых культур. М.–Л.: Сельхозгиз, 1935. 711 с.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю. П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 619 с.
- Добротворская Т. В., Мартынов С. П. Анализ разнообразия российских и украинских сортов мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) по высокомолекулярным субъединицам глютенина // Генетика. 2011. Т. 47. № 7. С. 905–919.
- Добротворская Т. В., Мартынов С. П., Пухальский В. А. Тенденции изменения генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы, реализованных на территории России в 1929–2003 гг. // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1509–1522.
- Добротворская Т. В., Мартынов С. П., Пухальский В. А. Анализ генетического разнообразия сортов яровой твердой пшеницы (*T. durum* Desf.), районированных на территории России в 1929–2004 гг. // Генетика. 2005. Т. 41. № 10. С. 1358–1368.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В. Анализ генетического разнообразия пшеницы с помощью Информационно-аналитической системы генетических ресурсов GRIS // Генетика. 2000. Т. 36. № 2. С. 195–202.

- Мартынов С. П., Добротворская Т. В. Генеалогический анализ устойчивости к фузариозу колоса у российских и украинских сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Генетика. 2006. Т. 42. № 8. С. 1096–1106.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В. Генетическая эрозия в сортах мягкой пшеницы, реализованных в России. // В кн.: Генетика в XXI веке: Современное состояние и перспективы развития. 6–12 июня 2004. Т. 1. М., 2004. С. 75.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В. О генетическом разнообразии сортов мягкой яровой пшеницы // Селекция и семеноводство. 1998. № 3. С. 2–6.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В. Особенности распространения морфологических признаков колоса мягкой пшеницы на территории бывшего СССР // Генетика. 1997. Т. 33. № 3. С. 350–357.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В. Сравнительный анализ устойчивости яровой мягкой пшеницы к пыльной головне, основанный на генеалогическом подходе // Генетика. 2003. Т. 39. № 7. С. 956–968.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В. Устойчивость мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) к предуборочному прорастанию: анализ ассоциаций // Генетика. 2012. Т. 48. № 10. С. 1142–1152.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В., Дотлацил Л. и др. Генеалогический подход к формированию стержневой коллекции озимой пшеницы // Генетика. 2003. Т. 39. № 8. С. 1091–1098.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В., Сорокин О. Д. Генеалогический анализ устойчивости мягкой озимой пшеницы к твердой головне // Генетика. 2004. Т. 40. № 4. С. 516–530.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его применение (пер. с англ.). М.: Мир, 1992. 181 с.
- Природно-сельскохозяйственное районирование земельного фонда СССР. М.: Колос, 1975. 260 с.
- Brown A. H. D. The case for core collections // In: Brown A. H. D., Frankel O. H., Marshall D. R., Williams J. T. The use of plant genetic resources. Cambridge, 1989. P. 136–156.
- Malecot G. Les mathematiques de l'heredite. Paris: Masson et Cie, 1948.
- Manninen O., Nissila E. Genetic diversity among Finnish six-rowed barley cultivars based on pedigree information and DNA markers // Hereditas. 1997. V. 126. P. 87–93.
- Martynov S. P. Two-component method for crossing self-fertilized crops // Euphytica. 1991. V. 52. P. 65–72.
- Martynov S. P. Analysis of genetic profiles of winter wheats from Russia // Euphytica. 1998. V. 100. P. 305–311.
- Martynov S. P., Dobrotvorskaya T. V. Breeding oriented database on genetical resources of wheat // Ann. Wheat Newslet. 1993. V. 39. P. 214–221.
- Martynov S. P., Dobrotvorskaya T. V. A genealogical analysis of the genetic diversity in Russian spring durum cultivars // Ann. Wheat Newslet. 2004. V. 50. P. 153–157.
- Martynov S. P., Dobrotvorskaya T. V. Genealogical analysis of diversity of Russian winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) // Gen. Res. Crop Evol. 2006. V. 53. № 2. P. 379–386.
- McIntosh R. A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat. 2008. 11th Int. Wheat Gen. Symp. 24–29 August 2008. Brisbane, Australia, 2008.
- Pukhalskiy V. A., Martynov S. P., Dobrotvorskaya T. V. Analysis of geographical and breeding-related distribution of hybrid necrosis genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). // Euphytica. 2000. V. 114. P. 233–240.
- Purdy L. H., Loegering W. Q., Konzak C. F. et al. A proposed standard method for illustrating pedigrees of small grain varieties // Crop Sci. 1968. V. 8. № 4. P. 405–406.
- Rohlf F. J. NTSYSpc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.02c. Exeter Software. New York, 1998.
- Souza E., Fox P. N., Byerlee D., Skovmand B. Spring wheat diversity in irrigated areas of two developing countries // Crop Sci. 1994. V. 34. P. 774–783.
- Souza E., Sorrells M. E. Pedigree analysis of North American oat cultivars released from 1951 to 1985 // Crop Sci. 1989. V. 29. P. 595–601.
- Stehno Z., Dotalcil L., Faberova I., Martynov S., Dobrotvorskaya T. Genealogical analysis of the genetic diversity in winter wheat cultivars grown in former Czechoslovakia and the present Czech Republic during 1919–2001 // Czech J. Gen. Plant Breed. 2003. V. 39. № 4. P. 99–108.
- Van Hintum Th. J. L., Brown A. H. D., Spillane C., Hodgkin T. Core collections of plant genetic resources. Rome: IPGRI, 2000. 48 p.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

УДК 623.28:631.581.9:524

АРЕАЛ ВИДОВ РОДА *AGROPYRON* GAERTN И РАЗМЕЩЕНИЕ В ЕГО ПРЕДЕЛАХ КАРЕОЛОГИЧЕСКИХ РАС

А.В.Бухтеева

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

Резюме

Житняк гребенчатый – *Agropyron cristatum* s.l. – распространен на огромной территории, совпадающей с аридными районами Восточного полушария. Другие виды имеют ограниченное распространение, а некоторые являются молодыми и древними эндемиками.

Кариологические расы *A. cristatum* s.l. ($2n = 14, 28, 42$) имеют свой ареал, не переопыляются и не поглощают одна другую.

Ключевые слова: житняк, ареал, вид, разновидность, эндем, полиплоидия, кариология.

AREA OF SPECIES OF THE GENUS *AGROPYRON* AND DISTRIBUTION ON THIS TERRITORY OF KARYOLOGIC RACES

A.V. Bukhteeva

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

Summary

A wheatgrass comb, *A. cristatum* spreads, the vast territory of Eurasia. Other species of wheatgrass have a limited distribution, and some are ancient or young endemic. In karyologic races of *A. cristatum* species ($2n = 14, 28, 42$) each has its own area, does not interbreed and consume one another.

Key words: wheatgrass, area, species, varieties, endemic, polyploidy, karyology.

Введение

При работе с житняком *Agropyron* Gaertn. и организации коллекции нами была принята концепция Вавилова (1931) – «вид как система». Это совокупность подвидов, кариологических разновидностей, форм, экотипов. Эта же концепция отражена во флоре «Злаки СССР» (Цвелев, 1976) и во Флоре Европы (Flora Europaea. 1980).

Материал и методы

Во Флоре «Злаки СССР» описано 10 видов житняка и 9 подвидов (не считая типовых), относящихся к двум видам. Балканский вид *A. brandzae* Pantu & Solac. переведен во Флоре Европы в ранг подвида. На два подвида в этом же издании разделен житняк сибирский (*A. fragile* Roth.) Candargy. Переднеазиатский вид *A. incanum* Nab. переведен Мелдерисом (Melderis, 1984) в ранг подвида *A. cristatum* (L.) Beauv. s.l. Еще один вид – житняк ангарский *A. angarense* Pecshk. (1984) – описан Г. А. Пешковой (1984) на территории Средней Сибири. Таким образом, в предложенной нами системе рода *Agropyron* имеются 24 таксона: 11 видов

и 13 подвидов, входящих в состав 3 видов, из них два имеют по два подвида, а *A. cristatum* s.l. имеет 11 подвидов.

Результаты и обсуждения

По объему и занимаемой территории виды житняка неравноценны. 3 вида – *A. cristatum* s.l., *A. fragile* и *A. desertorum* – имеют широкое распространение в степной и пустынной зонах Евразии. Два последних вида исключительно азиатского типа распространения и в Европу заходят только на Юго-Востоке. Остальные таксоны имеют локальное распространение, а многие являются эндемиками. В то же время *A. cristatum* s.l. занимает огромную территорию, совпадающую с аридными районами Восточного полушария, и его ареал тянется на запад от Дальневосточной лесной провинции до Атлантического побережья Европы и Африки. На север в Восточной Сибири, по сообщению Г. А. Пешковой, в составе растений степных ассоциаций житняк гребенчатый достигает тундровой зоны Якутии и распространяется по сухим склонам далеко на восток и северо-восток Азии. Степная растительность доходит до горных хребтов, идущих вдоль Охотского побережья, и ограничивается горами с юга, изолируя якутский флористический комплекс от забайкальских степей. В Восточной Сибири луговые степи и остепненные луга в сочетании с березовыми и сосново-лиственничными лесами имеют островной характер, а житняк гребенчатый совместно с ковылем и типчаком образует травяной покров.

В Западной Европе, по сообщению Б. Стефанова (1951), житняк гребневидный sporadически распространен по Балканам, единично встречается в Венгрии и Австрии, дальше на запад идет до Испании (Каталония). В коллекции ВИРа имеются сорта и дикорастущие образцы из ряда восточноевропейских стран, Франции, Италии.

По типу ареала житняк гребенчатый представляет собой сибирско-центральноазиатский вид, житняк гребневидный – западно-средиземноморский, житняки пустынный и сибирский – монгольско-казахстанские виды.

В китайских источниках (Flora of China. 2006) нахождение житняка гребенчатого, сибирского и пустынного указано для Внутренней Монголии и ряда других северных провинций, а гребенчатого также еще для Кореи и Японии. Он встречается в странах Передней Азии и распространяется на восток до Индии и Тибета. На карте изображен ареал рода, который совпадает с ареалом *A. cristatum* s.l. За пределом указанной территории житняк встречается как заносное растение (например, Дальний Восток). В районе Нижней Тунгуски Г. А. Пешкова находит житняк ангарский. К западу от долины Енисея северная граница житняковой зоны совпадает с северной границей степи, проходит через Западную Сибирь, Средний Урал, Среднюю Волгу, Курскую, Воронежскую, Тамбовскую, Орловскую области, центральную часть Украины, Молдавию, Чехию, Австрию. В коллекции ВИРа имеются образцы из Италии и Франции. Самый южный известный нам район нахождения житняка гребневидного – Йеменская республика – юг Аравийского полуострова (образцы коллекции). Дальше южная граница проходит через Турцию, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан, Тибет, заходит в Индию. В Алжир и другие страны Северной Африки из Северной Америки были интродуцированы житняк пустынный и житняк гребневидный.

Более подробно, с указанием географических районов Центральной Азии, ареал *Agropyron* представлен Н. Н. Цвелевым (1968) и во Флоре Китая (2006). На территории Сибири Г. А. Пешкова (1990) приводит подробные точечные ареалы многих таксонов житняка, в Причерноморском районе такие же ареалы составлены Ю. Н. Прокудиным (1977), а А. А. Гроссгеймом (1939) составлены карты ареалов житняков Кавказа. Приводим также точечный ареал житняка гребенчатого, составленный Т. А. Савкиной с соавторами (1982) для восточной Якутии (рис. 1), и карту маршрута экспедиции ВИРа от Нижней Волги и Западно-

го Прикаспия до низовий Днепра (рис. 2). Карта дает представление о насыщенности этой территории таксонами житняка – их 8 (Бухтеева и др., 1990).

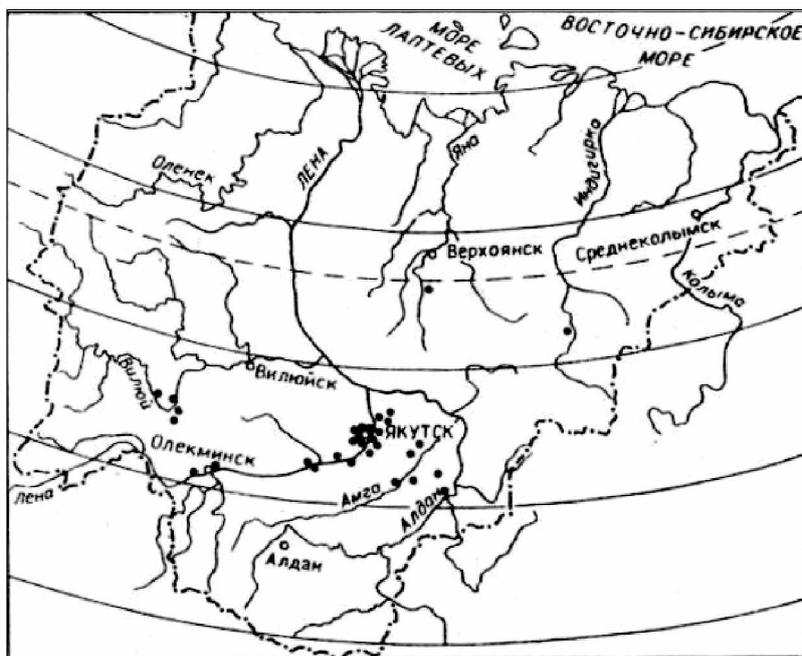


Рис. 1. Местонахождение *A. cristatum* subsp. *cristatum* в Якутии, представленное Т. А. Савкиной с соавторами (1982)

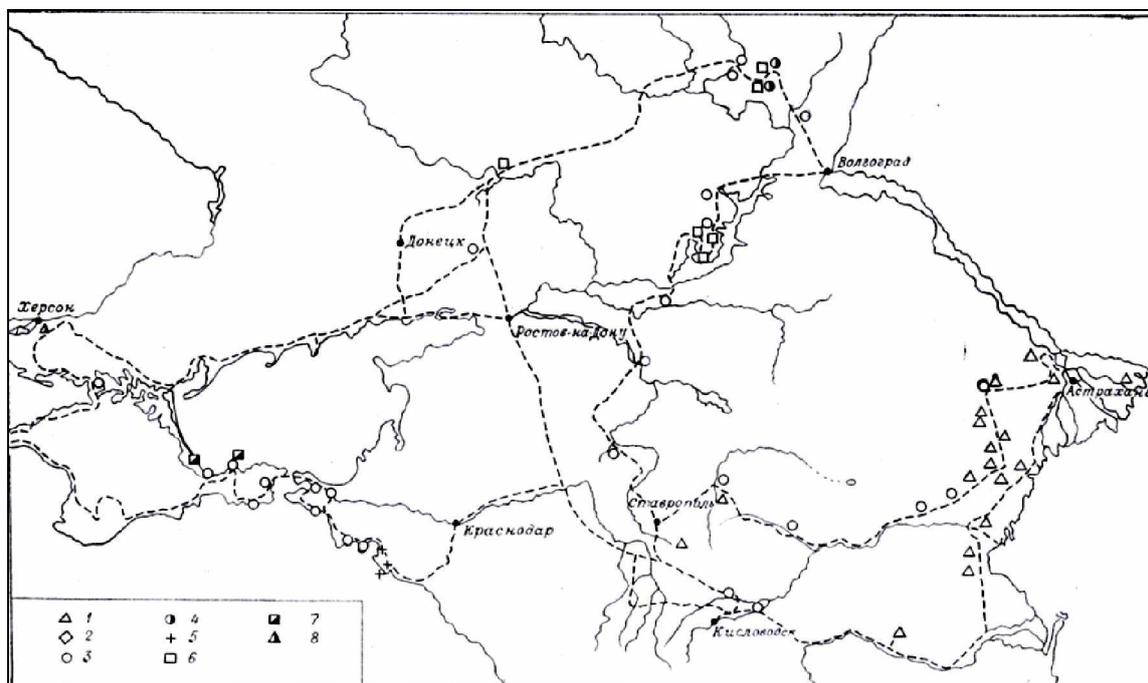


Рис. 2. Местонахождение популяций подвидов житняка *A. cristatum* (L.) Beauv. в Прикаспийско-Причерноморском районе

Примечания: Δ – житняк сибирский, \diamond – житняк пустынный, \circ – житняк гребневидный, \bullet – житняк песчаный, $+$ – житняк жестколистный, \square – житняк донской, \blacksquare – житняк керченский \blacktriangle – житняк пушистоколосый.

В совокупности эти карты дают представление о территории, занимаемой некоторыми молодыми и древними эндемиками житняка. В качестве эдификатора, или доминанта различных растительных сообществ особенно широко представлены в Казахстане три основных таксона житняка – гребневидный, сибирский и пустынный. Их экотипические свойства и распространение изучены Казахской экспедицией ВИР (Иванов и др., 1986). При обобщении материалов экспедиционных исследований были определены ценоареалы основных злаков и бобовых растений – территории, где можно произвести массовый сбор семян. Для исследуемых видов житняка это полоса сухих и опустыненных степей, протянувшихся от Западного Прикаспия до подножия Алтая. Житняк сибирский имеет также массовое произрастание по пескам Большие и Малые Барсуки, в песках Муюнкум и других песчаных массивах Центральной Азии.

Виды житняка – это представители пустынных, степных и остепненных растительных сообществ. Все они в большей или меньшей степени несут черты ксерофитизма. У северной границы естественного ареала в луговых степях житняки гребенчатый и гребневидный встречаются рассеянно в степном травостое на сухих склонах, смытых, щебенистых и деградированных землях. Южнее, особенно при переходе от степей к пустынно-степной зоне, житняк гребневидный становится доминантом растительных сообществ и на разнообразных местообитаниях образует сплошные травостои. В зоне полупустыни житняково-полянны сообщества занимают обширные территории. О. Д. Кирьяновой (1958) описаны в Западном Казахстане ассоциации с доминированием житняка гребневидного площадью 1000–4000 га. По неглубоким понижениям житняк образует более густой и продуктивный травостой. Это особенно характерно для лиманов. Он встречается на кратковременно затопляемых участках речных пойм и окраинам лиманов. Значительная часть земель под сообществами житняка в разной степени засолены. Многие виды житняка выдерживают умеренное засоление субстрата. В северной части зоны пустыни житняк гребневидный встречается лишь на пониженных элементах рельефа, где скапливается талая вода и создаются более благоприятные условия водоснабжения. По сухим склонам житняки гребенчатый и гребневидный поднимаются высоко в горы – в азиатской части он идет до альпийского пояса. Житняк встречается здесь и на щебенистых склонах и на черноземных почвах горных степей, в зарослях кустарников, по осыпям, скалам и пологим участкам горных равнин.

A. cristatum subsp. *cristatum* и *A. cristatum* subsp. *pectinatum* являются замещающими видами. Линия, разделяющая их ареалы, проходит приблизительно по горным поднятиям на востоке Казахстана: по востоку Тянь-Шаня, по Джунгарскому Алатау, Алтаю и дальше на север вдоль долины Енисея.

Несколько видов житняка псаммофиты и преобладают в травостое на закрепленных и развеиваемых бугристых и грядовых песках и в песчаных степях. По песчаным массивам житняк сибирский идет в глубь среднеазиатских и центральноазиатских пустынь и является единственным представителем семейства злаков, который в этих условиях входит в состав пустынных сообществ в качестве субдоминанта. Нет по засухоустойчивости среди злаковых трав, используемых в культуре, равных житняку сибирскому и житняку пустынному. Сплошные травостои житняка сибирского приурочены также к песчаным массивам Прикаспийской низменности.

Самое восточное нахождение житняка сибирского – полоса пустынно-степных и степных сообществ, огибающих пустыню Гоби. Это северные провинции Китая: Внутренняя Монголия, Хебей, Хинган, Гансу, Шанси, Нингси. В Монголии он также растет по окраинам Гоби, в Джунгарии, Кашгарии. По песчаным пустыням Средней Азии достигает побережья Каспийского моря. Северная граница ареала житняка сибирского проходит по Алтаю, югу Западной Сибири, через Челябинскую область и Среднее Поволжье и, огибая Прикаспийскую низменность с запада, достигает Ставропольской возвышенности.

Житняк пустынный не занимает таких обширных площадей как два предыдущих вида. Доминирующим растением он является в основном лишь в ассоциациях Прикаспийского района и Нижней Волги. На юг он также заходит в зону пустыни, например встречается по чинку Устюрта и у его подножия. Ареал житняка пустынного почти совпадает с ареалом житняка сибирского. На востоке встречается в Монголии, западных провинциях Китая – Ганьсу и Синьцзяне, на Алтае, в Красноярском крае до среднего течения Енисея. Далее на запад северная граница его распространения проходит по югу Западной Сибири, через Челябинскую область, Среднее Поволжье, затем идет на юг, к западу от Прикаспийской низменности, по побережью Каспийского моря, и распространяется спорадически по степям Северного Кавказа. В качестве доминанта растительных сообществ житняк пустынный выступает в Прикаспийском районе. Самое западное местонахождение житняка пустынного обнаруживается на Южном берегу Крыма.

Размещение видов узкоколых житняков разъединяется лишь эдафическим фактором: популяции житняка сибирского приурочены к песчаному субстрату, а житняк пустынный занимает глинистые равнины и склоны. Экологический ареал житняка довольно широк, но он весь располагается в аридных условиях. Лишь отдельные экотипы выходят за пределы аридной зоны и носят ксеромезофитный характер.

По характеру ареала, который занимает всю аридную территорию Евразии, а также по целому ряду других характеристик *A. cristatum* s.l. следует считать самым древним, первичным видом в роде *Agropyron* Gaertn. Житняк гребенчатый распадается на четко очерченные формы, что естественно для такого обширного ареала, проявляет высокий полиморфизм по морфологическим, кариологическим и другим признакам. Изменчивость *A. cristatum* s.l. отражена и в ботанических исследованиях и выражена в многочисленных синонимах названий таксонов. Мнения авторов по поводу таксономического ранга описываемых форм неоднозначны и даже противоречивы. Подтверждением древности и первичности происхождения в роде *Agropyron* *A. cristatum* s.l. является наличие у него полиплоидного ряда $2n = 14, 28, 42$.

Многочисленные определения чисел хромосом на коллекционном материале, а также результаты исследований многих авторов позволяют произвести анализ соотношения кариологических разновидностей с таксономическими характеристиками, их локализацию в пределах ареала и сделать выводы о возможных путях эволюции в роде *Agropyron* Gaertn. (Бухтеева, 2009).

На карте (рис. 3) показано размещение образцов диплоидных разновидностей у подвигов *A. cristatum* s.l. Материалом для составления карты послужили определения чисел хромосом как на образцах мировой коллекции ВИР, так и материалах других авторов. Числа хромосом образцов коллекции определены в отделе анатомии и цитологии ВИР и в Казахском НИИ лугопастбищного хозяйства (Шаханов, Ушакова, 1982а) и включены в каталоги коллекции.

Приводим список образцов, изученных в ВИРе:

***A. cristatum* s.l.**

subsp. *cristatum*

$2n = 28$ Онохойский 52, Бурятия, к-29590.

subsp. *pectinatum*

$2n = 14$ Дикорастущий – Казахстан, окрестности г. Уральска, к-27900.

$2n = 28$ Дикорастущий – Горно-Алтайская республика, степной восточный склон, h – 900 м н.у.м., к-38899;

с. Актюбинский ширококолосный – Казахстан, Актюбинская обл., к-34519;

с. Аксенгерский местный – Казахстан, Алма-Атинская обл., к-35553.

subsp. *tarbagataicum*

$2n = 28, 42$ Дикорастущий – Казахстан, Семипалатинская обл., от пос. Урджар в 20 км к западу, к-37504;

дикорастущий – Семипалатинская обл., в 20 км от пос. Урджар, каменистый склон горы, к- 40049.

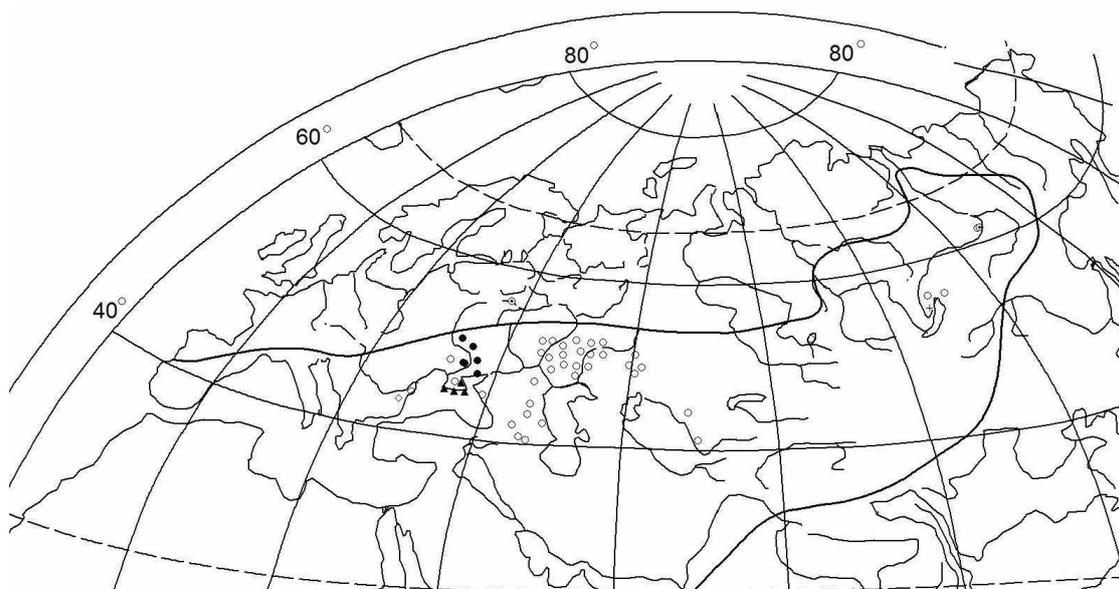


Рис. 3. Размещение выявленных диплоидных популяций в ареале *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. s. l.: ареал рода *Agropyron* Gaertn.

Кариологические разновидности: ○ – subsp. *pectinatum* и subsp. *cristatum*, ● – subsp. *sabulosum*, + – subsp. *brandzae*, ▲ – subsp. *ponticum*, ◇ – subsp. *baicalense*.

A. desertorum

2n = 28 с. Долинский – Казахстан, Карагандинская обл., к-27329;

с. Маркинский 27 – Киргизия, к-35511;

с. Камышинский 1 – РФ, Волгоградская обл., к-27882;

с. Уральский узкоколосый, к-35578;

дикорастущий – Казахстан, Уральская обл., Тойпакский район, урочище Монтас, к-35997;

дикорастущий – Гурьевская обл., Индерборгский р-н, склон карстовой воронки, к-37439.

A. fragile subsp. *sibiricum*

2n = 28 с. Красноводопадский 414, к-35554;

дикорастущий – Казахстан, Уральская обл., пос. Базартобе, понижение между грядами в пойме р. Урала, к-36001;

дикорастущий – Тургайская обл., в 40 км от пос. Тургай, в сторону пос. Нура, понижение между буграми, к-37481;

дикорастущий – Семипалатинская обл., в 40 км к югу от пос. Маканчи, приозерная равнина, к- 40156;

дикорастущий – Джамбулская обл., в центре песков Муюнкум, к-36258.

По *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum* исследовано более 100 коллекционных образцов. По некоторым образцам проанализированы семена разных лет и мест репродукции. В результате кариологического анализа оказалось, что одна треть образцов имеет диплоидный набор хромосом и две трети – тетраплоидный (рис. 4).

Диплоидные популяции проявили четкую географическую обособленность и локализовались в районе, примыкающем к Прикаспию с запада, севера и востока по границе пустынно-степной зоны. Тетраплоидные популяции распределились по всему остальному ареалу. Эти две кариологические разновидности имеют и свои вполне выраженные морфологические и биологические особенности (табл.). Они заметно различаются по мощности и продуктивности, а также по общему габитусу растений, т. е. признаками экотипическими. Различий таксономического характера обнаружено не было.

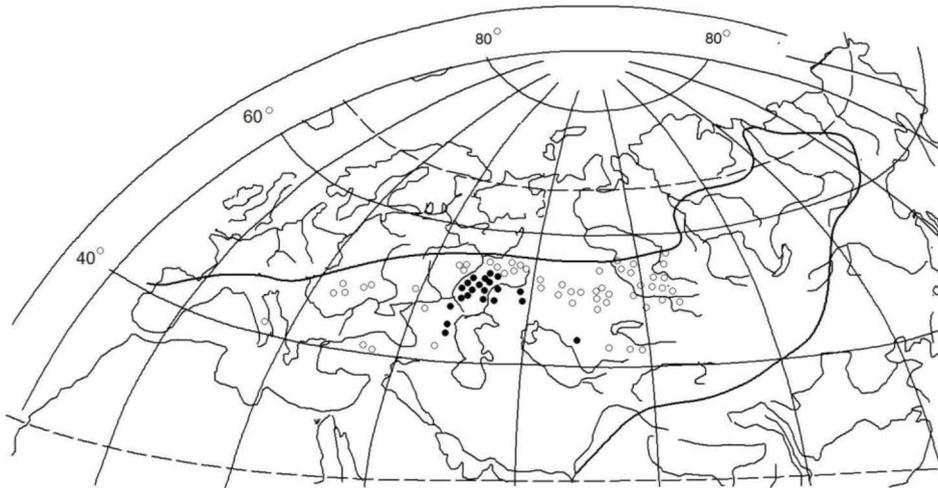


Рис. 4. Размещение диплоидных и тетраплоидных образцов коллекции ВИР житняка гребневидного - *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum*

Примечания: ○ – тетраплоидные образцы, ● – диплоидные образцы.

Диплоидные популяции представлены растениями с тонкими стеблями – 1,2 мм. Листья направлены вверх, прижаты к стеблю, узкие – 0,5 см, короткие – 10–12 см или средней длины, пластинка листа тонкая, нежная, окраска растения светло-зеленая со слабым восковым налетом или серовато-голубоватая от сильного воскового налета. Колос овальный, средней длины и ширины. Первая пара колосков у основания колоса всегда короче последующих. Колоски, влагалища и листовая пластинка с нижней стороны всегда голые. Продуктивность образцов всегда значительно ниже средних значений по питомникам.

Сходные по морфологическим признакам популяции (по-видимому, диплоидные формы) встречаются на юге Украины и, как указывает В. Г. Грати (1971), по всей территории Молдавии. О. А. Петрова (1968) находит растения диплоидной разновидности в Крыму, а А. Löve (1972) обнаруживает диплоидные растения в румынской Добрудже. Морфологическую особенность этой кариологической разновидности отмечали многие исследователи и выделяли ее в самостоятельную эколого-географическую группу лиманной, или сизый экотип. В наших исследованиях она названа прикаспийским пустынно-степным экотипом.

Нахождение диплоидных популяций исследователями (Арапатян, 1933; Peto, 1930) установлено в Закавказье – в Грузии и Армении. D. R. Dewey (1975) обнаружил диплоидные растения в Иране у юго-западного побережья Каспийского моря. J. Schultz-Schaeffer и P. Lurastis (1962) получили семена диплоидных растений из Ташкента и Алма-Аты.

Из восточной части ареала *Agropyron cristatum* s.l. соответствующих данных очень мало и они приурочены к Ленско-Колымскому району. Но если воспользоваться морфобиологическими характеристиками, то можно предположить, что весь северо-восток ареала житняка гребенчатого представлен исключительно диплоидной разновидностью. Установлено точно нахождение таких популяций П. Г. Жуковой и Б. А. Юрцевым (1982) в районе Якутска, Г. А. Пешковой (1980), В. А. Беляевой и В. Н. Сипливиным (1977) в Северном Прибайкалье.

По нашим наблюдениям в Якутии – в долинах рек Лены, Амги, Колымы, образцы житняка по морфобиологическим признакам сходны с прикаспийскими диплоидными популяциями. В гербарии БИНа гербарные листья из Внутренней Монголии представлены растениями дернистыми, очень мелкими, с короткими свернутыми шиловидными листьями, тонкими стеблями и очень мелким колосом. В то же время в этом гербарии имеются листья, представляющие растения совершенно иного типа: светло-зеленые, с тонкими широкими листьями, толстыми длинными стеблями и длинным колосом – по-видимому, эти растения представляют две кариологические разновидности – диплоидную и тетраплоидную.

**Таблица. Характеристика образцов житняка гребневидного по морфологическим признакам и продуктивности
Приаральская опытная станция ВИР**

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Колос, см			Лист, см		Стебель, толщина в мм	Урожайность зеленой массы, % к стандарту
			длина	ширина	отношение длины к ширине	длина	ширина		
Диплоидные образцы, 2n = 14									
26576	Краснокутский ширококолосый 4	Саратовская обл.	3,5	1,9	1,9	12,0	0,5	1,3	80
28140	Из коллекции В. С. Богдана	»	3,8	1,7	2,1	7,5	0,3	0,8	60
27952	»	»	5,0	2,5	2,0	10,0	0,5	1,2	79
27232	Дикорастущий	Ставропольский край	4,5	1,9	2,4	13,0	0,5	1,2	75
36002	»	Уральская обл.	4,5	2,0	2,2	13,5	0,6	1,5	90
Среднее			4,3	2,0	2,1	12,0	0,5	1,2	77
Тетраплоидные образцы, 2n = 28									
35684	Зерноградский 1	Ростовская обл.	7,0	2,3	3,0	15,0	0,7	1,6	90(125)
29561	Талинский	Армения	8,0	2,8	2,8	15,5	0,9	1,8	100
28686	Местный	Алтайский край	6,0	2,0	3,0	14,0	0,7	1,8	104
35221	Дикорастущий	»	7,5	2,5	3,0	16,5	0,8	1,5	108
37226	»	Воронежская обл.	7,5	2,5	3,0	16,0	0,9	2,0	114
Среднее			7,0	2,4	3,0	15,5	0,8	1,7	107

Подобное соотношение форм *A. cristatum* s.l. встречается в гербарии многих районов Восточной Сибири и Монголии. Нахождение диплоидного житняка гребенчатого – subsp. *cristatum* – Глотов указывает для степной части Алтайского края (цитируется: по Араратяне, 1933).

Тетраплоидная разновидность subsp. *pectinatum* по морфобиологическим признакам имеет очень большие отличия от диплоидной разновидности этого же подвида (см. табл.): растения более мощные и продуктивные, все органы – листья, стебли, колос – более крупные. Стебли толстые и средней толщины; листья средней длины и длинные – 15–17 см, иногда длиннее, их ширина 0,7–0,9 см и больше. Колос большей частью длинный и широкий, но в том случае, если он короткий, то по ширине значительно превышает размеры колоса диплоидных растений. Окраска растений зеленая и темно-зеленая, восковой налет или слабый, или отсутствует. Колоски, влагалище и листовая пластина чаще голые, но могут быть и опушенными. К этой разновидности относится очень широко распространенная форма с опушенными колосками var. *imbricatum* и редко встречающаяся – с опушенными листьями f. *litvinovii*.

Немногочисленные образцы коллекции из западной части ареала subsp. *pectinatum* все оказались тетраплоидными – это образцы из Румынии, Италии, Турции.

Растения тетраплоидной разновидности отличаются также лучшими адаптивными свойствами, более приспособлены к условиям среды, более конкурентоспособны, что позволило им занять такой обширный ареал, преимущественно в составе степных ассоциаций. Разновидность диплоидная отеснена на край экологического ареала с высоким дефицитом влагообеспеченности и экстремальным температурным режимом. Это местообитания на скалах и осыпях, в пустынно-степной зоне, на засоленной почве, в районе полюса холода, на северо-востоке Сибири.

До сих пор обсуждается вопрос о таксономическом ранге кавказских таксонов житняка subsp. *pectinatum* var. *imbricatum* и subsp. *puberulum*. Аналогичным образом представлены формы житняка с опушенным колосом во Флоре Европы (Flora Europaea. 1980) – как var. *imbricatum*, а в издании – Конспект флоры Кавказа Цвелев (2006) представляет житняк черепитчатый (*A. imbricatum*) как вид и объединяет его с subsp. *puberulum*, переведя название последнего в синонимы.

В гербарии БИНа в сборах на Кавказе представлены обе формы житняка с опушенным колосом, но по морфобиологическим признакам они имеют значительные различия: subsp. *Puberulum* – растения мелкие, с шиловидными листьями, тонкими стеблями, мелким колосом; var. *imbricatum* – растения более мощные, с широкими плоскими листьями, длинным крупным колосом. По нашему предположению, эти формы представляют собой две кариологические расы – диплоидную и тетраплоидную. Скорее всего, subsp. *puberulum* – это диплоид, а var. *imbricatum* – его тетраплоидная разновидность и на тетраплоидном уровне легко скрещивается с subsp. *pectinatum*, войдя в состав популяций последнего. Если принять такую концепцию, то тогда логично было бы считать житняк опушенный за основной таксон – subsp. *puberulum*, а житняк черепитчатый за его тетраплоидную разновидность.

А. А. Гроссгейм (1951), изучая житняк гребневидный в естественных условиях, обнаружил, что от голого «*pectiniforme*» до густоопушенного «*imbricatum*» существует целая гамма переходов со слабым опушением, так что установить по этому (единственному) признаку какую-либо границу между формами нельзя. Н. А. Троицкий (1949) также обнаруживает присутствие обеих форм в одной и той же популяции. К аналогичным выводам пришел Ю. Н. Прокудин (1948). Нашими многочисленными наблюдениями (и на коллекционном материале, и в естественных популяциях) установлено, что растения с опушенными колосками очень широко распространены в европейской части ареала житняка гребневидного и на Кавказе, реже он встречается в азиатской части ареала. В образцах европейского происхождения var. *imbricatum* составляет 35–75% растений популяции. Таковы, например, сорта Средневожский, Талинский из Армении, образец из Молдавии. В Казахстане var. *imbricatum* встречается в степных районах: опушение на цветковых чешуйках более слабое,

и в дикорастущих популяциях таких растений присутствует от 5 до 25%. Таким образом, признать видовую (или подвидовую) самостоятельность растений с опушенным колосом по этому единственному признаку не представляется возможным.

Цвелев предполагает гибридное происхождение var. *imbricatum* от скрещивания subsp. *pectinatum* × subsp. *incanum*. Для утверждения такой комбинации необходимо определение чисел хромосом родительских форм, и если они совпадают, то с таким предположением можно согласиться.

Группа причерноморских таксонов «кристатного» типа представлена преимущественно диплоидными формами. О. А. Петровой обнаружено по $2n = 14$ у subsp. *ponticum* и subsp. *sabulosum* (по 5 определений). В Крыму ею найдена также диплоидная разновидность *A. pectinatum* (Петрова, 1968). Также диплоидным является близкий к указанным подвидам румынско-болгарский житняк – subsp. *brandzae* (Dihoru, Negrean, 1973). А. Ю. Магулаев (1984) сообщает, что обнаружил диплоидные растения у subsp. *pectinatum* var. *imbricatum* в районе Махачкалы, на отрогах главного Кавказского хребта (пос. Талги) и на черноморском побережье у пос. Архипо-Осиповка. Вызывает сомнения правильность идентификации собранных образцов с var. *imbricatum*, поскольку многими исследователями у var. *imbricatum* была обнаружена только разновидность $2n = 28$. В то же время на востоке Кавказского хребта широко распространен житняк опушенный subsp. *puberulum*, а в Новороссийском районе subsp. *sclerophyllum*, также имеющий опушение по колосу. Возможно, эти подвиды и являются исследуемыми образцами.

Весь комплекс причерноморских таксонов *A. cristatum* s.l. имеет сходство по ряду признаков. Признаки заходящие, в популяциях имеются растения опушенные и с голыми колосками. Поэтому некоторые ботаники различия между житняком крымским и жестколистным определяют как экотипические и описывают как один вид – *A. ponticum* Nevski (Троицкий 1951; Прокудин, 1977, во Флоре Украины). Сообщение А. Löve (1972) о нахождении в Румынии тетраплоидного *A. ponticum* не представляется убедительным, поскольку во Флоре Европы (Flora Europaea. 1980) не указано нахождение в Румынии житняка крымского, это крымский эндем. На основании сказанного можно предположить, что причерноморские житняки «кристатного» типа происходят от одной общей диплоидной предковой формы, населявшей когда-то древнюю Понтийскую сушу. Тектонические процессы и миграция мезофитных флор разъединили единый ареал на изолированные участки, что способствовало формированию самостоятельных эколого-географических рас в системе *A. cristatum* s.l. Таким образом, рассматриваемые таксоны житняка представляют собой реликтовые близкородственные эндемы. Это подтверждается также представлением В. П. Малеева (1948), что связь между крымско-новороссийскими флористическими элементами прервалась в дочетвертичный период, а сама лугово-степная растительность этого района является реликтовой.

В восточной части ареала *A. cristatum* s.l. в Средней и Северо-Восточной Сибири популяции житняка гребенчатого входят в состав степных флористических комплексов, которые сами являются реликтовыми. Е. М. Лавренко (1956) на основе палеогеографических данных утверждает, что степные острова за пределами границы степной зоны носят в большинстве своем реликтовый характер, а в прошлые геологические времена степные группировки заходили еще дальше на север, чем в данный геологический момент. В Восточной Сибири степные комплексы заходят вплоть до бассейна рек Яны и Индигирки. И. П. Герасимов (1952) также определил ландшафты Якутии, свойственные ее центральной части, как «палеогеографический реликт».

Из вышесказанного можно сделать вывод, что все диплоидные формы *A. cristatum* s.l. древние реликты. На карте (см. рис. 3) видно, что местонахождение большинства этих форм (кроме Восточной Сибири) приурочено к древнему Средиземью, что соответствует акватории обсохшего моря Тетиса. По палеоботаническим данным освободившиеся территории начали заселяться спустившимися с гор растениями (Цвелев, 1968), в том числе *A. cristatum* (или его предковой формой). Формирование степной растительности происходило под влия-

нием прогрессирующего похолодания и аридизации климата, о чем свидетельствует наличие крупных хромосом у фестуктоидных злаков. Важнейшую роль в формировании аридных типов растительности и соответствующих им флористических элементов палеоботаники (Криштофович, 1958; Крашенинников, 1958; Ильин, 1958) придают ангарскому флористическому центру – Ангарской суше. К. А. Соболевская (1958), изучая флору Тувы, установила, что степная флора «Южной Ангариды» в значительной степени самобытна и принадлежит «плейстоценовому флористическому комплексу». В Алтайско-Саянской провинции не только сохраняются виды третичной флоры, но и современные условия благоприятствуют видообразованию. Эти территории выступают как мощные центры флоро-и ценогенеза. Большинство видов тувинских степей, в том числе *A. cristatum*, является азиатским аборигеном, производным южного Центральноазиатского центра. Анализ флоры Тувы подтверждает мнение о древнейшем образовании степей Евразии. Благодаря усилению суровости климата Ангарской области миграция флористических элементов происходила в западном и юго-западном направлении в большей степени, чем наоборот.

По представлению М. Н. Караваева (1945), формирование степных комплексов Якутии происходило в ксеротермические времена третичного периода. При этом большое значение для развития флоры Якутии имел даурско-монгольский флорогенетический центр. В теплые и сухие периоды диплоидные формы *A. cristatum* в составе степных группировок монгольских степей проникли по долинам рек в глубь Якутии, и в настоящее время Г. А. Пешкова (1980) указывает его самое северное местонахождение вблизи дельты реки Лены.

В. В. Ревердатто (1947) выделяет несколько центров видообразования: монголо-даурский, хакасско-саянский и алтайско-саянский высокогорный. Происхождение восточно-сибирских «кристатных» житняков связано именно с этими центрами. Диплоидные разновидности центральноазиатского подвида *subsp. cristatum* и средиземноморского *subsp. pectinatum* Н. Н. Цвелев (1975) рассматривает как очень древние и слабо отличающиеся друг от друга. Ботаники рассматривают эти подвиды как замещающие, линия раздела между ними проходит по горным поднятиям в Восточном Казахстане от Тянь-Шаня до Алтая и дальше к северу идет восточнее Енисея. Таким образом, следует считать первичным центром видообразования *A. cristatum* s.l. алтайско-саянский и монгольско-даурский флорогенетические центры. Похолодание и ксерофитизация климата Ангарской области способствовали миграции популяций житняка в более благоприятные западные территории. В процессе расселения образовывались новые формы растений различного таксономического уровня.

Интенсивность видообразовательного процесса в роде *Agropyron* значительно усилилась при переходе форм растений на тетраплоидный уровень. Образование тетраплоидных популяций происходило, по-видимому, независимо в разных частях ареала *A. cristatum* s.l. путем мутаций с удвоением числа хромосом. Наличие кариологических разновидностей внутри подвидов подтверждает их таксономическую обособленность и способность к формообразованию.

Дальнейший видообразовательный процесс происходил путем внутривидовой и межвидовой гибридизации. Большое значение гибридизационным процессам в формировании видов житняка придает Н. Н. Цвелев (1975). D. R. Dewey (1969, 1973) в своих селекционно-генетических исследованиях с видами житняка делает заключение, что осуществить скрещивание диплоидных форм с естественными тетраплоидными и гексаплоидными очень трудно. При этом получается менее одной зерновки на колос и триплоидные гибриды почти полностью стерильны. Аналогичные выводы делают в своих исследованиях также Е. Ш. Шаханов и Р. Г. Ушакова (1982б). Естественный барьер несовместимости диплоидных и тетраплоидных форм обеспечивает их сосуществование. Тетраплоидная разновидность не поглощает и не вытесняет диплоидную с занимаемой ею территории (см. рис. 4). Проведенными D. R. Dewey исследованиями установлено, что тетраплоидная форма *subsp. pectinatum* является автотетраплоидом с геномом *AA*. Этот геном представляет собой компонент генома полиплоидных видов житняка и близких к нему родов. Аналогичного мнения придерживаются

также Taylor and McCoy (1973). Идеограммы хромосом *A. desertorum* и *A. fragile* очень сходны между собой. Оба вида аллополиплоиды, имеют гибридное происхождение. *A. fragile* возник в более древние времена, и его геном претерпел значительные изменения, от чего скрещивания его с *A. cristatum* затруднительны (рис. 5).



Рис. 5. Растение житняка ломкого – *A. fragile* subsp. *fragile* (к-36011), собранного в Мангышлакском районе Казахстана на неглубоком песчаном массиве

Примечание. Белая полоса вдоль стеблей – это густое опушение.

Древность этого вида подтверждается также наличием у него диплоидной разновидности (*A. mongolicum*). Можно предположить, что *A. fragile* представляет собой гибрид *A. cristatum* s.l. × *E. repens* между диплоидными разновидностями этих таксонов, а *A. desertorum* произошел от скрещивания *A. cristatum* s.l. × *A. fragile*. Оба вида легко скрещиваются между собой, а *A. desertorum* также легко скрещивается с *A. cristatum*. Диплоидная разновидность житняка сибирского обнаружена в северных провинциях Китая (Jinfeng Yun et al., 2010).

Местонахождение естественных гибридов между *Elytrigia* и *Agropyron* явление не редкое, о чем свидетельствуют многие авторы. Описан даже гибридогенный род *Agrotrigia* Tzvel. (1972). Гибридные растения при этом стерильны. Н. А. Троицкий (1949) обнаруживает в Закавказье слабую озерненность у естественных гибридов между житняком и видами пырея (*A. repens*, *A. intermedium*), гибридами являются растения типа житняка сибирского. Установить гибридность этих растений несложно, поскольку житняк сибирский как вид в данном районе не произрастает. Наличие спонтанной гибридизации в этом районе обнаруживает также П. А. Гандилян (1987).

Житняк пустынный настолько легко скрещивается с житняком гребневидным, что в селекционных исследованиях D. R. Dewey объединяет оба вида в один общий генофонд.

Гибридного происхождения и три причерноморских эндема: *A. tanaiticum*, *A. dasyanthum* и *A. cimmericum*. Виды близки между собой по морфологическим и экологическим признакам. Ю. Н. Прокудин (1977) обнаруживает большой полиморфизм у *A. dasyanthum* и предполагает его гибридное происхождение. Аналогичного мнения придержи-

живается и Н. Н. Цвелев. Очень вероятно, что все три вида являются результатом интрогрессивной гибридизации на тетраплоидном уровне между *A. pectinatum* var. *imbricatum* × *E. repens*. Наличие опушенного колоса дает основание считать именно var. *imbricatum* родительской формой этих видов. Жизнеспособные гибриды заняли свои экологические ниши: *A. tanaiticum* вошел в состав ассоциаций песчаных степей, *A. dasyanthum* освоил развеиваемые незадерненные пески, а *A. cimmericum* – приморские солонцовые песчаные побережья и ракушечники – и являются молодыми эндемиками.

Иной характер происхождения имеет subsp. *tarbagataicum*. Это полиплоидный вид с $2n = 28, 42$. Числа хромосом были определены у двух образцов, собранных на юго-западной окраине предгорий хребта Тарбагатай. В составе популяций каждого образца оказалось по две полиплоидные формы (определение сделано в ВИРе). Можно предположить, что это молодой эндем, образовавшийся на основе автополиплоидии. Полиплоидные формы житняка легко скрещиваются, и такая система свободно самовоспроизводится.

Свободно скрещиваются житняк сибирский и житняк пустынный. При этом житняк пустынный поглощает житняк сибирский. На питомниках Приаральской опытной станции при совместном выращивании разных видов у житняка сибирского сорта Актюбинский узкоколосый, который использовали как стандарт, через несколько поколений появились ости на цветковых и колосковых чешуях, т. е. колос преобразовался из безостого в остистый. Переходные формы от житняка пустынного к житняку сибирскому наблюдаются и в естественных условиях. Нам приходилось наблюдать в массивах песков Большие и Малые Барсуки (Казахстан) в зоне контакта песков и глинистых равнин растения житняка с колосом в разной степени остистости. В этих условиях житняк пустынный – растение глинистых почв – вступает в контакт с житняком сибирским, покрывающим песчаные массивы. Таким образом, изолирующим фактором двух близких видов являются эдафические условия.

Н. Н. Цвелев предполагает, что житняк сибирский, продвигаясь на запад, поглощает житняк донской – *A. tanaiticum*. Процесс поглощения житняка донского житняком сибирским подтверждается, косвенно, находением Н. С. Пробатовой (1979) изолированного местообитания житняка донского на бархане вблизи г. Махачкалы. В Забайкалье аналогичное явление наблюдается с житняком байкальским, который поглощается житняком гребенчатым.

Особое место занимает subsp. *pectinatum*, со сложной системой форм и разновидностей. Это единственный таксон, имеющий полиплоидный ряд. Гексаплоидные растения занимают заметную территорию в Восточной Грузии и Армении. Ф. Г. Араратяном (1933) сделано шесть определений чисел хромосом гексаплоидных растений в южной Армении. В этом же районе, но с иранской стороны D. R. Dewey (1975) также найдены гексаплоидные растения subsp. *pectinatum*. Повсеместно в Грузии и Армении Н. А. Троицкий (1951) находит полиплоидные «гигантские» растения – высокорослые и широколистные формы житняка. Наблюдения показывают, что у житняка гребневидного с увеличением пloidности повышается мощность растений и увеличиваются размеры всех надземных органов, а также повышается конкурентная способность в естественных сообществах. Гексаплоидная разновидность subsp. *pectinatum* имеет массовое распространение растений и занимает значительную территорию в Закавказье.

Заключение

Диплоидная разновидность *Agropyron cristatum* s.l. распространялась по ареалу в Евразии в составе степных ассоциаций. Процесс расселения популяций житняка усилился при переходе растений на тетраплоидный уровень, особенно с возникновением межвидовой и межродовой гибридизации. Соотношение кариологических разновидностей, а также склон-

ность к гибридизации свидетельствуют, несмотря на глубокую древность основных таксонов, что род *Agropyron* Gaertn. и в настоящее время – это динамично развивающаяся система.

Список литературы

- Араратян Ф. Г. Числа хромосом некоторых видов и форм *Agropyrum* // Сов. ботаника. 1933. № 6. С. 109–111.
- Беляева В. А., Сипливинский В. Н. Хромосомные числа некоторых видов байкальской флоры // Бот. журнал. 1977. Т. 62. № 8. С. 1132–1142.
- Бухтеева А. В., Малышев Л. Л., Конарев А. В. Дикорастущие популяции житняка в восточно-европейской степной провинции // Бюл. ВИР. 1990. Вып. 198. С. 54–59.
- Бухтеева А. В. Материалы к эволюции и систематике рода *Agropyron* Gaertn. // Сб.: Генетические ресурсы культурных растений. 2009. С. 160–164.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. бот., ген и сел. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Гандилян П. А. Новый вид житняка – *Agropyron desertorum* (Fisch. Ex Link.) Schult. и новый гибрид – *Agropyron* × *subaristatun* – для флоры Армении // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40. № 8. С. 683–684.
- Герасимов И. П. Современные пережитки позднеледниковых явлений вблизи самой холодной области мира // Изв. АН СССР. 1952. Сер. геогр. № 5. С. 16–21.
- Грати В. Г. Мейоз у некоторых видов пырея // В кн.: Цитоэмбриол. исслед. злаковых Молдавии. Кишинев. 1971. С. 26–47.
- Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1939. Т. 1. 402 с.
- Иванов А. И., Сосков Ю. Д., Бухтеева А. В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана. Алма-Ата, 1986. 219 с.
- Ильин М. М. Флора пустынь Центральной Азии // В кн.: Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.–Л., 1958. Т. III. С. 129–229.
- Караваев М. Н. Флора степей Центральной Якутии // Бот. журнал СССР. М.–Л., 1945. Т. 30. № 2. С. 62–76.
- Кирьянова О. Д. Экология житняка ширококолосого в Западном Казахстане // XXII науч. конф. Уральск, 1958.
- Крашенинников М. Роль и значение ангарского флористического центра // В кн.: Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.–Л., 1958. Т. III. С. 62–128.
- Криштофович А. Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Матер. по истории флоры и растит. СССР. 1958. С. 7–41.
- Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растит. покров СССР. 1956. Т. 2. С. 595–730.
- Магулаев А. Ю. Цитологическое изучение некоторых цветковых растений Северного Кавказа // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 511–517.
- Малеев В. П. Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Кавказа и Крыма) в четвертичный период // Тр. Гос. Никит. бот. сада. 1948. Т. 25. Вып. 1–2. С. 3–8.
- Петрова О. А. Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания – на материале некоторых злаков флоры УССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1968. 33 с.
- Пешкова Г. А. Новый вид рода *Agropyron* (*Poaceae*) из Сибири // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 8. С. 1088–1089.
- Пешкова Г. А. Флора Сибири. *Poaceae*. 1980. Т. 2. С. 37–41.
- Пробатова Н. С. О некоторых злаках Кавказа // Новости сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 35–37.
- Прокудин Ю. Н. К вопросу об экологии и систематике крымского вида *Agropyron ponticum* Nevski // В кн.: Никит. бот. сад. Симферополь, 1948. Т. 25. Вып. 25. С. 137–151.
- Прокудин Ю. Н. Злаки Украины. Киев, 1977. С. 79–83.
- Троицкий Н. А. Крымский житняк *Agropyrum ponticum* Nevski // Бот. матер. гербария Бот. ин-та им. Комарова АН СССР. 1949. Т. 11. С. 52–55.

- Ревердатто В. В. Флорогенетические этюды о сибирских злаках // Бот. журн. СССР. 1947. Т. 32. № 6. С. 254–263.
- Савкина Т. А., Андреева В. Т., Парилова В. Т. Кормовые злаки флоры Якутии в культуре. Новосибирск, 1982. 85 с.
- Стефанов Б. Житняк (*Agropyrum rectiniforme* R.S.) в Болгарии // Изв. на Бот. ин-т. София, 1951. Кн. II. 187–194 с.
- Соболевская К. А. Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени // В кн.: Матер. по истории флоры и раст. СССР. М.–Л., 1958. Т. III. С. 243–315.
- Троцкий Н. А. К распространению, биологии и кормовой ценности житняков (видов подрода *Euaropyrum* Nevsky рода *Agropyrum* Gaertn.) южной части СССР // Тр. Крымск. филиала. 1951. Т. I. С. 76–83.
- Цвелев Н. Н. Растения Центральной Азии. Злаки. Л., 1968. Вып. 4. С. 190–194.
- Цвелев Н. Н. О возможности деспециализации путем гибридизации на примере эволюции трибы Triticeae семейства злаков (Poaceae) // Журн. общей биол. 1975. Т. 36. № 1. С. 90–99.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР / Отв. ред. А. А. Федоров. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Цвелев Н. Н. Конспект флоры Кавказа. *Agropyron* Gaertn. СПб ун-т, 2006. Т. 2. С. 257–259.
- Шаханов Е. Ш., Ушакова Р. Г. Хромосомные числа коллекционных образцов житняка // Сел. и интродукция кормовых растений. Алма-Ата, 1982а. С. 35–49.
- Шаханов Е. Ш., Ушакова Р. Г. Межвидовые скрещивания житняков и особенности аллоплоидных гибридов // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1982б. С. 38–42.
- Юрцев Б. А., Жукова П. Г. Хромосомные числа некоторых растений северо-восточной Якутии (бассейн среднего течения реки Индигирки) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 6. С. 778–787.
- Dewey D. R. Hybrids between tetraploids and hexaploid crested wheatgrasses // Crop Sci. 1969. V. 9. No. 9. P. 787–791.
- Dewey D. R. Hybrids between diploid and hexaploid crested wheatgrass // Crop Sci. 1973. V. 13. No. 6. P. 474–477.
- Dewey D. R., Asay K. The crested wheatgrass of Iran // Crop Sci. 1975. V. 15. No. 6. P. 844–849.
- Dihoru G., Negrean G. Nouveaux diagenesses pour *Agropyron cristatum* et *A. branzea* // Revue romaine de biologie. Ser. bot. 1973. V. 18. No 2. P. 61–71.
- Flora Europaea. 1980. V. 5. P. 298–200.
- Flora of China. 2006. V. 22. P. 437–439.
- Jinfeng Yun, Zhuo Yu, Jingxin Li, Ximnin Xie, Xiuwen Huo, Yan Zhao. Genetic Improvement and Breeding of Wheatgrass // Inner Mongolia Agricultural University, 2010. P. 54.
- Löve A. // IOPB chromosome number reports 37. 1972. Tacson 21. P. 5–6.
- Melderis A. Taxonomic notes on the tribe Triticeae (Gramineae) with a special referent to the genera *Elymus* L. sensu lato and *Agropyron* Gaertner sensu lato // Bot. J. Linn. Soc. London, 1978. V. 76. No. 4. P. 369–384.
- Schultz-Schaeffer J., Lurastits P. Biosystematic investigations in the genus *Agropyron*. Cytol. Studies of species karyotypes // Amer. Journ. of Bot. 1962. V. 49. No. 9. P. 940–953.
- Taylor R. J., McCoy G. A. Proposed origin of tetraploid species of crested wheatgrass based on chromotographie and karyotypic analyses // Amer. Journ. of Bot. 1973. V. 60. No. 6. P. 576–583.

ИДЕИ Н.И.ВАВИЛОВА В СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ РОДА *MALUS* MILL. – ЯБЛОНЯ

В. В. Пономаренко¹, К. В. Пономаренко²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: v.ponomarenko@vir.nw.ru

²Институт садоводства и овощеводства Таджикской академии сельскохозяйственных наук,
Душанбе, Таджикистан

Резюме

На основе использования дифференциального ботанико-географического метода Н. И. Вавилова, при обследовании очагов происхождения культурных растений, установлен первичный центр происхождения яблони домашней *Malus domestica* Borkh. в горных районах Центральной Азии. Родоначальником сортов яблони явился дикорастущий вид *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem.

Ключевые слова: генцентр, очаг, происхождение, яблоня, вид, сорт.

N.I.VAVILOV'S CONCEPTS IN MODERN INVESTIGATIONS OF *MALUS* MILL. GENUS

V. V. Ponomarenko¹, K. V. Ponomarenko²

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

²Institute for horticulture and vegetable growing, Tajik Academy of agricultural Sciences,
Dushanbe, Tajikistan

Summary

Application of the N.I.Vavilov's differential botanico-geographical method for the investigation of foci of origin of cultivated plants has resulted in discovering the center of primary origin of *Malus domestica* Borkh. in mountainous regions of Central Asia. The wild species *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. was found to be the progenitor of apple cultivars.

Key words: genetic center, focus, origin, apple, species, cultivar.

Величайшей научной заслугой Николая Ивановича Вавилова стало учение о центрах происхождения культурных растений. В своем классическом труде «Центры происхождения культурных растений» (1926), Вавилов впервые научно обосновал закономерности сосредоточения огромного богатства видов, форм и разновидностей растений в первичных очагах и по-новому подошел к разрешению проблемы происхождения культурных растений (Вавилов, 1927).

Важным событием в изучении происхождения генофонда плодовых растений явилась статья Вавилова «Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев». Доклад был доложен Вавиловым на IX Международном конгрессе по садоводству в августе 1930 г., проходившем в Лондоне. Участникам конгресса Н. И. Вавилов сказал: «Решение многих научных и практических вопросов плодового хозяйства связано с проблемой происхождения наших плодовых деревьев и кустарников. В этом отношении мировой наукой сделано пока чрезвычайно мало. К изучению динамики происхождения современных культурных сортов плодовых деревьев от диких форм ни помологи, ни ботаники, ни тем более генетики еще не приступали» (Вавилов, 1931).

Первичным центром происхождения культурных растений Н. И. Вавилов считал географические районы с максимальным формовым и видовым разнообразием, наличие диких

видов и ближайших диких родичей. Н. И. Вавилов выделил семь основных географических очагов, или центров происхождения культурных растений. В этих очагах наиболее интенсивно шло формо- и видообразование и происходило массовое распространение растений в другие части земного шара (Вавилов, 1926). Нам было интересно проследить процесс доместикации яблони в этих очагах, где имеется ее богатое видовое и формовое разнообразие в сочетании с древнейшей земледельческой культурой. Рассмотрим это на примере рода *Malus* Mill. – яблоня.

1. Восточноазиатский очаг происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову). Включает Китай, п-ов Корею, Японию. С целью изучения генофонда яблони нами проведено три экспедиции по территории Китая и одна по Северной Корее. Этот очаг богат дикорастущими видами – яблоней сибирской *M. baccata* (L.) Borkh., яблоней Зибольда *M. sieboldii* (Regel) Rehd., яблоней хэнаньской *M. honanensis* Rehd., яблоней ганьсуйской *M. kansuensis* (Batal.) Schneid., яблоней переходной *M. transitoria* (Batal.) Schneid., яблоней сиккимской *M. sikkimensis* (Wenzig) Koehne и др. Виды яблони отличаются мелкими, около 1 см в диаметре, плодами на длинных и тонких плодоножках. Плоды несъедобные. С незапамятных времен в Китае и Японии виды яблони использовались в декоративном садоводстве. Были созданы карликовые растения с плакучей формой кроны, с махровыми цветками, яркой окраской венчика, с сильным запахом. В этом очаге на основе дикорастущих видов создана большая группа гибридных видов: яблоня Холла *M. × halliana* Koehne, яблоня вишнеплодная *M. × cerasifera* Spach, яблоня замечательная *M. × spectabilis* (Ait.) Borkh., яблоня обильноцветущая *M. × floribunda* Siebold., яблоня Шейдеккера *M. × scheideckerii* Zabel, яблоня пурпурная *M. × purpurea* (Barbier) Rehd. и др. Восточноазиатский очаг явился местом возникновения доноров устойчивости яблони к болезням. В результате использования местных дикорастущих яблонь в межвидовых скрещиваниях были получены гены устойчивости к парше: V_r – *M. × floribunda* 821, V_b – *M. × baccata* Dolgo, V_{bj} – *M. × baccata jackii* Dg R27 TI, V_m – *M. × micromalus* 245-38 и к мучнистой росе: Pl_1 – *M. × robusta*, Pl_2 – *M. × zumi*.

Начало земледельческой культуры в Китае относится к глубочайшей древности, но культура яблони домашней – одна из наиболее молодых плодовых культур Китая. Крупноплодные европейские сорта были интродуцированы в Китай только в 1870 г. в провинции Хубей и Шаньдун. В Китае, Японии и отчасти на п-ове Корея крестьяне издавна выращивали местные сорта яблони с мелкими, плохого качества, нележкими плодами. Ботаники относили эти формы то к яблоне сливолистной, или китайке *M. × prunifolia* (Willd.) Borkh., то к яблоне низкой *M. × pumila* Mill., то к яблоне азиатской *M. × asiatica* Nakai. Происхождение этих яблонь долгое время оставалось неясным. Во время поездки в Северную Корею в 1987 г. нам удалось установить следующее. Из районов Средней Азии яблоня Сиверса в далекие времена была интродуцирована в Северо-Восточную Азию. Она попала даже в Японию, где гибридизировалась с мелкоплодными дикими видами. Вот эти формы использовались населением в качестве яблоневого садоводства.

2. Юго-западноазиатский, или Среднеазиатский очаг происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову). Включает Афганистан, Таджикистан, Узбекистан, Западный Тянь-Шань. С целью изучения и сбора дикорастущей яблони Центральной Азии мы провели 12 экспедиций по территории Казахстана, Узбекистана, Киргизстана, Таджикистана и Туркмении. Обследованы яблоневого леса Ферганского, Чаткальского, Гиссарского хребтов, Заилийского и Джунгарского Алатау, Копетдага. Дикорастущим видом этого очага является среднеазиатская яблоня Сиверса – *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. Ареал ее проходит по горным районам Памиро-Алая, Тянь-Шаня, Кульджи (Западный Китай), Гиндукуша (Северный Афганистан). В прошлом яблоня Сиверса занимала огромную территорию, образуя сплошные леса. До наших дней сохранились лишь фрагментарные участки в Западном Тянь-Шане, которые вызывают восхищение и удивление. Их называют «единственными в мире плодовыми лесами».

Н. И. Вавилов писал: «Пересекая отроги Северного Тянь-Шаня, можно ехать целыми километрами среди зарослей дикой яблони. Отдельные деревья несут плоды, не уступающие

по качеству культурным формам. Некоторые поражают своей крупностью, исключительным плодородием. Можно наблюдать всю гамму переходов от типичного мелкого кислого дикого яблочка до культурных, вполне съедобных форм» (Вавилов, 1926).

Дикая яблоня Сиверса выделяется поразительным внутривидовым разнообразием форм и имеет большое сходство, в особенности по плодам, с культурными яблонями. Они выделялись размерами, формой, окраской и вкусом. В пределах вида встречаются растения, имеющие плоды от мелких (15 – 25 г) до крупных (90 – 150 г), формой от округлых, плоско-округлых, овальных до сильноудлиненных. По вкусу плодов формы можно разделить на кислые, кисло-горькие, сладко-кислые, кисло-сладкие, сладко-горькие и пресно-сладкие. Нет ни одного вида яблони в роде *Malus*, имеющего такое поразительное богатство морфологических и биологических признаков, как у яблони Сиверса. В небольшом ущелье Кондора (Таджикистан) И. Т. Васильченко описал 12 форм яблони Сиверса. А. Д. Джангалиев выделил в Заилийском Алатау 322 формы, а в Джунгарском – 931. Г. Попова и М. Попов нашли в горах Чимгана форму типичного Белого налива, отличающегося только более мелкими плодами, и форму, похожую на сорт Астраханское белое. Большой знаток среднеазиатских плодовых Н. Шавров писал, что «многие же сорта (местная яблоня Туркестана) по своим наружным признакам и качествам очень напоминают некоторые европейские сорта – кальвилы, ренеты, крымские синапы, гульпембе и другие». Он высказал предположение, что европейские сорта яблок, возможно, произошли от сортов, вывезенных из Средней Азии. Большое разнообразие форм яблони Сиверса часто описывалось ботаниками за отдельные виды. Они не могут считаться самостоятельными видами, так как не имеют собственного ареала, представлены небольшим числом особей, зачастую описаны по одному экземпляру, морфологически нечетко выражены. Эти виды рассматриваются нами в качестве разновидностей полиморфного вида *M. sieversii* (Пономаренко, 1986).

1. *M. sieversii* var. *persicifolia* (M. Pop.) Ponom. С плодами 4 см длины, 5 см ширины, лимонно-желтыми или розовыми, кисло-сладкими, с горьковатым привкусом. Западный Тянь-Шань.

2. *M. sieversii* var. *turkmenorum* (Juz. et Pop.) Ponom. С плодами около 2 см в диаметре. Западный Копетдаг.

3. *M. sieversii* var. *kudrjaschevii* (Sumn.) Ponom. С плодами шаровидными, на длинной плодоножке. Западный Тянь-Шань.

4. *M. sieversii* var. *anisophylla* (Sumn.) Ponom. С плодами округлыми или плоско-округлыми, 2,8 – 4,4 см длины, 3,5 – 4,9 см ширины, кислыми, с горьковатым привкусом. Западный Тянь-Шань.

5. *M. sieversii* var. *kirghisorum* (Al. Theod. et Fed.) Ponom. С плодами 3–8 см в диаметре, шаровидными или сплюснутыми. Западный Тянь-Шань.

6. *M. sieversii* var. *schischkinii* (P. Poljak.) Ponom. С мелкими плодами, красными, кисло-сладкими, терпкими. Заилийский Алатау.

7. *M. sieversii* var. *jarmolenkoi* (P. Poljak.) Ponom. С плодами шаровидной формы, зеленоватыми, сладкими. Заилийский Алатау.

8. *M. sieversii* var. *linczevskii* (P. Poljak.) Ponom. С плодами 4 см длины, 3 см ширины, продолговато-яйцевидными или яйцевидными. Таласский Алатау.

9. *M. sieversii* var. *juzepczukii* (Vass.) Ponom. С мелкими плодами, слабokonическими, кисло-сладкими, зеленовато-желтыми. Ферганский хребет.

10. *M. sieversii* var. *tianschanica* (Sumn.) Ponom. С плодами плоской или плоско-округлой формы, 4,0–4,8 см высоты, 5,3 – 5,4 см ширины, сладко-горькими. Западный Тянь-Шань

11. *M. sieversii* var. *hissarica* (S. Kudr.) Ponom. С плодами 1,8 – 3,0 см высоты, 1,9 – 3,0 см ширины, округлыми или продолговатыми, кислыми, на длинных тонких плодоножках. Гиссарский хребет.

Н. И. Вавилов считал, что линнеевские виды представляют собой сложную систему экотипов, форм и разновидностей. В пределах вида, в процессе формообразования, наблюдается определенная закономерность, по которой идет образование разновидностей. Горные

районы Центральной Азии изобилуют разнообразием почв, составом растительности, крутизной и экспозицией склонов, вертикальной зональностью, солнечной радиацией. Центральная Азия считается одним из первичных очагов земледелия, в том числе садоводства. Древнейшие государства, такие как Бактрия, Согдиана, славились высокоразвитым садоводством. Селекционный период в плодоводстве Согдианы (Таджикистан) длился несколько тысячелетий, садоводство Бактрии еще древнее. Наличие естественных зарослей плодовых растений способствовало зарождению примитивного садоводства. Человек обратился к активному отбору лучших форм яблони по размеру, окраске, вкусовым качествам плодов.

Как показали наши исследования, Среднеазиатский центр (современная территория Центральной Азии) явился первичным и самым древним очагом одомашнивания яблони и зарождения культуры на земном шаре; родоначальником сортов яблони домашней послужила среднеазиатская дикая яблоня Сиверса. Отсюда окультуренные ее формы распространились на восток Китая, п-ов Корею, в Японию и на запад – в Закавказье, Грецию, Италию и Западную Европу (Пономаренко, 1988).

3. Переднеазиатский очаг происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову). Включает Переднюю Азию, Закавказье, Малую Азию, Аравию, северо-западный Иран. Дикорастущим видом этого очага является яблоня восточная, или кавказская – *M. orientalis* Uglitzk. Ареал ее занимает весь Кавказ и доходит до Северного Ирана – в лесах северных склонов Эльбруса и северной Турции. В результате экспедиций были обследованы территории Северного Кавказа (Адыгея, Дагестан), Закавказье (Грузия, Армения, Азербайджан). Яблоня восточная произрастает в широколиственных и смешанных лесах, по опушкам, берегам и долинам рек. Дикая яблоня в Сванетии доходит до высоты 2130 м над ур. м. Плоды мелкие, около 1,5 – 3 см в диаметре, округлые или плоско-округлые, кислые; формовое разнообразие ее значительно уступает *M. sieversii*.

Земледелие в Передней Азии возникло в глубокой древности, отсюда оно было перенесено в Месопотамию и на равнины Тигра и Евфрата. Садоводство также имеет богатую историю. Уже в древнем государстве Урарту (Армения) садоводство достигало высокого уровня. Древний Вавилон (Ирак) славился всеячими садами Семирамиды, которым не было равных ни по красоте, ни по совершенству и сложности исполнения, за что их причисляли ко второму из семи чудес света. Яблоня восточная стала родоначальником многих культурных сортов на Кавказе. При ее непосредственном участии возникли староместные сорта яблони – Джир Гаджи, Демир алма, Кехура, Абилаури и др., отличающиеся зимним созреванием, хорошей транспортабельностью и длительной лежкостью (вплоть до нового урожая). Геноплазма яблони Сиверса в гибридизации с яблоней восточной *M. orientalis* позволила создать сложные гетерогенные популяции межвидовых гибридов яблони с новыми признаками. Современные сорта несут в себе зародышевую плазму этих видов.

4. Европейско-сибирский генцентр происхождения культурных растений (по П. М. Жуковскому). Включает Западную, Восточную Европу и Сибирь (Жуковский, 1985). В Европе произрастает дикорастущая яблоня лесная – *M. sylvestris* (L.) Mill. Значительное количество яблони сохранилось в центральной части России. В более южных лесостепных и степных районах встречается ее разновидность яблоня ранняя – *M. sylvestris* var. *praecox* (Pall.) Ronom. Яблоня лесная отличается бедным своим формовым разнообразием и в одомашнивании культурных сортов практического значения не имела. В Восточной Сибири обитает дикорастущая яблоня сибирская – *M. baccata* (L.) Borkh. Это самый морозоустойчивый вид в роде *Malus*. С конца XIX в. ее начали использовать в селекции на получение морозоустойчивых мелкоплодных сортов типа кребов, китаек, ранеток для северных районов Канады, США и России.

5. Североамериканский генцентр происхождения культурных растений (по П. М. Жуковскому). Включает территории США, Канады (Жуковский, 1985). Дикорастущая яблоня произрастает в Новом Свете исключительно только в Северной Америке (США, Канада). Она представлена видами яблони: венечной *M. coronaria* (L.) Mill., айовской *M. ioensis* (Wood.) Britt., узколистной *M. angustifolia* (Ait.) Michx. и бурой *M. fusca* (Rafin.) Schneid. Изучение яблони летом 1995 г. в 6 штатах США показало бедный ее полиморфизм в приро-

де. Американские дикорастущие виды яблони не принимали участия в происхождении сортов яблони домашней и в селекции не используются.

В Северную Америку (США) сорта яблони домашней попали из Европы с первыми переселенцами. В Южную Америку (Чили) яблоню занесли, по всей вероятности, в XVI в. испанцы, отсюда ее перенесли в Аргентину.

Обследование основных центров происхождения яблони домашней позволило нам подтвердить незыблемость Вавиловских очагов происхождения культурных растений, которые остаются ценным резервом для поиска новых генов для селекции яблони в XXI в.

Список литературы

- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1926. Вып. 16, № 2. С. 91–99.
- Вавилов Н. И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1927. Т. 17. Вып. 3. С. 411–428.
- Вавилов Н. И. Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1931. Т. XXVI. Вып. 3. С. 85–107.
- Жуковский П. М. Центры происхождения и центры разнообразия. Понятие о первичных и вторичных генцентрах культурных растений // Избранные труды. Л., 1985. С. 119–191.
- Пономаренко В. В. Современное состояние проблемы происхождения яблони домашней – *Malus domestica* Borkh. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1980. Т. 67. Вып. 1. С. 11–21.
- Пономаренко В. В. Обзор видов рода *Malus* Mill. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Л., 1986. Т. 106. С. 16–27.
- Пономаренко В. В. Генетические центры видового разнообразия рода *Malus* Mill. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1988. Т. 119. С. 11–21.

МОНИТОРИНГ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

УДК 633.111.1

ХРАНЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ СЕМЯН МИРОВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ В УСЛОВИЯХ НИЗКИХ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР – ОЦЕНКА, СОСТОЯНИЕ, ПЕРСПЕКТИВЫ

О. И. Силаева

Филиал Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, «Кубанский генетический банк семян», пос. Ботаника,
Россия, e-mail: soi51@rambler.ru

Резюме

Проанализированы проблемы долгосрочного хранения коллекции семян мировых растительных ресурсов в условиях низких положительных температур (+4°C). Отмечается необходимость дальнейшего совершенствования методов закладки семян на длительное хранение и последующего контроля их жизнеспособности. Кроме того, следует упорядочить организацию пересевов коллекционного материала с целью восстановления всхожести семян, утративших жизнеспособность, планируя в первую очередь пересевы тех культур и отдельных образцов внутри них, которые имеют наибольшее значение с точки зрения народно-хозяйственного использования или являются источниками каких-либо ценных признаков.

Ключевые слова: мировые генетические ресурсы растений, низкотемпературное хранение, влажность семян; базовая, активная, дублетная коллекции семян.

STORAGE OF SEEDS COLLECTIONS OF THE WORLD'S PLANT RESOURCES IN CONDITIONS LOW POSITIVE TEMPERATURES – ASSESSMENT, STATUS, PROSPECTS

O. I. Silaeva

Branch of N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry,
RAAS, «Cuban Genebank of Seeds», Botany, Russia, e-mail: soi51@rambler.ru

Summary

The problems of long-term storage of seed collections of the world's plant resources in conditions low positive temperatures (+4°C) are analyzed. Notes the need for further improvement of methods for laying seeds for long-term storage and subsequent monitoring of their viability. In addition, should be streamlined organization sowings of collection material with the purpose of restoration of germination of seeds, lost their viability, planning in the first place sowings of those cultures and individual samples inside them, which are of the highest importance from the point of view of national economic use or are the sources of any valuable features.

Key words: plant genetics resources, low-temperature storage, moisture content of seeds; base, active, duplicate collections of seeds.

С середины 60-х годов прошлого столетия в развивающихся странах резко увеличилось использование современных сортов вместо традиционных местных. В настоящее время в мировом сельском хозяйстве они составляют более половины. Кроме того, ускоренными темпами идет возделывание генетически модифицированных сортов. Площади под ними с 1996 г. увеличились в 60 раз. В результате, по данным ФАО, в течение 20-го столетия утрачено около 75% мирового генетического разнообразия сельскохозяйственных культур (Александрян, 2007). Первым на важность сбора, сохранения и использования местных сортов

для повышения сельскохозяйственного производства, на необходимость использования всего ботанического разнообразия каждой культуры обратил внимание Н. И. Вавилов (Вавилов, 1987). Учение о центрах происхождения культурных растений и закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, открытый Н. И. Вавиловым, являются теоретической базой для решения проблем, связанных с сохранением мирового разнообразия растений.

В результате многочисленных экспедиций, которые проводятся в ВИРе со времен Н. И. Вавилова, в институте собрана обширная и уникальная по своему видовому составу коллекция семян культурных растений и их диких родичей, которая предназначена для сохранения ценного исходного генетического материала, а также дальнейшего его изучения и использования в селекции. Сохранение ее в живом виде представляет немалые трудности и требует больших экономических затрат. В 50-е годы прошлого столетия были пересмотрены принципы работы с коллекцией семян, и начала складываться система длительного хранения образцов (Гвоздева, 1968; Хорошайлов, Жукова, 1978). Был организован перевод части коллекции на хранение в контролируемых, но нерегулируемых условиях (Филипенко, 2007). В 1976 г. было создано «Национальное хранилище семян», в настоящее время – Кубанский филиал генетического банка ВИР, где коллекционные образцы семян хранятся в условиях заданных температур.

На длительное хранение (базовая коллекция) в Кубанском филиале генбанка ВИР принимаются образцы, зарегистрированные в основном каталоге ВИР, хорошо вызревшие, требуемой влажности, чистоты и всхожести, не пораженные болезнями и вредителями. Каждый образец должен быть представлен количеством семян, в 5 раз превышающим потребность однократного посева на стандартных делянках в случае необходимости восстановления всхожести после окончания сроков хранения. При этом должен быть сохранен биотипный состав каждого образца. Образцы-популяции закладывают на хранение в том виде, в котором они были включены в коллекцию, т. е. не расчлененными на разновидности или формы. Базовая коллекция предназначена для долгосрочного сохранения генетической целостности и высокой жизнеспособности собранного видового и внутривидового разнообразия растений. Доступ к базовой коллекции предельно ограничен. Кроме того, в филиале сформированы дублетная и активная коллекции, которые применяются для страхового хранения и оперативного восстановления всхожести собранного генофонда, а также для потребностей в исходном материале прикладной и фундаментальной науки. В две последние коллекции могут быть приняты образцы с более низкими показателями всхожести семян и меньшим их количеством. Коллекции семян хранятся при двух температурных режимах: +4°C и –18°C. К настоящему времени в хранилищах Кубанского филиала генетического банка хранится 251919 образцов семян всех групп культур, представленных в мировой коллекции ВИР (табл. 1).

Таблица 1. Количество образцов коллекции ВИР, хранящихся при разных температурных режимах в Кубанском филиале генетического банка (по данным на 01.01.2012)

№ п/п	Вид хранения	Температурный режим, °С	Количество образцов, шт.
1	Базовая коллекция (длительное хранение)	+4,0	182145
		–18,0	4553
2	Дублетная коллекция	+4,0	49696
		–18,0	374
3	Активная коллекция (среднесрочное хранение)	+4,0	13750
		–18,0	1401
<i>Всего образцов базовой коллекции</i>			<i>186698</i>
<i>Всего образцов дублетной коллекции</i>			<i>50070</i>
<i>Всего образцов активной коллекции</i>			<i>15151</i>
ВСЕГО:			251919

Основная часть базовой коллекции была собрана в 1977-1991 гг. и все время пополняется (рис. 1).

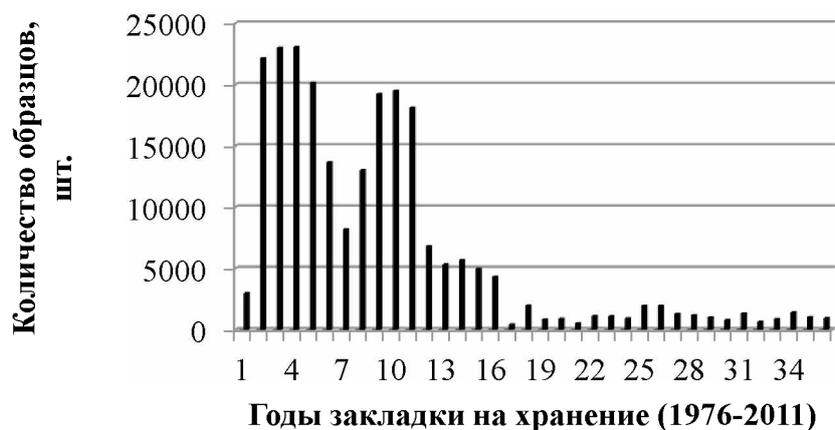


Рис. 1. Динамика закладки на длительное хранение образцов семян мировой коллекции растительных ресурсов ВИР в Кубанский филиал генетического банка

С первых лет функционирования Кубанского филиала генетического банка проводились работы в направлении совершенствования технологии закладки семян на длительное хранение. К примеру, исследованиями 1977 г., проведенными на образцах семян овсяницы луговой и тимopheевки луговой, не установлено достоверных различий при проращивании 100 и 50 штук семян в каждом из двух или четырех повторностей. Кроме того, сравнительная оценка температурных режимов при проращивании семян овсяницы тростниковидной, проса африканского и кукурузы показала, что семена этих культур одинаково хорошо прорастают как при переменных (20–30°C), так и при постоянной (25°C) температуре. Впоследствии полученные результаты были подтверждены и на других культурах (джут, эспарцет, чумиза, хлопчатник, томаты и др.). Проводились работы по изучению влияния ложа (фильтровальная бумага, песок) на показатели посевных качеств семян. Исследованиями 1978–1980 гг. было доказано, что при проращивании таких культур как хлопчатник, соя, фасоль, бобы, кенаф, клещевина невозможна замена песка фильтровальной бумагой. Объясняется это тем, что при проращивании семян перечисленных культур требуется большое количество воды для набухания, что трудно дозировать, когда семена проращивают между слоями фильтровальной бумаги. Избыток влаги ведет к загниванию семян, а недостаток – к низкой всхожести. Изменилась технология сушки семян. Если первые годы применяли вентилирование подогретым до 39°C воздухом и химическую сушку силикагелем (Зайцев, Лихачев, 1985), то в настоящее время используют активное вентилирование воздухом низкой относительной влажности (12–15%), при температуре окружающей среды 16–18°C. Много работ было посвящено ускоренному старению семян (Зеленский, Зеленская, 1985; Кияшко, 1981; 1984а, 1984б; Лихачев и др., 1986). Целью их было прогнозирование сроков хранения семян различных видов, а также выявление биологических и физиологических процессов, происходящих в семенах в процессе старения.

Однако теоретические исследования не могут в полной мере ответить на все вопросы. Хранение семян в течение длительного времени без потери ими генетической целостности, т.е. когда образцы имеют всхожесть 80% и выше, либо хозяйственной целостности, когда всхожесть образцов составляет 50% и выше – важная хозяйственно-экономическая проблема. К настоящему времени в Кубанском филиале генетического банка накоплен определенный опыт по длительному хранению семян практически всех культур мировой коллекции ВИР при низких положительных температурах (+4°C), что позволяет делать некоторые обобщения. В целом в коллекции длительного хранения после 35 лет содержания ее в подземных хранилищах Кубанского филиала генетического банка всхожесть ниже критическо-

го (50%) уровня имеют 3% семян от общего числа заложенных на длительное хранение. В группе зерновых и крупяных культур наибольшее количество образцов, снизивших всхожесть, отмечено у риса (19,1%); в группе просовидных – у пайзы (12,1%); в группе зернобобовых – у долихоса (6,7%) и видов вигны (5,1%); в группе масличных и технических – у рапса и периллы (38,1 и 27,0% соответственно). В группе овощных и бахчевых культур в результате длительного хранения значительно снизили всхожесть пастернак, ревень, сельдерей, салат, брюква, картофель, капуста, кориандр, щавель и лук (от 75,7 до 11,6% образцов). В группе кормовых бобовых трав хуже всего хранятся леспедеза, астрагал, эспарцет и лядвенец, лучше всего – люпин и вика. В группе кормовых злаковых трав в наихудшем положении находятся коллекции семян волоснеца (61,7% образцов снизили всхожесть ниже 50%), райграса (50,8%) и канареечника (48,7%). Следует обратить внимание и на сохранность всех малораспространенных видов. Как правило, они хранятся значительно хуже их более часто используемых сородичей.

Исходя из сказанного, на примерах коллекций семян риса, сельдерея, конопли, кроalariaи, сои и злаковых трав рассмотрим более подробно вопросы, связанные с хранением коллекции семян мировых растительных ресурсов в условиях низких положительных температур. Перечисленные культуры выбраны из общего перечня сохраняемых в Кубанском филиале генетического банка коллекций как представители микро- и мезобиотиков. Следует сказать, что по всем культурам к обсуждению приняты партии коллекционных семян, каждая из которых заложена на хранение в один год, репродуцирована в одном месте и принадлежит к одной разновидности, количество образцов в партии не менее пятнадцати.

У разных видов кормовых злаковых трав всхожесть семян на уровне генетической целостности может сохраняться от 21 года у тимофеевки, до 11 лет – у райграса, с быстрым последующим понижением (Хорошайлов, Жукова, 1978). Коллекции злаковых трав Кубанского Филиала закладывали на длительное хранение в 1977-1992 гг. В настоящее время 27,7% образцов семян коллекций злаковых трав, заложенных на длительное хранение, имеют лабораторную всхожесть ниже 50%, почти у трети из них всхожесть находится в пределах 0–10%. Последние составляют 6,7% от общего числа заложенных на хранение семян. Контролировать всхожесть семян коллекционных образцов злаковых трав начали, как и у прочих культур, через пять лет после закладки. На рис. 2 и 3 показано, как происходит снижение всхожести у семян разных видов злаковых трав при длительном хранении в условиях низких положительных температур (+4°C).

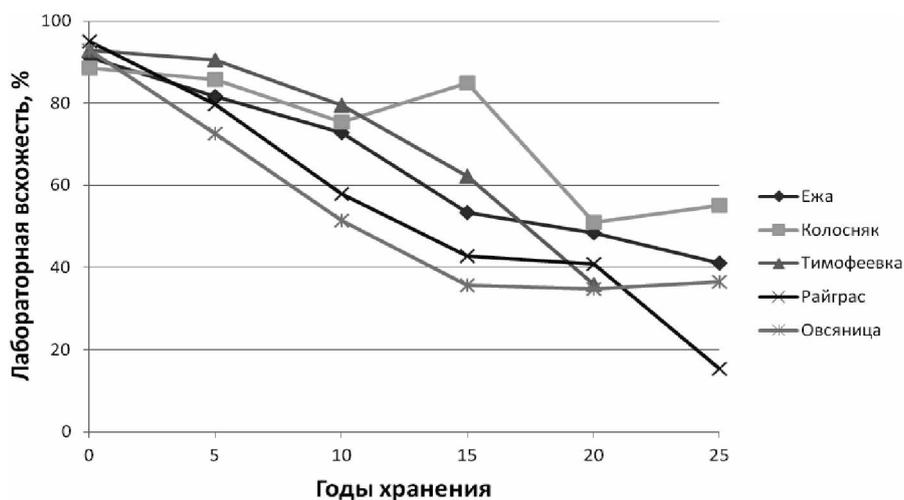


Рис. 2. Снижение всхожести семян в коллекциях ежи, колосняка, тимофеевки, райграса и овсяницы, заложенных на хранение при низких положительных температурах (+4°C) в 1978 и 1980 гг.

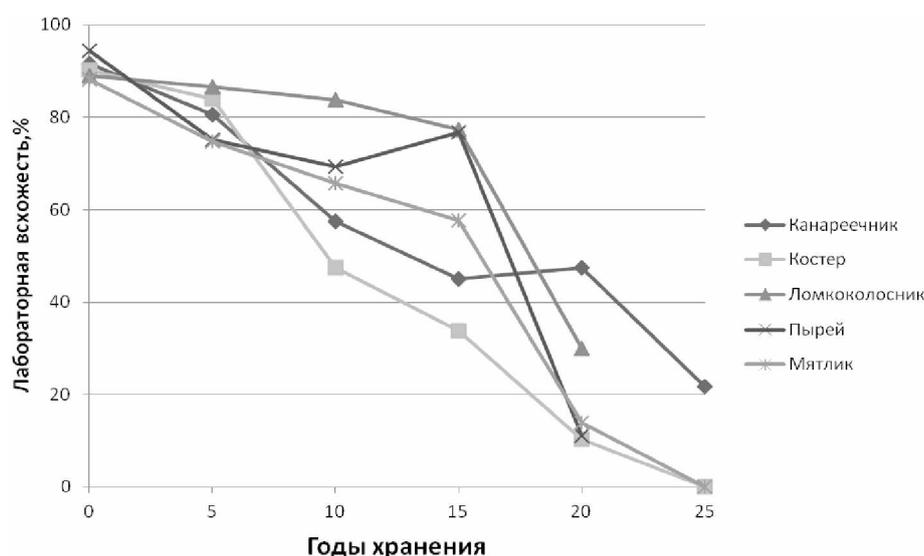


Рис. 3. Снижение всхожести семян в коллекциях канареечника, костра, ломкоколосника, пырея и мятлика, заложенных на хранение при низких положительных температурах (+4°C) в 1980 и 1983 гг.

Практически все культуры в описываемых условиях хорошо хранятся первые десять лет. В последующие годы семена злаковых трав различных видов проявляют себя по-разному. Культуры, показанные на рис. 2, к 25-му году хранения сохраняют всхожесть семян на уровне 55–15%, а у культур, приведенных на рис. 3, всхожесть семян составляет 21,8–0%. На скорость снижения жизнеспособности семян злаковых трав оказывает влияние не только их видовая принадлежность, но и разновидность, к которой они относятся. На примере разновидностей волоснеца наглядно видно, как происходит снижение всхожести семян от момента закладки к концу пятнадцатилетнего цикла (табл. 2). Лучше всего в наших условиях хранится волоснец даурский, хуже – волоснец поникающий. Аналогичные внутривидовые различия имеют и другие злаковые травы.

Таблица 2. Снижение всхожести семян разновидностей волоснеца при длительном хранении при низких положительных температурах (+4°C)

Разновидность	Год репродукции	Всхожесть, %			
		год закладки	годы контрольного проращивания		
			1982	1987	1994
В. даурский	1979	93,2	82,2	24,0	0,4
В. поникающий	1979	95,0	93,0	0,0	–
В. сибирский	1979	94,5	88,5	2,5	0,0

Коллекция семян риса начала формироваться в филиале с 1978 г. До 1997 г. семена закладывали на хранение в камеры с температурным режимом +4°C, далее стал использоваться температурный режим –18°C, так как гарантированный срок хранения семян риса при положительной температуре около 10 лет. В условия положительных температур было заложено 4728 образцов (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика коллекции семян риса, хранящихся в Кубанском филиале генетического банка (данные на 01.01.2012 г.)

Годы закладки	Заложено образцов, шт.	Хранится в настоящее время, шт.	Количество образцов имеющих всхожесть на исходном уровне, шт.	Количество образцов со всхожестью ниже 50%, шт.
1978	1526	554	61	294
1979	259	209	21	69
1980	180	147	69	9
1981	16	15	9	1
1982	50	49	14	16
1983	542	511	95	192
1984	324	306	63	85
1985	250	244	9	–
1986	282	273	–	–
1987	524	515	28	13
1988	306	302	–	4
1989	66	59	40	1
1990	43	42	14	–
1991	198	168	–	–
1992	18	16	–	3
1996	144	144	–	–
ВСЕГО:	4728	3554	423	687

К настоящему времени сохранили жизнеспособность 3555 образцов. Остальные изъяты для восстановления в период с 1984 по 1998 гг. вследствие снижения ими всхожести. Только десятая часть образцов до настоящего времени сохранила всхожесть на исходном уровне, 687 утратили жизнеспособность на 50% и более. Остальные коллекционные образцы также имеют тенденцию к снижению жизнеспособности, но критических значений она не достигла. Мы считаем, что значительная часть семян риса, хранящихся при низкой положительной температуре, относительно быстро снижает жизнеспособность из-за микротравм, полученных в результате механизированной уборки коллекционных образцов.

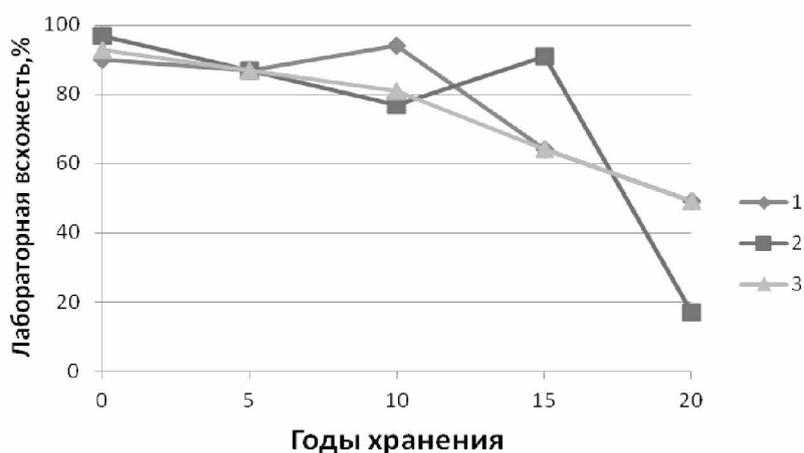


Рис. 4. Динамика изменения лабораторной всхожести семян трех разновидностей риса *Oryza sativa* var. *italica* (1), *Oryza sativa* var. *gilanica* (2), *Oryza sativa* var. *nigro-apiculata* (3) при хранении в условиях низких положительных температур

На рис. 4 приведены характерные примеры хранения семян риса трех наиболее часто встречающихся разновидностей (*Oryza sativa* L. var. *italica* Alef., *Oryza sativa* L. var. *gilanica* Gust, *Oryza sativa* L. var. *nigro-apiculata* Gust) в зависимости от сроков хранения. Из приведённых данных видно, что семена имеют довольно высокую жизнеспособность на протяжении первых 10–15 лет хранения. К 20-ому году, как правило, идет резкое снижение жизнеспособности.

способности. В настоящее время в коллекции риса происходит планомерная замена образцов семян с низкой всхожестью.

Семена сельдерея относят к группе микробиотиков с периодом жизни в условиях неконтролируемого хранения до 3–5 лет. Это объясняется отсутствием у семян прочной кожуры, высоким содержанием белка и жира, а также их гигроскопичностью. В силу гигроскопичности влажность семян находится в динамике и увеличивается по мере роста влажности воздуха. Поэтому период от сбора семян до помещения их на длительное хранение должен быть сведен к минимуму. Первые годы формирования коллекции семян сельдерея это правило еще полностью не сформировалось. Семена могли находиться в неконтролируемых условиях от 2 до 6 лет. Температурный режим за такой продолжительный период неконтролируемого хранения, безусловно, также изменялся. Табл. 4 иллюстрирует, как зависит жизнеспособность семян сельдерея от времени неконтролируемого хранения. Все образцы семян, у которых до закладки на длительное хранение прошло 4–6 лет, после 18–19 лет хранения в контролируемых условиях снизили всхожесть до 56–29%. И только образец (к-854), который в неконтролируемых условиях находился 2 года, к концу обсуждаемого периода сохранил всхожесть на уровне 89%.

Таблица 4. Всхожесть семян сельдерея, хранимых при +4°C, в зависимости от сроков неконтролируемого хранения (1979 г. закладки)

№ по каталогу ВИР	Год репродукции	Средняя всхожесть после хранения, %				
		исходная	число лет хранения			
			5	10	15	18–19
613	1973	97	–	–	–	42
662	1974	91	–	–	–	30
703	1975	92	–	–	–	56
725	1976	89	83	88	–	29
854	1977	91	92	–	–	89

Место репродукции семян также влияет на длительность сохранения ими жизнеспособности. Из табл. 5 видно, что лучшими по качеству, при прочих равных условиях, были семена сельдерея репродукции Крымской ОСС ВИР, которые через 7 лет хранения сохранили всхожесть на уровне 76%. Репродукции семян, полученные из других мест, за аналогичный период хранения снизили всхожесть до 54–11%.

Таблица 5. Жизнеспособность семян сельдерея, хранимых при +4°C, в зависимости от места репродукции (1991 г. закладки на хранение)

Место репродукции	Всхожесть после хранения, %		
	исходная	Число лет хранения	
		5	7
Дагестанская ОС ВИР	80	65	18
Крымская ОСС ВИР	86	–	76
Майкопская ОС ВИР	86	82	11
Устимовская ОС ВИР	85	–	54

Аналогичные результаты были получены и при анализе жизнеспособности длительно хранящихся семян коллекции конопли. Снижение жизнеспособности происходит постепенно, если семена до закладки их на длительное хранение находились в неконтролируемых условиях 1–2 года. Безопасный период хранения в этом случае равен примерно 15 годам, но даже после 20 лет хранения всхожесть семян не снижается ниже 70% (рис. 5). В случае, ко-

гда семена конопли до закладки на длительное хранение 3–4 года находились в неконтролируемых условиях, снижение всхожести семян происходит более прямолинейно. После десяти лет хранения она уменьшается до 70%, а к 20-ти годам снижается уже до 40%.

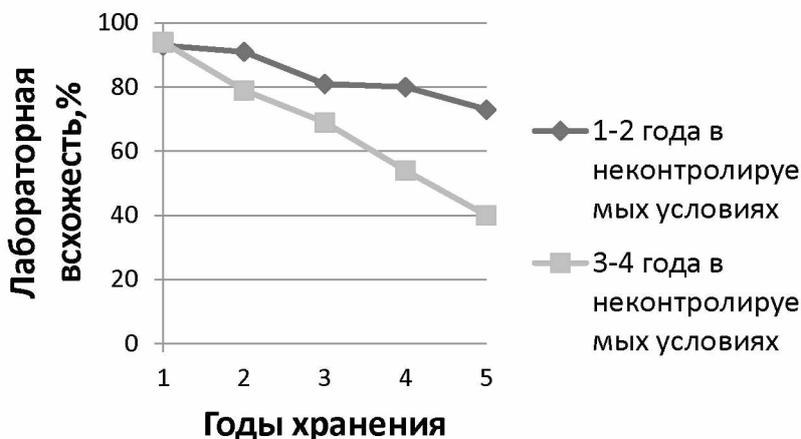


Рис. 5. Изменение всхожести семян конопли в зависимости от периода их хранения в неконтролируемых условиях

Семена сои богаты жиром и белками, гигроскопичны, имеют непрочную кожуру со слабым, тонким и рыхлым эпидермисом. Кроме того, у них наблюдается растрескивание кожуры как у светло-, так и у темноокрашенных семян независимо от их величины. Все это обуславливает непродолжительность жизни семян этой культуры при обычном хранении.

Одним из факторов, влияющих на длительность сохранения жизнеспособности семенами сои, является способ ее уборки. Механизированная уборка приводит к микро- и макротравмам. Небольшие повреждения не вызывают быстрой потери жизнеспособности, но по мере старения семян становятся все более опасными. Поврежденные участки служат центрами развития инфекции и способствуют быстрому ослаблению и ранней гибели окружающих их нормальных тканей. Механические повреждения вызывают также различные аномалии развития проростков. Клеточные мембраны семян сои разрушаются как вследствие быстрой отдачи воды влажными живыми тканями, так и быстрого поглощения воды сухими живыми тканями. У крупносемянных бобовых культур, к которым относится соя, вода вызывает особенно обширные повреждения и на поверхности, и внутри семян.

В целом семена сои удовлетворительно хранятся при +4°C. В Кубанском филиале генетического банка проведен сравнительный анализ жизнеспособности семян сои, репродуцированных на Сухумской, Кубанской и Дальневосточной опытных станциях ВИР (рис.6). Первые пять лет всхожесть семян сои всех репродукций остается на исходном уровне, к десятому году снижается до 86–65%. К пятнадцатому году хранения всхожесть семян сои из всех трех мест репродукции возвращается к уровню 89–84%. В последние пять лет хранения у этих же образцов семян наблюдается обвальное снижение всхожести (до 52–14%). Хуже всего в наших условиях хранятся образцы семян, репродуцированные на Сухумской опытной станции, лучше всего семена сои, репродуцированные на Дальневосточной опытной станции. Репродукция семян Кубанской опытной станции занимает промежуточное положение. Возможным объяснением происходящих процессов являются агроклиматические условия формирования семян. Для климата Сухумской опытной станции характерны обильные периодические дожди и высокие температуры в период формирования и созревания семян. Поэтому соя накапливает меньше белка и больше масла по сравнению с образцами, выращенными на Дальневосточной опытной станции с муссонным климатом и сероземными почвами, что сказывается на способности данной культуры к хранению.

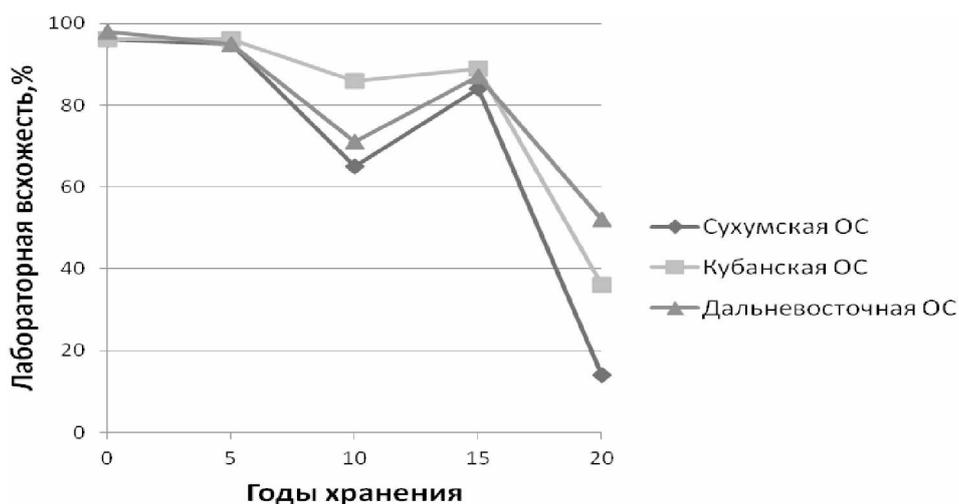


Рис. 6. Изменение всхожести семян сои, репродуцированных в разных климатических условиях

Еще одной из проблем, подлежащих обсуждению, является твердосемянность. Семенам большинства дикорастущих и многих культурных растений свойственно состояние органического покоя, которое проявляется в полном отсутствии прорастания или значительном снижении всхожести при условиях благоприятных для этого. Существует несколько типов покоя, но особенно затруднено прорастание семян, находящихся в физическом покое, который часто обозначают термином «твердосемянность» и объясняют полной водонепроницаемостью семенной кожуры. При нарушении твердосемянности семена приобретают способность к набуханию и при благоприятных условиях быстро прорастают, так как их зародыши обычно не находятся в состоянии покоя. Способы преодоления твердосемянности бывают механические (надпиливание или надрезывание), физические (температурная обработка), химические (обработка кислотами, чаще концентрированной серной). В случаях физической и химической обработок семян длительность и температурный режим подбирают опытным путем, и для семян разных культур они могут значительно различаться.

Таблица 6. Влияние обработки семян кротalariaи концентрированной серной кислотой на их прорастание (1978–1984 гг. закладки на хранение)

№ по каталогу ВИР	Без обработки серной кислотой, %			После обработки серной кислотой, %	
	энергия	всхожие+твердые	всхожесть	энергия	всхожесть
17	12	19+57	76	18	19
21	12	12+86	98	70	86
26	0	0+93	93	23	27
36	0	3+96	99	50	57
38	2	3+89	92	20	23
40	20	20+78	98	64	70
53	15	15+85	100	36	38
57	0	2+89	91	19	20
64	0	0+92	92	24	26
65	19	20+78	98	21	23
66	9	9+83	92	14	15
67	8	11+88	99	44	49
75	0	6+70	76	13	13
78	6	10+84	94	35	46

Вся коллекция кроталарии (95 обр.), заложенная на хранение в Кубанский филиал генетического банка при низких положительных температурах в 1978–1984 гг., репродуцирована на Среднеазиатской опытной станции, где низкая влажность воздуха способствовала увеличению количества твердых семян. В момент закладки на хранение во всех образцах семян кроталарии имели место от 1 до 99% твердых семян. При подсчете всхожести твердые семена плюсовались к нормально проросшим, и исходные данные по всхожести были высокими. При контрольной проверке жизнеспособности семян кроталарии после 18–20 лет хранения установлено, что сохранился достаточно высокий процент твердых семян и, как следствие, высокий процент всхожести. На образцах семян всех лет закладки на хранение была проведена стимуляция твердых семян концентрированной серной кислотой, что способствовало их прорастанию. Результаты работы показаны в табл. 6. У всех обработанных серной кислотой семян возросла энергия прорастания, а высокая всхожесть сохранилась только у двух образцов (к-21, к-40). В остальных случаях твердосемянность нарушалась, но прорастали не все семена: появлялись загнившие и набухшие, которые не давали проростков. По-видимому, процесс старения твердых семян идет с такой же скоростью, что и у семян, не имеющих твердой оболочки.

Проанализировав результаты длительного хранения семян мировой коллекции генетических ресурсов ВИР на примере коллекций риса, сельдерея, конопля, сои, кроталарии, некоторых кормовых трав, мы пришли к следующим наиболее важным общим заключениям:

- необходимо совершенствовать методики как закладки семян на длительное хранение, так и контроля за состоянием жизнеспособности в процессе хранения (учитывая классификацию культуры как макро-, мезо- или микробиотика);
- необходимо разработать общую для ВИР систему замены в коллекции длительного хранения образцов, семена которых утратили или снизили до критического уровня всхожесть;
- необходима обязательная проверка покоящихся (твердых) семян на всхожесть перед закладкой их на длительное хранение;
- закладку семян на длительное хранение производить строго в год получения репродукции;
- посевные качества семян необходимо определять непосредственно перед закладкой;
- уборку семян, предназначенных для длительного хранения, следует производить вручную во избежание появления микро- и макротравм.

Список литературы

- Алексаиян С. М.* Стратегия взаимодействия генбанков мира в условиях глобализации // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2007. Т. 164. С. 11–13.
- Вавилов Н. И.* Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987. 511 с.
- Гвоздева З. В.* Руководство по длительному хранению семян коллекционных образцов различных видов растений // Л., 1968. 59 с.
- Зайцев В. А., Лихачев Б. С.* Резервы улучшения технологии длительного хранения семян мировой коллекции ВИР // Бюлл. ВИР. 1985. Вып. 152. С. 3–9.
- Зеленский Г. В., Зеленская Т. А.* Активность протеолитических ферментов при потере жизнеспособности семян сои // Докл. ВАСХНИЛ. 1983. № 8. С. 16–19.
- Кияшко Ю. Г.* Физиолого-биохимические изменения семян сои в процессе старения // Бюлл. ВИР. 1981. Вып. 114. С. 38–40.
- Кияшко Ю. Г.* Влияние степени старения семян на онтогенез и продуктивность растений сои // Докл. ВАСХНИЛ. 1984а. № 8. С. 11–13.
- Кияшко Ю. Г.* Функционально-структурные изменения семян сои в процессе старения // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1984б. Т. 89. С. 44–49.
- Лихачев Б. С., Гайдай А. Я., Никонорова Г. С., Горбачева А. Г.* Особенности старения генетически разнокачественных семян кукурузы // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1986. Т. 105. С. 66–71.
- Филипенко Г. И.* Развитие системы низкотемпературного хранения и криоконсервации генофонда растений в ВИР имени Н.И.Вавилова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2007. Т. 164. С. 263–272.
- Хорошайлов Н. Г., Жукова Н. Г.* Длительное хранение семян мировой коллекции ВИР // Бюлл. ВИР. 1978. Вып. 77. С. 9–19

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЫ С ЦЕЛЬЮ СОХРАНЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Г. И. Филипенко¹, О. И. Силаева², Н. Н. Сторожева³

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

² Филиал ГНУ ВИР Россельхозакадемии «Кубанский генетический банк семян»,
пос. Ботаника, Россия, e-mail: soi51@rambler.ru

³ Якутский научно-исследовательский институт сельского хозяйства,
Якутск, Республика Саха (Якутия), e-mail: nadeshda_stor@mail.ru

Резюме

Сравнивается длительное хранение 35 образцов различных зернобобовых культур в Кубанском филиале генбанка ВИР при 4° С и в условиях вечной мерзлоты – в подземной шахте Института мерзлотоведения (г. Якутск) при –2,7 °С. Семена имели исходную всхожесть 90–100%, за исключением долихоса, имевшего всхожесть 84%, и влажность 5,9–10,0%, были герметично упакованы. Большая часть образцов сохранила всхожесть, близкую к исходной. Преимуществ хранения в вечной мерзлоте по сравнению с хранением в Кубанском филиале генбанка ВИР не выявлено.

Ключевые слова: генетические ресурсы растений, коллекция семян, долговечность, зернобобовые культуры, низкотемпературное хранение, вечная мерзлота, герметичная упаковка.

THE USE OF PERMAFROST WITH THE PURPOSE OF PLANT GENETIC RESOURCES CONSERVATION

G. I. Filipenko¹, O. I. Silaeva², N. N. Storozheva³

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

² Branch of N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
«Cuban Genebank of Seeds», Botany, Russia, e-mail: soi51@rambler.ru

³ Yakut Research Institute of Agriculture, Yakutsk, Republik of Sakha, e-mail: nadeshda_stor@mail.ru

Summary

The long-term storage of 35 samples of various leguminous crops in the Cuban Genebank of Seeds at 4° C and in the conditions of permafrost – in the underground mine of Permafrost Institute (Yakutsk) at –2,7°C is compared. The initial germination of seeds was 90–100%, except for the dolichos, who had the germination of 84%, and the moisture content was 5,9–10,0%, seeds were tightly packed. Most of the samples preserved germination, close to the original. The advantages of storage in permafrost compared to the storage in the Cuban Genebank of Seeds are not revealed.

Key words: plant genetic resources, seed collection, longevity, leguminous crops, low temperature storage, permafrost, water-proof and sealable containers.

Введение

Самые удивительные случаи долговечности семян связаны с вечной мерзлотой. В 1954 г. в северо-западной части Канады при археологических раскопках на плато Юкон в толще промерзшего ила были обнаружены семена люпина арктического. Ученые определили, что им 10 000 лет. Семена проросли в 1966 г., шесть проросли, дали всходы, и из них выросли здоровые растения (Porsild et al., 1967). В 1990–2001 гг. сотрудники Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН при исследовании лессово-ледовых отложений приморских низменностей севера Якутии, относимых к эпохе позднего

плейстоцена (35–26 тыс. лет назад), неоднократно встречали погребенные норы грызунов, содержащие плоды и семена растений. Их численность в отдельных норах достигала 600–800 тыс. Использование метода культуры тканей для анализа жизнеспособности семян, погребенных в вечномерзлотных толщах, позволило обнаружить сохранение в той или иной степени жизнеспособности осевой части зародыша у трех видов растений: смолевки, костянки и горца (Яшина и др., 2002).

Сохранение генетических ресурсов растений не является попыткой симитировать эти уникальные случаи. В современных генбанках растений, численность которых уже превысила 1750 (Алексанян, 2003), семена хранят в соответствии с требованиями, отраженными в стандартах для генбанков, основанными на многолетних исследованиях физиологов растений (Genebank standards, 1994; Draft revised genebank standards for the conservation of orthodox seeds, 2011). Семена большинства сельскохозяйственных растений являются ортодоксальными, т. е. легко переносят подсушивание. Перед хранением их подсушивают до влажности 3–7% в зависимости от вида. Для длительного хранения семена герметично упаковывают. В случае среднесрочного хранения можно обойтись без герметичной упаковки и использовать помещения с постоянной влажностью воздуха. Для длительного хранения предпочтительно использовать температуру -18°C , для среднесрочного – допустима более высокая.

Условия, создаваемые для хранения генетических ресурсов растений, зависят от энергоснабжения и требуют больших затрат, поэтому идея использовать природный холод для этих целей весьма привлекательна, особенно для России: на территории бывшего СССР площадь распространения многолетнемерзлых пород составляет примерно 47% (Доставалов, Кудрявцев, 1967).

Хотя народы Севера, участники полярных экспедиций издавна использовали холод вечной мерзлоты для сохранения продуктов, научные исследования возможности применить его для сохранения генетических ресурсов растений начались только во второй половине XX в. В 1976 г. были начаты совместные исследования этого вопроса ВИРОм, Якутским НИИ сельского хозяйства, Институтом мерзлотоведения и Институтом биологических проблем криолитозоны. М. С. Данилова, закончившая аспирантуру ВИРа, и ее руководитель профессор Н. Г. Хорошайлов показали принципиальную возможность использования условий вечной мерзлоты для хранения семян сельскохозяйственных растений (Данилова, 1982, 1984; Хорошайлов и др., 1984). В 1976–1983 гг. на дублетное хранение в условиях вечномерзлотных грунтов в шахте института мерзлотоведения ВИРОм было передано 10525 образцов, в т.ч.: 215 образцов бобов, 1274 вики, 2849 гороха, 8 долихоса, 191 люпина, 192 маша, 794 нута, 2773 сои, 1511 фасоли, 310 чечевицы обыкновенной, 324 чечевицы французской, 275 чины. Большую работу по контролю всхожести хранившихся образцов проделала сотрудница ЯНИИСХ Н. Н. Сторожева. В 2006 г. ею под руководством доктора сельскохозяйственных наук Н. Е. Павлова защищена диссертация на тему «Влияние длительного хранения семян сельскохозяйственных культур в толще многолетнемерзлых грунтов на жизнеспособность и фенотипическую изменчивость растений» (Сторожева, 2006а). Имеется ряд публикаций, связанных с изучением хранения образцов семян сельскохозяйственных культур, в том числе коллекции ВИР, в условиях вечной мерзлоты (Павлов и др., 1998; Сторожева, 2006б; Кершенгольц и др., 2008). Сибирские ученые выступили с инициативой организации мирового криохранилища семян растений (Гончаров, Шумный, 2008; Кершенгольц и др., 2008).

В Нордическом генном банке работы по сохранению образцов в условиях мерзлоты в заброшенной угольной шахте на Шпицбергене проводятся с 1984 г. Было заложено свыше 10 000 образцов семян более чем 2000 сортов 300 различных видов. В 2008 г. начался прием образцов в Мировое хранилище семян на Шпицбергене, куда были переложены и эти образцы (http://en.wikipedia.org/wiki/Svalbard_Global_Seed_Vault). Хранилище семян на Шпицбергене представляет собой три камеры, вырубленные в скале. Причем вход в них расположен так, что он не будет затоплен в случае возможного при потеплении подъема уровня Мирового океана. Семена хранятся в герметичной упаковке при -18°C . Даже если

рефрижераторное оборудование выйдет из строя, температура в камерах за счет мерзлых грунтов будет держаться на уровне -3°C . Мировое хранилище семян рассчитано на 4,5 млн образцов. В настоящее время там находится более 500 тыс. образцов семян растений. В 2006 г. ВИР отправил в Мировое хранилище 945 образцов семян, а в 2010–2011 гг. – 3236 образцов семян мировой коллекции ВИР.

Несмотря на то, что в последние годы холод вечной мерзлоты активно используется для сохранения генетических ресурсов растений, публикаций о результатах длительного хранения в этих условиях не так уж много. В некоторых имеющихся публикациях наблюдается тенденция представлять хранение в вечной мерзлоте как нечто уникальное, превосходящее по своей надежности все другие виды хранения, даже если используются небольшие отрицательные температуры. С этой точки зрения, для выяснения реальной картины интересно сопоставление длительного хранения одних и тех же образцов в условиях вечной мерзлоты и Кубанского филиала генбанка ВИР.

Материалы и методы

Материалом исследования служили семена 3 образцов вики, 12 гороха, 1 долихоса, 9 люпина, 4 маша, 6 нута из коллекции ВИР. Места выращивания приведены в таблице. Закладку образцов на хранение в Кубанском филиале генбанка ВИР при температуре 4°C проводили в 1976–1983 гг. Подготовка семян к хранению включала подсушивание и контроль посевных качеств. Влажность и всхожесть семян определяли стандартными методами. В качестве упаковки использовали стеклянные бутылочки, закрывавшиеся силиконовыми пробками и металлическими колпачками.

Дублеты этих образцов были заложены на хранение в подземной лаборатории Института мерзлотоведения на глубине 11 м от поверхности земли. На этой глубине температура постоянна и равна $-2,7^{\circ}\text{C}$.

Контроль всхожести образцов, хранившихся в Кубанском филиале генбанка ВИР, проводился, как правило, через 10–15 лет после закладки. Последнее определение всхожести было сделано в 2012 г. специально для этой публикации (см. табл.). Контроль всхожести образцов, хранившихся в условиях вечной мерзлоты, был проведен сотрудницей Якутского научно-исследовательского института сельского хозяйства Н. Н. Сторожевой в период с 2000 по 2004 гг.

Результаты и обсуждение

Сравнивать изменения всхожести образцов зернобобовых культур, хранившихся в течение 20–26 лет в условиях вечной мерзлоты и в течение 32–36 лет в Кубанском филиале генбанка ВИР (см. табл.), следует с некоторыми оговорками. Определения всхожести семян, хранившихся в разных условиях, проводились одновременно. Анализ проводили разные люди. И хотя использовались стандартные методы, меньшая опытность кого-либо из аналитиков могла привести к получению несколько иных результатов. Кроме того, на результаты определения всхожести могло оказать влияние и то, в какое время года осуществляли работы. Наконец, оценка всхожести образцов зернобобовых культур усложнялась наличием твердых семян.

Тем не менее, можно сказать, что 32 образца, из хранившихся в Якутии, и 29 образцов, из хранившихся на Кубани, имеют показатели всхожести, близкие к исходным. Имеется по одному образцу вики (к-26308), гороха (к-6347), люпина (к-141), маша (к-4987), всхожесть которых к 2012 г. снизилась в условиях хранения при 4°C до 70–75%. Возможно, это связано со старением семян. Во всяком случае, во время предыдущего определения всхожесть этих образцов не уступала всхожести образцов, хранившихся в вечной мерзлоте, и составляла 97–100%.

**Влияние хранения семян зернобобовых культур в условиях вечной мерзлоты
и Кубанского филиала генбанка ВИР на их всхожесть**

№ каталога ВИР	Место репродукции	Год урожая	Год закладки на хранение	Исходные, %		После хранения		
				влажность	всхожесть	в Якутии		всхожесть в 2012 г., %
						год контроля всхожести	всхожесть, %	
Вика								
26308	Екатерино	1975	1976	7,0	96	2000	99	70
26325	»	1975	1976	7,9	98	2000	97	95
34543	»	1975	1976	8,5	93	2000	96	90
Горох								
5052	Крымск	1976	1977	6,9	97	2001	99	100
5647	»	1976	1977	6,2	94	2001	99	95
5664	»	1976	1977	6,3	94	2000	96	100
5929	»	1976	1977	7,9	94	2001	99	100
6347	Екатерино	1976	1977	6,8	98	2004	99	70
6431	Крымск	1976	1978	7,2	95	2001	99	100
7416	»	1982	1983	7,5	99	2000	97	90
7621	»	1980	1983	7,1	99	2004	100	100
7656	»	1980	1983	7,3	99	2000	98	90
7657	»	1980	1983	6,7	100	2000	99	100
7666	»	1982	1983	6,9	100	2000	99	100
7670	»	1982	1983	7,2	99	2000	100	100
Долихос								
183	Абхазия	1978	1979	7,0	84	2000	42	30
Люпин								
141	Чебаны	1978	1979	6,7	96	2000	94	75
180	»	1979	1980	5,9	94	2000	88	85+10 тв.*
1422	Пушкин	1978	1979	6,3	95	2000	41	40+20 тв.
1524	Чебаны	1974	1979	10,0	92	2000	100	95
1549	Пушкин	1978	1979	6,5	90	2000	98	55+5 тв.
1564	Чебаны	1978	1979	6,0	98	2000	97	95
1701	»	1977	1978	6,9	98	2000	98	100
1965	»	1978	1979	8,7	90	2000	87	95
2250	»	1979	1980	6,4	100	2000	88	100
Маш								
4987	Ташкент	1977	1978	8,9	92	2000	97	75
11433	»	1977	1978	8,9	93	2000	100	100
13269	»	1977	1978	7,8	99	2000	100	95
13300	»	1972	1978	8,9	96	2000	96	90
Нут								
360	Ташкент	1976	1977	7,9	99	2000	100	100
603	»	1976	1977	8,3	99	2000	100	100
894	»	1976	1977	7,6	96	2000	98	100
979	»	1976	1977	7,1	100	2000	100	100
1517	»	1976	1977	7,8	96	2000	97	100
1736	»	1974	1977	8,0	99	2000	42	96

*тв. – твердые семена.

У трех образцов люпина (к-180, к-1965, к-2250) и одного образца нута (к-1736) всхожесть после 20–23 лет хранения в условиях вечной мерзлоты оказалась ниже, чем у соответствующих образцов, хранившихся 32–35 лет в Кубанском филиале генбанка ВИР. Так что нет оснований утверждать, что хранение семян в вечной мерзлоте при $-2,7^{\circ}\text{C}$ значительно лучше хранения при 4°C .

По-особому ведут себя образцы долихоса. Эта культура изначально имела всхожесть более низкую, чем другие – 84%. В результате длительного хранения всхожесть в обоих случаях заметно упала.

Возможно, если бы использовались существенно более низкие температуры хранения в вечной мерзлоте, а объектом исследования служили культуры-микробиотики (Ewart A. J., 1908), то разница между вариантами хранения все-таки проявилась бы.

Заключение

Результаты проведенных исследований подтверждают возможность использования условий вечной мерзлоты для сохранения генетических ресурсов растений. Семена 32 из 35 образцов зернобобовых культур, заложенные в герметичной упаковке на хранение в условиях вечномерзлотных грунтов при $-2,7^{\circ}\text{C}$ со всхожестью 93–100% и влажностью 5,9–10,0%, сохраняли высокую жизнеспособность после 20–23 лет хранения. Однако значительных преимуществ хранения в вечной мерзлоте при $-2,7^{\circ}\text{C}$ по сравнению с хранением в Кубанском филиале генбанка ВИР при 4°C не выявлено.

Список литературы

- Алексамян С. М. Государство и биоресурсы. СПб., 2003. 180 с.
- Гончаров Н. П., Шумный В. К. От сохранения генетических коллекций к созданию национальной системы хранения генофондов растений в вечной мерзлоте // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 509–523.
- ГОСТ 12041-82 Методы определения влажности.
- ГОСТ 12038-84 Методы определения всхожести.
- Данилова М. С. Хранение семян зерновых культур в зоне вечной мерзлоты // Бюл. ВИР. 1982. Вып. 118. С. 34–36.
- Данилова М. С. Использование условий вечной мерзлоты для хранения семян сельскохозяйственных растений. Автореф. канд. дис. Л., 1984. 17 с.
- Доставалов Б. Н., Кудрявцев В. А. Общее мерзлотоведение. М., 1967. 403 с.
- Кершенгольц Б. М., Иванов Б. И. и др. Использование естественного холода многолетнемерзлых пород для длительного хранения генетических ресурсов // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 524–533.
- Павлов Н. Е., Данилова М. С., Сторожева Н. Н. Хранение семян сельскохозяйственных культур в вечной мерзлоте // Сб. тез. докл. 3 Приполярной сельскохозяйственной конф. «Приполярное сельское хозяйство: Перспективы глобализации». Аляска, США, 1998. С. 82.
- Сторожева Н. Н. Влияние длительного хранения семян сельскохозяйственных культур в толще многолетнемерзлых грунтов на жизнеспособность и фенотипическую изменчивость растений. Дис. ... канд. с.-х. наук. Якутск, 2006а. 137 с.
- Сторожева Н. Н. Вечная мерзлота как криобанк генетических ресурсов сельскохозяйственных культур // Сб. матер. 1У науч.-практ. конф. «Природно-ресурсный потенциал, экология и устойчивое развитие регионов России». Пенза, 2006б. С. 211–214.
- Хорошайлов Н. Г., Дохунаев В. Н., Данилова М. С. Перспективный метод хранения семян сельскохозяйственных культур в толще многолетнемерзлых грунтов // Инф. лист. № 10. Якутский ЦНТИ. 1984.
- Яшина С. Г., Губин С. В., Шабеева Э. В., Егорова Е. Ф., Максимович С. В. Жизнеспособность семян высших растений позднеплейстоценового возраста из вечномерзлотных отложений, обнаруживаемая в культуре *in vitro* // Докл. Акад. наук. 2002. Т. 383. № 5. С. 714–717.
- Genebank standarts. FAO/ IPGRI, 1994. 13 p.
- Draft revised genebank standards for the conservation of orthodox seeds. FAO. 2011. 35 p.
- Ewart A. J. On longevity of seeds // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1908. No. 21. P. 1–210.
- Porsild A. E., Harrington C. R., Mulligan G. A. *Lupinus arcticus* Wats. grown from seeds of the Pleistocene age // Science. 1967. Vol. 158. No. 3997. P. 113–114.
- Svalbard Global Seed Vault. http://en.wikipedia.org/wiki/Svalbard_Global_Seed_Vault

СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВЕГЕТАТИВНО РАЗМНОЖАЕМЫХ КУЛЬТУР РАСТЕНИЙ В КОНТРОЛИРУЕМЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ В ВИРе

С. Е. Дунаева, О. Ю. Антонова, Г. И. Пендинен, Н. А. Швачко, Т. А. Гавриленко
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: dunaevase@mail.ru

Резюме

Актуальность проблемы сохранения генофонда вегетативно размножаемых культурных растений постоянно возрастает, что связано с угрозой сокращения их генетического разнообразия в полевых коллекциях в результате воздействия экстремальных абиотических факторов, заболеваний и вредителей. В статье приводится обзор современных технологий сохранения генофонда вегетативно размножаемых культурных растений в контролируемых условиях среды – *in vitro*- и криохранения.

Эти технологии включают: оздоровление растений от вирусных и бактериальных инфекций, введение в культуру *in vitro* различных типов эксплантов, микроразмножение, мониторинг фитосанитарного статуса микрорастений, генотипирование, среднесрочное *in vitro* хранение, криоконсервация и долгосрочное криохранение. Особое внимание в статье уделено исследованиям, проводимым в этом направлении в ВИРе.

Ключевые слова: *ex situ* коллекции, *in vitro* культура, криоконсервация, вегетативно размножаемые растения.

MAINTENANCE OF GENETIC DIVERSITY OF VEGETATIVELY PROPAGATED PLANT CROPS UNDER CONTROLLED ENVIRONMENT AT THE VIR

S. E. Dunaeva, O. Y. Antonova, G. I. Pendinen, N. A. Shvachko, T. A. Gavrilenko
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: dunaevase@mail.ru

Summary

Germplasm of clonally propagated crops that maintained in the field collections is endangered due to the loss of their genetic diversity because of abiotic and biotic stressors. Modern technologies *in vitro* and cryopreservation provide the opportunity to create safe duplicates conserved under controlled conditions. These technologies include: elimination of viral and bacterial infections, the establishment of *in vitro* culture, micropropagation, monitoring of phytosanitary status of microplants, genotyping, medium-term *in vitro* storage, cryoconservation and long-term storage of cryocollections. Information about current status of *in vitro* and cryopreservation programs is provided with special attention to such experience at N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR).

Key words: *ex situ* collections, *in vitro* culture, cryopreservation, vegetatively propagated plants.

В генетических банках растений сохранение агробиоразнообразия осуществляется в семенных и клоновых коллекциях. В клоновых коллекциях сохраняется генофонд трех категорий растений. Это растения, не образующие семян и размножающиеся вегетативно (например, банан); сорта вегетативно размножаемых растений, которые из-за высокой гетерозиготности невозможно репродуцировать через семена; многочисленные растения, в основном тропического региона, образующие рекалцитрантные семена разных групп (короткоживущие, нетолерантные к высушиванию, холоду) (Bonner, 1990). Указанные категории растений традиционно сохраняются в полевых коллекциях, что требует больших площадей, трудоемких методов при высокой вероятности потери образцов в результате накопления патогенов и влияния биотических и абиотических стрессоров. Поиски дополнительных методов сохране-

ния в контролируемых условиях среды генетического разнообразия клоновых коллекций привели к необходимости создания *in vitro*- и криоколлекций. Все обозначенные типы коллекций имеют свои преимущества и недостатки (Гавриленко и др., 2007), поэтому для сохранения культурных растений указанных выше категорий рекомендуется комплексное использование всех типов коллекций.

***In vitro* коллекции** – это активные коллекции среднесрочного хранения клонов растений. Они появились в результате развития методов культуры тканей в начале 70-х годов прошлого столетия с целью оздоровления, быстрого микроклонального размножения и среднесрочного сохранения клонов растений в контролируемых условиях среды (Engelmann, 1997; Bunn et al., 2007). В культуру *in vitro* вводят значимые для сохранения генетических ресурсов образцы полевой коллекции и проблемные образцы для восстановления и репродукции.

Протоколы *in vitro* культивирования разработаны для нескольких тысяч видов растений, в том числе большого числа сельскохозяйственных культур (Reed, 2002; Engelmann, 2011). *In vitro* коллекции растений присутствуют в генетических банках и отдельных институтах многих стран (IBGRI/CIAT, 1994; Ashmore, 1997; Engelmann, 1997). По данным ФАО в них сохраняется около 10% от общего агробиоразнообразия, поддерживаемого *ex situ* (Jeffries, 1998). Информация по численности и составу культур в *in vitro* коллекциях редко служит предметом отдельных публикаций, что осложняет мониторинг данных по этому вопросу. Наиболее крупные *in vitro* коллекции картофеля содержатся в Перу (CIP), в Чехии (PRI), в Германии (IPK). Наиболее крупные *in vitro* коллекции растений умеренного климата, преимущественно ягодных и плодовых культур (земляника, смородина, малина, ежевика, груша, лещина), сосредоточены в США (NCGR). Некоторые *in vitro* коллекции формируются и сохраняются в рамках совместных проектов разных институтов, генбанков и стран. Примером может служить *in vitro* коллекция банана (*Musa ssp.*), сохраняемая в рамках INIBAP (International Network for the Improvement of Banana and Plantain) в 15 научно-исследовательских институтах и в транзитном центре в Бельгии (INIBAP Transit Centre, Laboratory of Tropical Crop Improvement, K.U. Leuven, Belgium) (www.croptrust.org/documents/web/Musa-Strategy-FINAL-30Jan07.pdf.) Данные по численности *in vitro* коллекций картофеля, ягодных, плодовых и некоторых тропических культур приведены в таблице 1.

Таблица 1. *In vitro* коллекции вегетативно размножаемых сельскохозяйственных растений

Род	Страна и место хранения коллекции	Число образцов	Ссылка
<i>Solanum</i>	Перу (CIP)	7168	Golmirzaie, Panta, 1997
»	Чехия (PRI)	2225	Faltus et al., 2009
»	Германия (IPK)	1350	http://www.ipk-gatersleben.de/Internet/Forschung/Genbank/Invitro Erhaltung
»	Россия (ВИР)	390	Дунаева и др., настоящая публикация
<i>Allium</i>	Германия (IPK)	372	http://www.ipk-gatersleben.de/Internet/Forschung/Genbank/Invitro Erhaltung
»	Россия (ВИР)	24	Дунаева и др., настоящая публикация
<i>Fragaria</i>	США (NCGR)	Более 300 (core-коллекция 153)	http://www.ars-grin.gov/ars/PacWest/Corrallis/ncgr

Род	Страна и место хранения коллекции	Число образцов	Ссылка
<i>Fragaria</i>	Россия (ИФР)	50	Высоцкий, Высоцкая, 2002
»	Россия (ВИР)	32	Дунаева и др., настоящая публикация
<i>Rubus</i>	США (NCGR)	Более 250 (core-коллекция 94)	http://www.ars-grin.gov/ars/PacWest/Cornwallis/ncgr
»	Россия (ВИР)	184	Дунаева и др., настоящая публикация
»	Франция (Beaucouze)	118	Frison, Serwinski, 1995
»	Румыния (Pitesti-Maracineni)	56	»
»	Словения (Ljubljana)	30	»
<i>Ribes</i>	США (NCGR)	101 (core-коллекция 53)	Reed et al., 2000
»	Россия (ВИР)	49	Дунаева и др., настоящая публикация
<i>Pyrus</i>	США (NCGR)	175	Reed, Chang, 1997
<i>Vaccinium</i>	США (NCGR)	94	»
<i>Corylus</i>	США (NCGR)	33	»
<i>Cerasus, Prunus</i>	Россия (ВИР)	43	Дунаева и др., настоящая публикация
<i>Lonicera</i>	Россия (ВИР)	47	»
<i>Sorbus</i>	Россия (ВИР)	12	»
<i>Malus</i>	China (ChIP)	Более 150	Reed, Chang, 1997
<i>Тропические и субтропические культуры</i>			
<i>Musa</i> (банан)	В рамках проекта INIBAP 15 институтов и (ИТС)	3176	www.croptrust.org/documents/web/Musa-Strategy-FINAL-30Jan07.pdf
<i>Manihot esculanta</i> (кассава)	Нигерия (ИТА)	2600	Dumet et al., 2009
<i>Colocasia esculenta</i> (таро)	СеПаСТ	850	http://www.spc.int/lrd/index.php

Аббревиатура в скобках:

- (ВИР) – Всероссийский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (Россия),
(ИФР) – Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева (Россия),
(ChIP) – Changli Institute of Pomology (Китай),
(CIP) – International Potato Center, Lima, Perú (Перу),
(IPK) – Institut für Pflanzengenetik und Pflanzenforschung (Германия),
(NCGR) – National Clonal Germplasm Repository (США),
(PRI) – Potato Research Institute (Чехия),
(ИТС) – INIBAP Transit Centre (Бельгия),
(ИТА) – International Institute of Tropical Agriculture (Нигерия),
(СеПаСТ) – Centre for Pacific Crops and Trees (Suva, Fiji, Pacific Islands region).

Для сохранения генофонда дикорастущих родичей культурных растений предпочтительны семенные коллекции. *In vitro* коллекции используют для сохранения эндемиков, редких и исчезающих в природе таксонов, число которых стремительно увеличивается в силу ряда причин (урбанизация, климатические, военные и другие факторы), идентифицированных доноров хозяйственно ценных признаков, а также при наличии проблем при сборе и сохранении семенного материала. *In vitro* коллекции дикорастущих видов растений имеются в ботанических садах, специализированных институтах и генбанках растений. В России наиболее крупные *in vitro* коллекции дикорастущих растений находятся в ГБС (Главный ботанический сад РАН, Москва) – 264 вида и 652 культивара из 37 семейств и в ВРБС (Волгоградский ботанический сад) – 238 видов растений. Указанные *in vitro* коллекции взаимно дополняют и не дублируют друг друга (Молканова и др., 2010). Особая компактность и изолированность пробирочных растений служит удобной формой для интродукции и обмена материалом в любое время года и удовлетворяет карантинным допускам, поскольку предотвращает перенос карантинных объектов с пересылаемым растительным материалом. *In vitro* технологии применяют также для сохранения растительного материала, собранного в экспедициях. Разработан комплекс антисептических приемов и состав транзитных питательных сред, в основном для тропических культур (кофе, какао, лимон, банан, таро), сбор которых осуществляется преимущественно в центрах разнообразия или локального выращивания этих культур с последующей доставкой в стационарные лаборатории (Penke et al., 2002). Выполняя важную роль в сохранении растительных генетических ресурсов, *in vitro* коллекции не являются коллекциями долгосрочного хранения генетических ресурсов растений, имея ряд недостатков. Так, растительный материал, сохраняемый в *in vitro* коллекциях при замедленном росте, необходимо периодически (с интервалом от 6 мес. до 4 лет) клонировать, что увеличивает риск его потерь от возможной внутренней инфицированности или технических ошибок (Reed, 2002). Не всегда удается применить один и тот же протокол для сохранения генетически разнородного материала (Dussert et al., 1997). Необходимы дополнительные исследования генетической стабильности сохраняемых в культуре *in vitro* образцов растений (Engelmann, 2011). В связи с этим более предпочтительным выбором для длительного сохранения генофонда растений в контролируемых условиях среды являются криоколлекции.

Криоколлекции обеспечивают теоретически неограниченно долгое сохранение генетически стабильного растительного материала, поскольку при температуре жидкого азота (–196°C) останавливаются все биохимические и физические процессы в клетках. Для криоконсервации используют разные части растений: семена, пыльцу, апексы побегов, меристемы, спящие почки, зиготические и соматические зародыши. На основе этого материала формируются коллекции разных культур, каждая из которых имеет свои преимущества и недостатки (табл. 2).

Таблица 2. Части растения, используемые для криоконсервации (по: Reed, 2002)

Предпочтительная форма хранения	Группы растений	Преимущества	Недостатки
Семена	Мелкосемянные. С семенами, толерантными к засухе, холоду. Неразмножаемые вегетативно	Простая в использовании форма хранения	Невозможно применить для рекалцитрантных семян и вегетативно размножаемых растений
Пыльца	Многочисленные	Простая форма хранения для многих родов растений. Используется в селекции	Геном исходного растения сохраняется не полностью

Предпочтительная форма хранения	Группы растений	Преимущества	Недостатки
Спящие почки	Древесные растения умеренного климата	Растительный материал легко доступен из полевых коллекций	Степень холодоустойчивости варьирует в зависимости от генотипа и от сезона; требуются прививки и изучение частоты регенерации почек
<i>In vitro</i> апексы побегов	Многочисленные	Доступны в любое время года, удобны в использовании	Методы криоконсервации разработаны не для всех видов растений. Требуются определенное лабораторное оборудование и обученный персонал
Эмбриональные оси	Некоторые виды рекалцитрантных семян	Легко вычлнять и выращивать	Необходима культура <i>in vitro</i> для восстановления целого растения
Зародыши	Некоторые виды рекалцитрантных семян	Удаление кожуры семян может улучшить их восстановление	Процесс обработки семян занимает много времени и часто технически сложен

Базовая *in vitro* коллекция (IVBG – the *In Vitro* Base Genebank) используется для криоконсервации оздоровленных эксплантов растений (Golmirzaie, Panta, 2000). Криоконсервация почек и меристем способствует также элиминации вирусной инфекции (Wang et al., 2006), особенно в сочетании с предшествующей термотерапией *in vitro* растений (Wang, Cuellar, 2008).

Следует отметить, что криогенные технологии разработаны для узкого круга культур. Но в последние годы в связи с развитием методов криоконсервации (замораживание, витрификация, инкапсуляция-дегидратация и их комбинации) разнообразие видов растений в криоколлекциях увеличивается (табл. 3).

Таблица 3. Криоколлекции вегетативно размножаемых сельскохозяйственных культур растений

Культура	Страна и место хранения коллекции	Техника	Число образцов	Источник
<i>Спящие почки</i>				
Яблоня	США (NSSL)		2200	Forsline et al., 1999
Шелковица	Япония (NIAS)		1236 (вся коллекция 1470)	Fukui, 2009
Ягодные культуры (крыжовник, жимолость)	Россия (ВИР)		10	Вержук и др., 2009

Культура	Страна и место хранения коллекции	Техника	Число образцов	Источник
<i>Черенки</i>				
Плодовые и ягодные культуры (яблоня, груша, черемуха, смородина черная, крыжовник)	Россия (ВИР)		78	Филипенко, 2007
<i>Пыльца</i>				
Плодовые и ягодные	Россия (ВИР)		198	Филипенко, 2007
<i>In vitro апексы побегов</i>				
Яблоня	Китай (CHIP)	CF/ E-D	20	Reed, 2002
Ежевика, малина	США (NCGR)	E-D, PVS2 Vit	25	Gupta, Reed, 2006
Смородина, крыжовник (виды, сорта)	SCRI, Шотландия	E-D	18	Reed et al., 2005
Груша	США (NCGR)	CF	106	Reed, 2002
Крыжовник	Шотландия (UAD)	E-D	31	»
Хмель	Чехия (CCC)	A-D	53	Faltus et al., 2009
Картофель	Германия (DSM/FAL)	Droplet	219	Reed, 2002
»	Перу (CIP)	Droplet PVS2 Vit	670 (вся коллекция 15000)	Tay et al., 2009
»	Чехия (CRI)	A-D	50 (сорта чешской селекции)	Faltus, Domkarova, 2009
»	Россия (ВИР)	Droplet PVS2 Vit	60	Швачко, 2012
»	Германия (IPK)	Droplet	1119	Kaczmarczyk et al., 2011
»	Корея (NAC)	Droplet Vit	90	»
Луки	Германия (IPK)		49	Zanke et al., 2009
Луки	Корея (NAAS)	Droplet PVS3 Vit	800 (5 видов)	Kim et al., 2009
Кассава	Колумбия (CIAT)	E-D	95	Dumet et al., 2009
Банан	Бельгия (Katholieke Universiteit Leuven)		760	Panis, 2010
<i>Зародышевые оси</i>				
Миндаль	Индия (NBPGR)	D-FF	29	Reed, 2002
Лимон	»	D-FF	12	»
Чай	»	D-FF	85	»

Методы: E-D – Encapsulation-Dehydration; CF – Controlled Freezing; Droplet – Droplet Freezing; D-FF – Dehydration-Fast Freezing; Droplet PVS2 – Droplet PVS2 Vitrification; Vit – Vitrification;

A-D–Air-Dehydration; Droplet PVS3 – Droplet PVS3 Vitrification; PVS2 Vit.– PVS2 Vitrification; Droplet Vit – Drople Vitrification;

Аббревиатура в скобках:

(ChIP) – Changli Institute of Pomology – Китай

(CIP) – International Potato Center, Lima, Perú – Перу

(IPK) – Institut für Pflanzengenetik und Pflanzenforschung – Германия

(NCGR) – National Clonal Germplasm Repository – США

(NSSL) – National Seed Storage Laboratory – США

(CCC) – Czech Crop Cryobank – Чехия

(CRI) – Crop Research Institute – Чехия

(NIAS) – National Institute of Agribiological Sciences – Япония

(UAD) – University of Abertay-Dundee – Шотландия

(DSM/FAL) – Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen/ Institute von Pflanzenbau, Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft – Германия

(CIAT) – International Center for Tropical Agriculture – Колумбия

(NBPGR) – National Bureau of Plant Genetic Resources – Индия

(PRI) – Potato Research Institute – Чехия

(ИФР) – Институт физиологии растений А.Н. им.К.А.Тимирязева – Россия

(SCRI) – Scottish Crop Research Institute – Шотландия

(NAAS) – National Academy of Agricultural Science (Корея)

(NAC) – National Agrobiodiversity Center (Republik of Korea)

В данной статье обобщаются результаты исследований по созданию *in vitro* – и криоколлекций в ВИРе, оздоровлению растений от вирусных инфекций и генотипированию образцов.

***In vitro* коллекция ВИР**

In vitro коллекция ВИР включает образцы картофеля, ягодных и плодовых культур, луков и чеснока – всего около 800 образцов. Для формирования и пополнения *in vitro* коллекции используют образцы полевого генофонда отделов генетических ресурсов картофеля, плодовых культур, овощных и бахчевых культур ВИР. Все этапы работы с *in vitro* коллекцией – введение образцов растений в культуру тканей, микроразмножение, тестирование на внутренние бактериальные и вирусные инфекции, хранение образцов в условиях замедленного роста микрорастений, оздоровление и генотипирование – проводятся по стандартным протоколам, частично модифицированным в отделе биотехнологии ВИР (Дунаева и др., 2011).

In vitro коллекция картофеля (390 образцов) включает отечественные и зарубежные селекционные сорта (55); аборигенные сорта (237), генотипированные с использованием 19 ядерных SSR-маркеров; селекционные клоны и гибридные образцы.

Стратегия *in vitro* сохранения плодовых и ягодных культур рассматривается в обзоре С. Е. Дунаевой и Т. А. Гавриленко (2007). В коллекции *in vitro* ВИР сохраняются образцы малины, ежевики, смородины, жимолости, земляники, вишни, рябины.

In vitro коллекция малины и ежевики (184 образца) включает сорта малины отечественной (64 сорта) и зарубежной (24 сорта) селекции, сорта ежевики (25 сортов зарубежной селекции), дикорастущие виды малины (47 образцов) и ежевики (22 образца). Сорта малины представлены стародавней и современной селекцией. Большинство из них взяты в культуру *in vitro* от клонов полевой коллекции ВИР, генотипированных ISSR- и SSR-маркерами (Lamourex et al., 2011). Образцы *in vitro* коллекции сортов ежевики паспортизированы с помощью изоферментных маркеров (Дунаева и др., 2005). Коллекция дикорастущих видов малины сформирована на основе экспедиционного материала, собранного на территории Северо-Запада России (преимущественно в Мурманской обл.) и Дальнего Востока сотрудниками

ВИР и Ботанического института им. В. Л. Комарова (Дунаева и др., 2007). Большинство видообразцов ежевики введены в культуру тканей из полевой коллекции Майкопской опытной станции ВИР, в которой сохраняются экспедиционные сборы видового разнообразия (в том числе эндемов) ежевик Кавказа (Семенова и др., 2007).

In vitro коллекция жимолости (47 образцов) представлена сортами, селекционными образцами и видообразцами из подсекции голубых жимолостей (*Caeruleae*). Собранный в природе материал и сорта жимолости имеют российское происхождение. В культуру тканей введены клоны жимолости из полевой коллекции ВИР, генотипированные с использованием ДНК-маркеров (Lamouge et al., 2011). *In vitro* коллекция включает преимущественно образцы жимолости синей (*Lonicera caerulea* L.) – 38 образцов, из них 35 образцов камчатского подвида и 3 образца алтайского подвида; 6 образцов жимолости Турчанинова (*L. turczaninowii* Pojark.) и 3 образца жимолости съедобной (*L. edulis* Turcz. ex Freyn).

In vitro коллекция смородины черной (49 образцов) включает 32 сорта (из них 30 сортов селекции России и стран СНГ), 11 межвидовых гибридов и 6 видообразцов.

In vitro коллекция земляники (32 образца) на две трети состоит из сортов российской селекции. Материал для введения в культуру *in vitro* был получен преимущественно из полевой коллекции Аграрного Университета (СПбГАУ) (Плеханова, Петрова, 1999).

In vitro коллекция вишни состоит из 43 образцов, включающих 37 сортов селекции России и стран СНГ и 6 сортов зарубежной селекции.

In vitro коллекция рябины (12 образцов) включает 7 сортов отечественной селекции и 5 видообразцов.

In vitro коллекция луковых культур (сем. *Alliaceae* L., род *Allium* L.) включает 18 образцов 5 видов: лук шалот (*A. ascolonicum* L.) – 2 образца, чеснок (*A. sativum* L.) – 4 образца, лук голубой (*A. caeruleum* Pall.) – 1 образец, лук многоярусный (*A. proliferum* (Moench) Schrad. ex Willd.) – 11 образцов и 6 образцов дикорастущих луков (*A. senescens* L., *A. nutans* L., *A. hymenorrhizum* var. *dentatum* (J.M.Xu) – 2 образца, *A. angulosum* L., *A. lusitanicum* Lam.). Из 24 образцов луковых культур 22 имеют российское происхождение.

В коллекции *in vitro* отдела биотехнологии ВИР сохраняются преимущественно сорта отечественной селекции и видообразцы, собранные на территории России и стран СНГ. Образцы находятся на среднесрочном хранении в контролируемых условиях среды как дублирующий материал ценных образцов полевых коллекций ВИР и экспедиционных сборов.

Криокolleкция картофеля ВИР создана на основе оздоровленных и генотипированных с помощью ядерных SSR-маркеров местных сортов из *in vitro* коллекции ВИР с использованием «Droplet vitrification» метода, разработанного В. Panis для *in vitro* культур банана (Panis, 2008) и модифицированного в отделе биотехнологии ВИР (Shvachko N., Gavrilenko T., 2011). В качестве эксплантов для криоконсервации были использованы апикальные и пазушные почки микрорастений. На криохранение заложено 60 образцов картофеля. Из них *Solanum tuberosum* L. subsp. *andigenum* (Juz. et Buk.) Hawkes – 25; *S. tuberosum* L. subsp. *tuberosum* – 12; *S. phureja* Juz. et Buk. – 10; *S. stenotomum* subsp. *goniocalyx* (Juz. et Buk.) Hawkes – 5; *S. stenotomum* subsp. *stenotomum* (Juz. et Buk.) Hawkes – 4; *S. ajanhuiri* Juz. et Buk. – 2; селекционные сорта – 2.

Генотипирование. Для эффективной систематизации генофонда в коллекциях *in vitro* необходимо поддерживать материал, генотипированный с использованием различных систем ДНК-маркеров, например SSR, STS, CAPS и др. Наиболее изучена в этом плане коллекция сортов и образцов культурных и диких видов картофеля. Генотипирование этой коллекции проводилось с использованием монолокусных nSSR-маркеров из набора PGI (potato genetic identification) (Ghislain et al., 2009). Для выборки 185 сортов отечественной и зарубежной селекции изучили полиморфизм 14 nSSRs, при этом совокупный набор аллелей этих локусов

был индивидуален для каждого сорта, что позволило генотипировать все сорта выборки. Несколько расширенный набор – 19 микросателлитных локусов – из того же набора PGI был применен для генотипирования выборки образцов культурных и диких видов (Gavrilenko et al., 2010). Кроме ядерных микросателлитных маркеров, для генотипирования *in vitro* коллекции использовали STS- и CAPS-маркеры *R*-генов устойчивости к патогенам (Gebhardt et al., 2006; Milczarek et al., 2011). В результате выявлены образцы, имеющие следующие диагностические компоненты: RYSC 3₃₂₀ (маркер гена *Ry_{adg}* XI хромосомы, контролирующего устойчивость к YBK), GP122/EcoRV₄₀₆ (маркер гена *Ry_{sto}* XII хромосомы, контролирующего устойчивость к YBK), CP60/DdeI₃₅₀ (маркер гена *Rx1* XII хромосомы, контролирующего устойчивость к ХБК), NL25₁₄₀₀ (маркер гена *Sen1* XI хромосомы, контролирующего устойчивость к патотипу I рака картофеля) и TG689 (маркер гена *H1* V хромосомы, контролирующего устойчивость к нематоде).

Наряду с ядерными маркерами генотипирование коллекции сортов и видообразцов проводили с использованием маркеров локусов оргanelльных ДНК, в том числе 12 оригинальных пар праймеров, разработанных в отделе биотехнологии ВИР для амплификации ранее неизученных пластидных микросателлитных локусов (Antonova et al., 2011).

Важно подчеркнуть, что генотипирование образца проводится перед его вводом в культуру *in vitro*. Выделенные препараты ДНК полевых растений закладываются на длительное хранение при -70°C . Соответственно, через определенное время возможно генотипирование *in vitro* растений и сопоставление их молекулярных профилей с профилями исходных полевых аналогов.

Оздоровление. Освобождение растений от вирусов проводили в условиях *in vitro*, используя лишенные листьев микрочеренки. Применяли две схемы комплексной термо- и химиотерапии (А и В). В обеих схемах черенки помещали на безгормональную среду Мурасиге–Скуга, содержащую противовирусный препарат рибавирин в концентрации 30 мг/л, и подвергали материал воздействию повышенной температуры ($+35^{\circ}\text{C}$). Наиболее часто применявшаяся схема А включала три цикла термотерапии в сочетании с химиотерапией продолжительностью 4 нед. каждый, дополнительно растения выдерживают на среде с рибавирином в течение месяца при температуре $+26^{\circ}\text{C}$. Схему В использовали для образцов, сильно угнетавшихся при повышенных температурах и, следовательно, неспособных выдержать все три этапа термотерапии. В этом случае один из циклов комплексной терапии (сочетание повышенной температуры и рибавирина) был заменен на цикл только химиотерапии (растения выращивали в течение полутора месяцев на среде с рибавирином при $+26^{\circ}\text{C}$). После завершения процедуры оздоровления тестирование на наличие вирусов MBK, YBK, SBK, ВСЛК и ХБК у клоновых растений картофеля проводили методом ОТ-ПЦР с использованием праймеров, специфичных к различным участкам вирусных геномов (Singh, 1999; Nicot et al., 2005; Peiman, Xie, 2006; Xu et al., 2010).

Вышеизложенная схема была применена для оздоровления 99 микрорастений, относящихся к 90 образцам пяти культурных (*S. ajanhuiri*, *S. stenotomum*, *S. phureja*, *S. tuberosum* subsp. *andigenum* и *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*) и семи диких (*S. canasense* Hawkes, *S. gourlayi* Hawkes, *S. hondelmannii* Hawkes et Hjert., *S. leptophyes* Bitt., *S. sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk., *S. spagazzinii* Bitt., *S. vernei* Bitt. et Wittm.) видов картофеля из коллекции ВИР. По данным предварительно проведенного ELISA-теста, подавляющее большинство (66,7%) оздоравливаемых растений исходно содержало несколько вирусов в различных сочетаниях, а у 7,7% из них были одновременно выявлены четыре–пять вирусов. Наиболее распространенными оказались вирусы MBK (72,7% изученных растений), YBK (68,7%) и SBK (39,4%). У небольшого числа образцов (16,2 и 3,0%) присутствовали также ВСЛК и ХБК соответственно.

В оздоровленной выборке количество инфицированных растений снизилось в несколько раз. Наиболее эффективным (97,9%) оказалось освобождение микрорастений от вируса S. Остальные вирусы были элиминированы с частотой 50,0 % (ВСЛК), 51,1 % (МВК), 66,7% (ХВК) и 79,4% (УВК). Удалось получить 55 растений 54 образцов, полностью свободных от вирусов. Эффективность оздоровления при использовании двух различных методик оказалась сопоставимой. Оздоровленный от вирусных инфекций материал включен в программу по криоконсервации.

Список литературы

- Высоцкий В. А., Высоцкая О. Н. Культура *in vitro* для длительного хранения ценных генотипов // Матер. Мичуринских чтений. Мичуринск, 2002. С. 12–13.
- Вержук В. Г. и др. Разработка методов криосохранения генетических ресурсов растений плодовых и ягодных культур // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2009. Т. 166. С. 353–357.
- Гавриленко Т. А. и др. Стратегия долгосрочного хранения генофонда вегетативно размножаемых сельскохозяйственных растений в контролируемых условиях среды // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 164. С. 273–285.
- Дунаева С. Е. и др. Род *Rubus* L. (*Rosaceae*) в коллекции *in vitro* ВНИИР им. Н. И. Вавилова (ВИР) // Ген. ресурсы культ. раст. в XX в. II Вавиловская Междунар. конф. Тез. докл. СПб., 2007. С. 165–166.
- Дунаева С. Е. и др. Сохранение вегетативно размножаемых культур в *in vitro*- и криоколлекциях // Метод. указ. СПб.: ВИР, 2011. 64 с.
- Дунаева С. Е., Гавриленко Т. А. Коллекции *in vitro* плодовых и ягодных культур: стратегия создания и хранение // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 161. С. 10–19.
- Дунаева С. Е. и др. *In vitro* коллекция малин и ежевик и идентификация образцов по изоферментным спектрам // Аграрная Россия. 2005. № 2. С. 49–55.
- Молканова О. И. и др. Генетические банки растений: Проблемы формирования, сохранения и использования // Вестн. Удмур. ун-та. 2010. Вып. 3. С. 33–39.
- Плеханова М. Н., Петрова М. Н. Земляника. Районированные и перспективные сорта Северо-Запада России. СПб.: ВИР, 1999. 32 с.
- Семенова Л. Г. и др. Ежевика и малина в коллекции Майкопской опытной станции ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 164. С. 225–229.
- Филипенко Г. И. Развитие системы низкотемпературного хранения и криоконсервации генофонда растений в ВИР имени Н. И. Вавилова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 164. С. 263–272.
- Швачко Н. А. Генетическое разнообразие сортов картофеля из коллекции ВИР, выявленное SSR-анализом. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2012. 22 с.
- Antonova O. et al. Use of plastid SSRs for the characterization of cultivated potato phylogeny // XVIII Triennial Conference of the EAPR: July 24–29. 2011. Oulu (Finland). 2011. P. 65.
- Ashmore S. Status report on the development and application of *in vitro* techniques for the conservation and use of plant genetic resources // Intern. Plant Gen. Res. Institute. Rome, 1997. P. 67.
- Bonner F. T. Storage of seeds: potential and limitations for germplasm Conservation // Forest Ecol. and Management. 1990. V. 35. P. 35–43.
- Bunn E. et al. The contribution of *in vitro* technology and cryogenic storage to conservation of indigenous plants // Aust. J. Bot. 2007. V. 55. P. 345–355.
- Dumet D. et al. Cryobanking cassava germplasm at IITA // In: 1st Intern. Symp. on Cryopreservation in Horticult. Species. Leuven, Belgium, 2009. С. 37.
- Dussert S. et al. Variability in storage response within a coffee (*Coffea* spp.) core collection under slow growth conditions // Plant Cell Rep. 1997. V. 16. P. 344–348.

- Engelmann F.* *In vitro* conservation methods // In: Ford-Lloyd B. V. Newbury J. H.; Callow J. A. (eds) Biotechnology and plant genetic resources: conservation and use. 1997. CABI. Wallingford. P. 119–162.
- Engelmann F.* Use of biotechnologies for the conservation of plant biodiversity // *In Vitro Cell. Dev. Biol.* 2011. V. 47. P. 5–16.
- Faltus M.* et al. Progress in the Czech hop germplasm cryoconservation // In: 1st Intern. Symp. on Cryopreservation in Horticult. Species. Leuven, Belgium, 2009. C. 81.
- Faltus M. J.* et al. Conservation of potato germplasm // In: 1st Intern. Symp. on Cryopreservation in Horticult. Species. Leuven, Belgium, 2009. C. 82.
- Forsline P.* et al. Development of base and active collections of *Mahus* germplasm with cryopreserved dormant buds // *Acta Hort.* 1999. V. 484. P. 75–78.
- Frison E. A., Serwinski J.* (eds) Directory of European Institutions Holding Crop Genetic Resources Collections. 1995. IPGRI.
- Fukui K.* et al. Cryopreservation of mulberry winter buds in Japan // In: 1st Intern. Symp. on Cryopreservation in Horticult. Species. Leuven, Belgium, 2009. C. 83.
- Gavrilenko T.* et al. A microsatellite and morphological assessment of the Russian National cultivated potato collection // *Gen. Res. Crop Evol.* 2010. V. 57. P. 1151–1164.
- Gebhardt C.* et al. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato // *Theor. Appl. Gen.* 2006. V. 112. P. 1458–1464.
- Ghislain M.* et al. Robust and highly informative microsatellite-based genetic identity kit for potato // *Mol. Breed.* 2009. V. 23. P. 377–388.
- Golmirzaie A. M., Panta A.* Advances in potato cryopreservation at CIP // *Cryopreservation of tropical plant germplasm. Current research progress and application.* (F. Engelmann and Hiroko Takag eds.) 2000.
- Golmirzaie A. M., Panta A.* Tissue culture methods and approaches for conservation of root and tuber crops // In: Conservation of plant genetic resources in vitro. V.1: General aspects. (Razdan V.K., E.C. Cocking eds.). Science Publishers. Inc. USA. 1997. P. 123–152.
- Gupta S., Reed M. B.* Cryopreservation of shoot tips of blackberry and raspberry by encapsulation-dehydration and vitrification // *Cryoletters.* 2006. V. 27 (1). P. 29–42.
- IBGRI/CIAT 1994.* Establishment and operation of a pilot in vitro active genebank// Report of a CIAT–IBGRI Collaborative Project using Cassava (*Manihot esculenta* Grantz) as a model. A Joint Publication of IPGRI, Rome. And CIAT, Gali, Colombia.
- Jeffries C. J.* (ed.). FAO/IPGRI Technical guidelines for the safe movement of potato germplasm. Food and agriculture organization of the United Nation. Rome, 1998. 177 p.
- Kaczmarczyk A.* et al. Potato shoot tip cryopreservation. A Review // *Potato Research.* 2011. V. 54. P. 45–79.
- Kim H. H.* et al. Cryopreservation of garlic germplasm collections using the droplet-vitrification technique//In: 1-st Intern. Symp. on Cryopreservation in Horticult. Species. Leuven, Belgium, 2009. C. 39.
- Lamoureux D.* et al. Investigation of genetic diversity in Russian collections of raspberry and blue honeysuckle // *Plant Gen. Res.* 2011. V. 9 (2). P. 202–205.
- Milczarek D.* et al. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* ssp // *Am. J. Pot. Res.* 2011. V. 88. P. 245–255.
- Nicot N.* et al. Housekeeping gene selection for real-time RT-PCR normalization in potato during biotic and abiotic stress // *Journ. of Exp. Bot.* 2005. V. 56. P. 2907.
- Panis B.* Cryopreservation of monocots // In Reed B. M. ed. Plant cryopreservation. A practical guide. 2008. P. 241–280.
- Peiman M., Xie C.* Sensitive detection of potato viruses PVX, PLRV and PVS by RT-PCR in potato leaf and tuber // *Austral. Plant Disease Notes.* 2006. V. 1. P. 41–46.
- Penke V. C.* et al. (eds) // *In vitro* collection techniques for germplasm conservation. 2002. IPGRI. 100 p.
- Reed.* Implementing cryopreservation for long-term germplasm preservation in vegetatively propagated species // In : L. E Towill, Y. P. S. Bajaj (eds) Biotechnology of agriculture and forestry. Cryopreservation of Plant Germplasm. II. 2002. V. 50. P. 22–33.
- Reed B. M.* et al. Cryopreservation: An *in vitro* method for conserving *Ribes* germplasm in international gene banks // In: Cryopreservation of Tropical Germplasm. Current research progress and application

- Engelmann F. and Takagi H. (eds). Japan International Research Center for Agricultural Sciences and International Plant Genetic Resources Institute. Rome, Italy, 2000. P. 470–473.
- Reed B. M., Chang Y. Medium-and long-term storage of *In Vitro* cultures of temperate fruit and nut crops // In: Conservation of plant genetic resources in vitro. V. 1: General Aspects. (M. K. Razdan, E. C. Cocking eds). Science Publishers, Inc. U. S. A. 1997. P. 67–105.
- Reed M. B. et al. Evaluation and modified encapsulation-dehydration procedure incorporating sucrose pre-treatments for the cryopreservation of *Ribes* germplasm // *In Vitro Cell. Dev. Biol.* 2005. V. 41. P. 431–436.
- Shvachko N., Gavrilenko T. Cryopreservation of potato landraces using droplet-vitrification method // In Grapin A., Keller J., Lynch P., Panis B., Revilla A., Engelmann F. eds. Proc. COST Action 871 Cryopreservation of crop species in Europe Final meeting, Angers, 8–11 Feb. 2011. OPOCE. Luxembourg (in press).
- Singh R. P. Development of the molecular methods for potato virus and viroid detection and prevention // *Genome*. 1999. V. 42. P. 592–604.
- Tay D. et al. The Potato Cryo-Bank at the International Potato Center // In: 1st Intern. Symp. on Cryopreservation in Horticult. Species. Leuven, Belgium, 2009. C. 38.
- Wang Q. C. et al. Combined thermotherapy and cryotherapy for efficient virus eradication: relation of virus distribution, subcellular changes, cell survival and viral RNA degradation in shoot tips // *Mol. plant pathology*. 2008. V. 9 (2). P. 237–250.
- Wang Q. C. et al. Cryotherapy of potato shoot tips for efficient elimination of Potato leaf roll virus (PLRV) and Potato virus Y (PVY) // *Potato Res.* 2006. V. 49. P. 119–129.
- Xu H. et al. Gemomic variability in Potato virus M and the development of RT-PCR and RFLP procedures for the detection of virus in seed potatoes // *Virol. J.* 2010. V. 7. P. 25.
- Zanke C. D. et al. Cryopreservation of vegetative garlic for the establishment of a European Core collection // In: 1st Intern. Symp. on Cryopreservation in Horticult. Species. Leuven, Belgium, 2009. C. 134.
- <http://www.ars-grin.gov/ars/PacWest/Corvallis/ncgr>.
- <http://www.ipk-atersleben.de/Internet/Forschung/Genbank/InvitroErhaltung>.
- Panis B. 2010. http://www.biw.kuleuven.be/DTP/TRO/_data/plantphysiology.htm.

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ *IN VIVO* И *IN VITRO* ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ *HORDEUM L.*

В.Е. Чернов, Г.И. Пендинен

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

Резюме

В представленной статье обобщен 25-летний опыт работы с дикорастущими видами *Hordeum*, приведены рекомендации для поддержания жизнеспособной рабочей коллекции дикорастущих видов методами *in vivo* и *in vitro* с учетом биологических особенностей разных видов. Отработаны методы культивирования коллекции дикорастущих видов *Hordeum* в экспериментальных условиях. Проведена оценка показателей почвенных условий в естественных ареалах обитания изучаемых дикорастущих видов. Предложены оптимальные методы работы с культурой тканей дикорастущих видов ячменя для микроклонального размножения. Приведены результаты оценки сохранения жизнеспособности семян ряда дикорастущих видов при их хранении.

Ключевые слова: ячмень, род *Hordeum*, дикорастущие виды, культивирование *in vivo* и *in vitro*.

WILD *HORDEUM L.* SPECIES: CULTIVATION *IN VIVO* AND *IN VITRO*

V.E. Chernov, G.I. Pendinen

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

Summary

In this paper 25 years experience of cultivation for wild species *Hordeum* was generalized. Recommendations for maintaining a viable working collection of wild species *in vivo* and *in vitro* taking into account the biological characteristics of different species are adduced. The methods for cultivation of wild *Hordeum* species were selected. The estimation of parameters of soil conditions in the natural habitats of wild species was carried out. Optimal methods for working with tissue culture of wild species of barley for micropropagation were proposed. The results for estimation of the viability of seeds of same wild species in their storage were presented.

Key words: barley, genus *Hordeum*, wild species, *in vivo* and *in vitro* cultivation.

Культурный ячмень *Hordeum vulgare L.*, является древнейшей зерновой культурой возделываемой человеком (Гончаров, Глушков, Шумный, 2007). Ячмень как сельскохозяйственная зерновая культура представляет значительный интерес при культивировании в условиях современных глобальных изменений климата, экономики и социального устройства. Растения культурного ячменя современной селекции довольно выносливы к ряду неблагоприятных воздействий окружающей среды: высоким температурам почвы и воздуха, более успешно выдерживают воздушную и почвенную засуху, чем другие злаки, обладают высокой скороспелостью, зерно ячменя отличается относительно высоким содержанием лизина, что обуславливает его ценность как пищевого и кормового продукта (Рыбалка и др., 2009). Несмотря на то, что валовое производство ячменя занимает 3-е место по объемам среди зерновых культур, ячмень как сельскохозяйственная культура нуждается в значительном генетическом и селекционном улучшении. Озимые разновидности ячменя незимостойки из-за относительно низкой морозостойкости (Трофимовская, 1972). Ячмень как сельскохозяйственная культура неприхотлив к почвенным условиям возделывания, но чувствителен к ак-

тивной и обменной кислотности почвы на фоне свободных ионов алюминия (Амосова, Сынзыныс, 2005). Растения ячменя менее устойчивы к воздействию фитопатогенной микрофлоры, чем пшеница и некоторые другие злаки (Трофимовская, 1972). Все это связано со снижением биологического разнообразия основных сельскохозяйственных культур в целом и культурного ячменя в частности. Один из путей расширения биологического разнообразия ячменя – использование генетического потенциала дикорастущих видов рода *Hordeum*. В связи с этим создание, поддержание и изучение коллекции дикорастущих видов рода являются важными, ключевыми, задачами.

Род *Hordeum* L. относится к трибе *Triticeae* Dum. сем. злаков *Poaceae* (Цвелев, 1976). Современная классификация рода *Hordeum* разработана Р. Ботмером с соавторами (Bothmer, Jacobsen, 1985; Bothmer et al., 1991; Jacobsen, Bothmer, 1992). При объединении видов в секции авторы наряду с морфологическими характеристиками используют результаты анализа конъюгации хромосом в мейозе межвидовых гибридов (Bothmer, Flink, Landström, 1986, 1987, 1988a, b, 1989; Bothmer, Flink, Landström, Thomas, 1989). Род *Hordeum*, согласно классификации Р. Ботмера с соавторами, включает 4 секции: *Hordeum*, *Anisolepis*, *Critesion*, *Stenostachys* (Bothmer, Jacobsen, 1985; Bothmer, Jacobsen, Baden et al., 1991).

Основываясь на результатах анализа конъюгации хромосом в мейозе гибридов между диплоидными видами ячменя, Р. Ботмер с соавторами идентифицировали 4 базовых генома: геном I – у *H. vulgare* и *H. bulbosum*, геном X – у *H. marinum*, геном Y – у *H. murinum*, геном H и гомеологичные ему геномы – у остальных азиатских диплоидов, а также у всех диплоидных видов Северной и Южной Америки (Bothmer, Flink, Landström, 1986).

Среди представителей рода *Hordeum* встречаются виды с однолетним (*H. vulgare*, *H. murinum*, *H. marinum*) и многолетним (*H. bulbosum*, *H. jubatum*, *H. chilense*, *H. secalinum* и др.) образом жизни. Часть видов самонесовместимые перекрестноопыляемые формы (*H. bulbosum*, *H. brevisubulatum*), большинство видов самосовместимы с преобладанием самоопыления (*H. marinum*, *H. murinum*, *H. patagonicum* и др.). Различные образцы видов характеризуются озимым или яровым типом развития. Для ряда видов существует проблема всхожести семян, полученных при культивировании растений в условиях, отличающихся от естественных для ареалов их произрастания. Эти особенности необходимо учитывать при поддержании и размножении коллекции дикорастущих видов ячменя. Для видов и образцов с различными биологическими особенностями стратегия сохранения в коллекции должна различаться и включать методы культивирования *in vivo* и *in vitro*. Для эффективного изучения биологических особенностей дикорастущих ячменей необходимо их стабильное культивирование в различных условиях проводимых экспериментов. Как правило, цель культивирования дикорастущих ячменей ограничивается размножением семенного материала для получения новых семенных репродукций. Однако для проведения репрезентативных физиологических, генетических экспериментов, а также морфометрических измерений необходимо культивирование относительно большого числа растений из природного сбора, в связи с чем необходимы изучение и оптимизация параметров культивирования видов рода *Hordeum* в контролируемых искусственных условиях. Многолетние изучения проводили с целью определения оптимальных методов и условий культивирования дикорастущих видов ячменя в полевых условиях, в почвенной культуре, в условиях лабораторного эксперимента *in vivo* и *in vitro*. Как показали наши многолетние эксперименты, не для всех дикорастущих видов пригодны традиционные методы культивирования в условиях экспериментального поля. Наиболее значительные трудности для полевого посева и получения интактных растений для проведения лабораторных экспериментов связаны с мелкосемянностью большинства видов, низкой всхожестью семян, низкой энергией прорастания, относительно быстрой потерей всхожести при хранении. Значительной проблемой для воспроизводимого размножения является ломкость колоса, которая служит приспособлением, связанным с расселением растений. Часто этот признак не позволяет собирать семена в стадии оптимальной зрелости. В

представленной статье, которая обобщила 25-летний опыт работы с дикорастущими видами *Hordeum*, приведены рекомендации для поддержания жизнеспособной рабочей коллекции дикорастущих видов с использованием методов *in vivo* и *in vitro*.

В исследованиях использовали образцы дикорастущих видов рода *Hordeum*, полученные из коллекции ВИР, коллекции отдела селекции и генетики растений Шведского аграрного университета (г. Свалов, Швеция), собранные в ходе экспедиционных обследований на территории Азербайджана (1984), Российско-Японской экспедиции 1994 г. (сбор А. Н. Афолина), ряд образцов собран авторами в ходе частных поездок (табл. 1–9).

Полевые эксперименты по культивированию дикорастущих видов проводились на поле ВИР (г. Пушкин) в 1988–2012 гг. Культивирование в вегетационных сосудах с почвой проводили на физиологической площадке и в пристенной теплице лаборатории биотехнологии ВИР при естественном фотопериоде, в условиях неконтролируемой температуры, при регулярном ежедневном поливе. Активную кислотность почвы учитывали с использованием иономера ЭВ-74 по общепринятой методике (Чернов, 1966).

Мелкосемянность дикорастущих видов, а также тонкая моноклеточная оболочка семян способствуют большей уязвимости семян дикорастущих видов по сравнению с культурным ячменем в почвенных условиях, не соответствующих почвенным условиям естественного ареала обитания (Гудкова, 1974). Депрессия и вытеснение чужеродного вида в полевых условиях Северо-Западного региона происходят несколькими путями. Относительно низкие температуры в мае–июне задерживают интенсивное развитие проростков, что способствует поражению развивающихся растений почвенной сапрофитной и фитопатогеной микрофлорой. Автохтонные сорнополевые растения, развиваясь быстрее культивируемых видов *Hordeum*, более интенсивно поглощают элементы питания из почвы, создают им значительную конкуренцию. Другим типом воздействия является аллелопатическое угнетающее действие корневых выделений автохтонных растений, также замедляющее рост и развитие культивируемых образцов. Все образцы, относящиеся к секции *Hordeum*, такие как *H. spontaneum*, *H. murinum*, имеют довольно высокую энергию прорастания. Энергия прорастания у видов, относящихся к другим секциям, значительно ниже, прорастание отдельных зерновок происходит недружно, растянуто во времени даже в оптимальных, контролируемых условиях, при оптимальном увлажнении. Исключение составляют вид *H. bulbosum*, относящийся к секции *Hordeum*, с низкой энергией прорастания, и вид *H. marinum* из секции *Stenostachys*, с высокой энергией прорастания. Следует обратить внимание также на быструю потерю всхожести при хранении дикорастущих видов без специального охлаждения, при комнатной температуре и неконтролируемой влажности. По сравнению с сортами культурного ячменя дикорастущие виды теряют всхожесть очень быстро. Предполагалось, что значительное влияние на всхожесть семян, рост и развитие растений дикорастущих видов может оказывать кислотность почвы. В процессе работы нами были изучены показатели активной кислотности почвы в различных регионах естественного произрастания дикорастущих видов *Hordeum* в сравнении с местом постоянного искусственного культивирования. Результаты приведены в таблице 1. Из результатов таблицы следует, что природные почвенные условия, в частности кислотность почвы, довольно стабильны в ряде географически сильно удаленных друг от друга районов обитания дикорастущих видов ячменя. Более того, установлено, что культивирование дикорастущих видов на искусственном торфосодержащем субстрате в климатической камере, при поливе раствором Хогланда с рН = 4,6, не производит каких-либо летальных изменений у растений ряда образцов дикорастущих видов, таких как *H. vulgare*, *H. spontaneum*, *H. bulbosum*, *H. procerum*, *H. murinum*, *H. secalinum*.

Таким образом, кислотность почвы не является лимитирующим фактором для выращивания изученных дикорастущих видов.

Таблица 1. Значения рН почвы в местах естественного произрастания различных видов *Hordeum*

Географический регион	Координаты отбора пробы	Показатель рН почвы	Вид <i>Hordeum</i>	Примечания
Россия, Пушкин, поле ВИР	59°42'36''N 30°25'45''E	6,83±0,103	Все виды <i>Hordeum</i>	Переувлажнение при созревании
Россия, Краснодарский край, поле ВНИИМК	45°01' N 38°37' E	7,24±0,122	<i>H. murinum</i> <i>H. marinum</i>	Сухой сезон при созревании
Россия, Краснодарский край, Сочи	43°26'07''N 39°54'37''E	7,28±0,006	<i>H. murinum</i> <i>H. marinum</i>	Приморский климат
Россия, Дербент, Дагестанская ОС ВИР	41°59'87''N 48°18'41''E	7,74±0,022	<i>H. bulbosum</i> <i>H. murinum</i>	Континентальный
Россия, Красноярский край, поле КрНИИСХ	56°04'21''N 92°40'08''E	7,23±0,151	<i>H. jubatum</i>	Резко континентальный климат
Иран, Карадж, поле	35°49'33''N 51°01'30''E	7,42±0,033	<i>H. murinum</i> <i>H. bulbosum</i>	Горный сухой климат
Туркменистан	–	7,68±0,146	<i>H. murinum</i>	–
США, Висконсин, Мэдисон, берег оз. Мендота	43°04'51''N 89°25'34''W	7,53±0,0813	<i>H. jubatum</i>	Умеренный влажный климат,
Германия, Заниц	54°04'32''N 12°22'32''E	6,94±0,036	<i>H. murinum</i>	Умеренный климат
Германия, Гросс-Люзевиц	54°04'23''N 12°20'24''E	6,32±0,002	<i>H. murinum</i>	Умеренный климат
Германия, Вюстро	54°20'53''N 12°23'48''E	7,28±0,033	<i>H. murinum</i>	Приморский климат

Более эффективным, чем культивирование дикорастущих ячменей в полевых условиях, является выращивание их в вегетационных сосудах при сочетании выращивания в теплице с культивированием на вегетационной площадке. При многолетних исследованиях установлено, что практически все виды *Hordeum* успешно культивировались в условиях закрытого грунта. Для культивирования растений *in vivo* использовали сосуды объемом 5 л с почвенной смесью из естественного грунта, торфа, песка в соотношении 3:1:1. В каждый сосуд высаживали по 5 растений. Культивирование образцов дикорастущих видов в вегетационных сосудах в теплице и на вегетационной площадке позволяет эффективно поддерживать как многолетние формы в виде клонов, так и контролируемо собирать урожай однолетних образцов. Растения в таких условиях могут хорошо куститься и выколашиваться в течение длительного времени, хорошо переносят пересадку на всех этапах онтогенеза, нетребовательны к условиям минерального питания. Культивирование в вегетационных сосудах позволяет с высокой разрешающей способностью размножать и поддерживать отдельные виды *Hordeum* как для получения семенного поколения, так и для поддержания образцов в виде клонов. Ниже представлены результаты сохранения всхожести семян в зависимости от времени репродукции, а также возможностей сохранения образцов в виде клонов на примере некоторых дикорастущих видов *Hordeum*.

Поддержание рабочей коллекции дикорастущих видов секции *Hordeum*

Ячмень луковичный *H. bulbosum*. В настоящее время ячмень луковичный является востребованным в селекции культурного ячменя как гаплопродьюсер (диплоидный цитотип), кроме того, этот вид используют для получения интрогрессивных форм *H. vulgare* при межвидовых скрещиваниях (главным образом тетраплоидный цитотип) (Лукиянюк, Игнатова,

1984; Ho, Jones, 1980; Lange, 1971; Bennett et al., 1976; Pickering et al., 2000; Jonson, Pickering, 2002, Ruge-Wehling et al., 2006; Gernand et al., 2006; Scholz et al., 2009).

Таблица 2. Рабочая коллекция многолетних клонов *H. bulbosum*

№ п/п	Вид, цитотип	Рабочий номер	Происхождение	Возраст клонов на 2012 г. (годы)
1	<i>H. bulbosum</i> (2x)	Одесский 28	ВСГИ, Одесса (клоновый материал)	>25
2	<i>H. bulbosum</i> (4x)	W4 клон 1	Семена из коллекции ВИР	23
3	»	W4 клон 2	»	23
4	»	W4 клон 3	»	23
5	»	Ир 1	Иран	12
6	»	Az 1	Азербайджан (экспедиц. сбор)	8
7	»	ЭН 91	Дагестан (экспедиц. сбор)	8
8	»	D1, клон 1	Дербент (сборы в природе)	8
9	»	D1, клон 2	»	8
10	»	D1, клон 3	»	8
11	»	D1, клон 4	»	8

Ячмень луковичный *H. bulbosum* (2x, 4x) – вид с многолетним образом жизни. Для растений этого вида характерно наличие системы самонесовместимости и перекрестное опыление. Этот вид в рабочих коллекциях удобно сохранять в виде клонов, охарактеризованных по ряду признаков, один из которых совместимость при межвидовых и межродовых скрещиваниях. Многолетние клоны ячменя луковичного в условиях Санкт-Петербурга (Пушкин) успешно поддерживаются в вегетационных сосудах в естественных условиях в период с апреля по октябрь, в осенне-зимний период – в теплице с температурой от +10°C до –3°C (табл. 2). При зимовке в таких условиях растения яровизируются и выколашиваются в весенне-летний период. Образцы пересаживают в свежую почву с периодичностью раз в 4–5 лет. В нашей коллекции поддерживается 11 клонов.

Ячмень мышиный *Hordeum murinum*. Все подвиды и цитотипы ячменя мышиного – однолетние самосовместимые формы. Поэтому, в отличие от ячменя луковичного, рабочая коллекция этого вида поддерживается при периодическом пересеве с изолированием колосьев во избежание переопыления другими образцами вида.

Образцы этого вида довольно долго сохраняют высокую всхожесть семян. Оригинальные образцы, собранные в различных районах Северного Кавказа в природе, сохраняют всхожесть семян, близкую к исходной при хранении при комнатной температуре в течение 8–9 лет после сбора (табл. 3). После пересева в условиях Пушкина эти образцы через год после сбора имеют всхожесть, близкую к 100 %. Подобные результаты получены для образцов, собранных в Азербайджане: после хранения в колосьях семян оригинальных образцов в течение 9 лет при комнатной температуре их жизнеспособность приближалась к 100%. Семена, полученные при высевах образцов в условиях Пушкина, имеют всхожесть, близкую к 100 %. Однако у репродуцированных в полевых условиях образцов всхожесть семян падает быстрее, что, вероятно, связано с отличными от природных условиями произрастания (табл. 1).

Таким образом, семенное воспроизводство и размножение образцов серии *Murina Nevskii* в условиях опытного поля, отличающихся от природных ареалов их распространения, не представляет проблемы при своевременном пересеве. Следует отметить, что все подвиды и цитотипы *H. murinum* имеют ломкий колос, поэтому сбор созревших семян нужно проводить своевременно. Лучшие результаты дает культивирование растений этих

видов в вегетационных сосудах. В этом случае растения легче изолировать, семенной материал собирается более эффективно.

Таблица 3. Жизнеспособность семян образцов *H. maritimum* различного срока хранения и условий репродукции

Изученные образцы	Место репродукции	Год сбора/репродукции	Год пересева	Длительность хранения семян, годы	Всхожесть, %
Северный Кавказ: и-0135359, и-0135361, и-0135362, и-0135363, и-0135364, и-0135365, и-0135366, и-0135367, и-0135368, и-0135369, и-0135373, и-0135377, и-0135379, и-0135361, и-0135381, и-0135383, и-0135388, и-0135390, и-0135391, и-0135392, и-0135395, и-0135396, и-0135397, и-0135398, и-0135399	Сбор в природе	1994	1995	1	97,1–100,0
			2003	9	66,7–100,0
			2005	11	25,0–89,7
			2012	18	0–6,3
	Пушкин	2003	2012	9	26,1–81,8
		2005	2012	7	28,0–92,9
Азербайджан: и-0118919, и-0118916, и-0118917, и-0118918	Сбор в природе	1985	1994	9	70,0–100,0

Поддержание рабочей коллекции дикорастущих видов секции *Stenostachys*

Среди видов этой секции встречаются однолетние: *H. maritimum*, *H. depressum*; большинство видов этой серии имеют многолетний образ жизни.

Ячмень морской *H. maritimum*. Все подвиды и цитотипы ячменя морского – однолетние самосовместимые формы. Рабочая коллекция этого вида поддерживается при периодическом пересеве с изолированием колосьев во избежание переопыления другими образцами вида.

Экспедиционные образцы этого вида, собранные в природе, сохраняют высокую жизнеспособность семян (до 9 лет) (табл. 4). Семена, собранные при высеве растений в условиях опытного поля (Пушкин) после 1–3 лет хранения имеют всхожесть семян на уровне 80–90% (табл. 5), что дает возможность успешно репродуцировать образцы этого вида в рабочей коллекции.

Растения образцов серии *Marina* в эксперименте лучше культивировать в сосудах или ящиках, поскольку эти растения низкорослые, с низкой степенью эректоидности.

Таблица 4. Сохранение жизнеспособности семян *H. maritimum*, собранных в природных условиях

Изученные образцы	Место репродукции	Год сбора/репродукции	Год пересева	Длительность хранения семян, годы	Всхожесть, %
и-0118921, и-0118922, и-0118923, и-0118920, эксп. обр. Мучаш	Сбор в природе, Азербайджан	1985	1994	9	92–98
		1985	1999	14	0
и-0135371, и-0135382	Сбор на территории Краснодарского края	1995	1996	1	90,7; 96,8
		1995	2003	9	50,0; 60,0

Таблица 5. Сохранение жизнеспособности семян *H. marinum*, репродуцированных в полевых условиях (Пушкин)

Образец	Год сбора/ ре-продукции	Год пере-сева	Длительность хранения се-мян, годы	Всхожесть, %
и-0118920	1996	1999	3	92,3
	1988	1995	7	100,0
	1996	2005	9	25,0
	1995	2009	14	0
W436	2009	2010	1	96,0
	1988	1995	7	92,0
	1995	2009	14	45,0
W117	2009	2010	1	94,7
	1992	1994	2	93,9
	2006	2009	3	91,7
H299	2009	2010	1	93,1
	2009	2012	3	80,0
	2005	2010	5	80,0

Многолетние виды секции *Stenostachys*. Для изученных образцов многолетних видов секции *Stenostachys*, культивируемых как в условиях экспериментального поля, так и в вегетационных сосудах, отмечена низкая семенная продуктивность. Созревшие колосья имеют невысокую озерненность. Жизнеспособность полученных семян у этих видов зависит от года репродукции (табл. 6). Для некоторых репродукций всхожесть семян с коротким сроком хранения (1 год) равна нулю. Возможно, эта особенность связана с условиями выращивания, когда виды культивируются в условиях, отличающихся от природных. Поэтому многолетние виды нужно культивировать в виде клонов в течение ряда лет, отбирая наиболее жизнеспособные репродукции семян, пригодные для хранения.

Таблица 6. Жизнеспособность семян многолетних дикорастущих видов секции *Stenostachys*

Образец	Место репро-дукции	Год репро-дукции	Год пере-сева	Период хранения семян, годы	Число семян	Число про-росших семян	Всхожесть, %
<i>H. erectifolium</i> H1150	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	4	80,0
	Пушкин	1992	1995	3	4	0	0
		1990	1995	5	16	3	18,8
		1999	2006	7	17	0	0
<i>H. patagonicum</i> H1468	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	1	20,0
	Пушкин	1991	1995	4	28	9	32,1
		1990	1995	5	25	2	8,0
<i>H. cordobense</i> H1702	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	4	80,0
	Пушкин	1992	1995	3	23	14	60,9
		1990	1995	5	43	19	44,2

Образец	Место репродукции	Год репродукции	Год посева	Период хранения семян, годы	Число семян	Число проросших семян	Всхожесть, %
<i>H. parodii</i> Н1269	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	5	100,0
	Пушкин	1990	1995	5	37	35	94,6
	»	1993	1995	2	20	5	25,0
<i>H. patagonicum</i> Н1359	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	4	80,0
	Пушкин	1990	1995	5	31	19	61,3
	»	1995	1996	1	30	0	0
<i>H. patagonicum</i> Н1240	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	5	100,0
	Пушкин	1990	1995	5	42	27	64,3
	»	1995	1996	1	30	0	0
<i>H. parodii</i> Н1447	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	6	4	66,6
	Пушкин	2009	2010	1	16	0	0
<i>H. capense</i> Н334	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	15	8	53,3
	Пушкин	2005	2009	4	16	9	56,3
		2009	2010	1	32	0	0

Виды секции *Anisolepis*

Среди видов этой секции 2 вида: *H. euclaston* и *H. pusillum* – имеют однолетний образ жизни, для остальных видов характерен многолетний образ жизни. Для всех изученных образцов характерна высокая озерненность колоса при самоопылении. Однако жизнеспособность семян у этих видов, так же как у многолетних видов секции *Stenostachys*, зависит от года репродукции (табл. 7).

Таблица 7. Жизнеспособность семян видов секции *Anisolepis*

Образец	Место репродукции	Год репродукции	Год посева	Период хранения семян, годы	Число семян	Число проросших семян	Всхожесть, %
<i>H. euclaston</i> Н1177	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	1	20,0
	Пушкин	1991	1995	4	30	28	93,3
<i>H. pusillum</i> Н1906	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	5	100,0
	Пушкин	1992	1995	3	13	11	84,6
		1990	1995	5	42	42	100,0

Образец	Место репродукции	Год репродукции	Год посева	Период хранения семян, годы	Число семян	Число проросших семян	Всхожесть, %
<i>H. cordobense</i> H1702	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	5	4	80,0
	Пушкин	1992	1995	3	23	14	60,9
		1990	1995	5	43	19	44,2
<i>H. flexuosum</i> H1116, H1110, H1112	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	16	11	60,0–81,3
	Пушкин	1990	1995	5	86	30	25,0–48,1
		1995	1997	2	90	0	0
<i>H. intercedens</i> H1940	Получен из Nordic Gene Bank, 1990	–	1990	–	8	7	87,5
	Пушкин	1990	1995	5	42	42	100,0
<i>H. muticum</i> H958; H1784	Пушкин	1990	1995	5	49	11	18,7–24,2
		1995	1997	2	30	0	0
<i>H. stenostachys</i> H1108	»	1991	1995	4	30	27	90,0
		2000	2005	5	17	0	0
		1999	2006	7	25	0	0
<i>H. chilense</i> PI 283378	»	1994	1995	1	38	32	84,2
		2009	2012	3	35	29	82,9
		1995	1998	3	30	0	0

Виды секции *Critesion*

Все виды этой секции ведут многолетний образ жизни. Большинство изученных образцов, за исключением *H. pubiflorum* и *H. lechlery*, имеют практически полную озерненность колоса. Семена обычно нормально выполнены. Но, несмотря на это, не все семенные репродукции имеют нормальную всхожесть (табл. 8). Вероятно, жизнеспособность семян зависит от условий репродукции. Семена видов этой секции теряют всхожесть в течение 5–6 лет хранения при комнатной температуре. Растения видов этой секции могут культивироваться в виде клонов более 10 лет.

Таблица 8. Жизнеспособность семян видов секции *Critesion*

Образец	Место репродукции	Год репродукции	Год посева	Период хранения семян, годы	Число семян	Число проросших семян	Всхожесть, %
<i>H. pubiflorum</i>	Пушкин	1987	1995	8	26	0	0
		1992	1995	3	34	20*	58,8
		1993	1995	2	28	1	3,6
		2009	2010	1	22	2	9,1
<i>H. arizonicum</i> H2313	»	1996	1998	2	15	0	0
		1990	1995	5	34	4	11,8
		1997	2004	7	22	0	0
<i>H. procerum</i> W356	»	2009	2010	1	26	0	0
		2006	2009	3	15	6	40,0
		2011	2012	1	40	37	92,5

Образец	Место репродукции	Год репродукции	Год посева	Период хранения семян, годы	Число семян	Число проросших семян	Всхожесть, %
<i>H. lechlery</i> H1496	»	1990	1995	5	34	23	67,6
		2009	2010	1	21	0	0
<i>H. jubatum</i> Madison	Сбор в природе (Медисон, США)	2008	2010	2	20	20	100,0

* Семена проросли после экспозиции в условиях низкой положительной температуры (+4°C) в течение двух недель.

Растения многолетних видов секций *Stenostachys*, *Critesion*, *Anisolepis* могут культивироваться в сосудах более 10 лет. Рабочую коллекцию этих видов, используемую в исследованиях, целесообразно поддерживать в виде клонов, собирать различные репродукции семян, отбирать из них наиболее всхожие, закладывать их на хранение или использовать для очередного посева. Растения, культивируемые в таких условиях, имеют нормальную пыльцу и могут использоваться в скрещиваниях.

Использование методов культивирования *in vitro* для поддержания дикорастущих видов *Hordeum*

При культивировании ряда дикорастущих видов ячменя часто возникает проблема с семенным размножением из-за низкой всхожести и длительного процесса прорастания. Низкая энергия прорастания ряда дикорастущих видов *Hordeum* и неконтролируемая всхожесть этих видов заставляют искать способы повышения эффективности их размножения. Методы культуры тканей позволяют повысить эффективность размножения видов с невыполненностью и низкой всхожестью семян. При этом даже при малых выборках эксплантированных семян удается получить жизнеспособные проростки. Кроме того, образцы дикорастущих видов представляют собой популяции с высокой степенью гетерозиготности, и только вегетативное размножение в ряде случаев позволяет сохранить морфологическую, физиологическую и генетическую однородность исследуемого материала. Культуру *in vitro* дикорастущих ячменей применяли в нескольких направлениях с использованием разных эксплантов: для проращивания зерновок, эмбриокультуру незрелых зародышей, для получения проростков и каллусов с последующей регенерацией, использовали молодые соцветия для микроклонирования дикорастущих видов, неэффективно размножающихся другими способами. Экспозиция семян дикорастущих видов на плотной питательной среде может быть намного дольше и эффективнее, чем проращивание семян в чашках Петри традиционным способом.

Эффективность использования разных сред была исследована ранее (Чернов, Пендинен, 2011) и показано, что оптимальной питательной средой для культивирования всех типов эксплантов является среда N6 (Chu et al., 1975). Различные типы эксплантов для размножения разных видов имели неодинаковую эффективность, которая зависела от вида и стадии развития растения. Для индукции прорастания семян у видов с низкой энергией прорастания семена эксплантировали на безгормональную среду N6. Культивирование *in vitro* органов и тканей растений дикорастущих видов *Hordeum* осуществляли в стеклянных культуральных пробирках на плотной питательной среде N6. Для индукции каллусогенеза в среду вносили 2 мг/л 2,4-Д, для органогенеза – 1 мг/л кинетина. Зрелые зерновки подвергали жесткой сте-

рилизации диоксидом или 20%-ной перекисью водорода с последующей промывкой стерильной водой. Молодые, до мейоза, колосья стерилизовали 70% спиртом.

Для микроклонирования использовали молодые, до мейоза, колосья. Колосья в трубке стерилизовали в 70%-ном этаноле. Колос вычленили из трубки и разделяли на сегменты, состоящие из 2–3 колосков. Индукцию каллусогенеза наблюдали при эксплантации незрелых зародышей и сегментов молодых колосьев на плотную питательную среду N6, содержащую 2 мг/л 2,4-Д.

Таблица 9. Эффективность получения растений культурного ячменя и дикорастущих видов *Hordeum* в культуре *in vitro* при использовании различных типов эксплантов

Вид, образец	Проращение, %		Незрелые зародыши, %		Молодые соцветия, %	
	зрелых зерновок	незрелых зародышей	каллусогенез	регенерация	каллусогенез	регенерация
<i>H. vulgare</i> Roland	89,5	96,5	51,2	16,7	80,0	0,0
<i>H. spontaneum</i> W31	43,6	46,6	40,0	0,0	28,75	0,0
<i>H. bulbosum</i> W510	16,4	20,0	6,3	0,0	8,3	0,0
<i>H. bulbosum</i> W4	7,1–34,2	21,0	46,9	46,9–69,2	20,0–80,95	0,0
<i>H. murinum</i> W20	80,0	8,1	22,5	0,0	38,46	0,0
<i>H. murinum</i> и-0118916	98,3	43,6	57,1	2,1	88,24	22,73
<i>H. murinum</i> W278	95,8	39,6	22,5	63,0	29,47	0,0
<i>H. chilense</i> PI283378	17,2	0,0	81,6	14,3	87,67	16,43
<i>H. muticum</i> H958	81,1	0,0	83,6	6,82	48,28	11,54
<i>H. flecsuosum</i> H1116	68,4	71,4	80,0	77,5	56,16	20,0
<i>H. pubiflorum</i>	21,1	4,0	23,1	0,0	0,0	0,0
<i>H. jubatum</i> к-1	79,3	75,7	96,7	38,9	100,0	100,0
<i>H. procerum</i> и-491049	86,3	83,3	64,7	44,3	95,8	100,0
<i>H. marinum</i> H299	95,2	–	–	–	45,83	40,0
<i>H. marinum</i> W436	100,0	43,1	96,1	22,6	0,0	0,0
<i>H. secalinum</i> W418	64,3	11,4	53,2	0,0	80,95	0,0
<i>H. parodii</i> H1269	63,5	52,14	66,7	16,7	57,78	1,56
<i>H. patagonicum</i> H1468	–	0,0	92,5	21,4	47,22	0,0
<i>H. depressum</i> W309	84,3	100,0	100,0	23,3	95,3	7,6

В результате проведенных экспериментов установлено, что проращение зрелых зерновок на плотной питательной безгормональной среде предпочтительнее, чем в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге, поскольку в этом случае семена могут длительное время находиться в оптимальных условиях увлажнения и минерального питания в стерильных условиях, что способствует более эффективному проращению. Мешающим фактором является наличие эндогенной инфекции у эксплантированных зерновок. У некоторых видов *Hordeum* лучше прорастают незрелые зародыши, однако повреждения зародышей при вычлениении препятствуют нормальному проращению и в этом случае целесообразно использовать незрелые зародыши в качестве эксплантов для получения каллусов с последующей регенерацией растений. Эффективность каллусогенеза у разных видов может варьировать в широких пределах, что зависит от генотипа образца, типа экспланта, стадии развития экспланта и его исходного состояния. Для ряда видов наибольшая эффективность каллусогенеза и регенерации наблюдается при использовании молодых, до мейоза, соцветий, что может быть использовано в микроклонировании ряда дикорастущих видов. Установлено, что виды, относящиеся к секции *Hordeum*, такие как культурный ячмень *H. spontaneum*, *H. bulbosum*, *H. murinum*, плохо

размножаются методами культуры тканей, культуру *in vitro* можно использовать для повышения всхожести семян с длительным сроком хранения. Для этих видов более эффективны периодические пересевы в поле или в вегетационных сосудах, либо комбинации этих методов. Для видов секции *Anisolepis*, быстро теряющих всхожесть, более эффективно размножение микроклонированием с использованием молодых соцветий. Для некоторых видов этой секции предпочтительнее эмбриокультура либо индукция прорастания зерновок *in vitro* (табл. 9). Для видов секции *Critesion*, за исключением *H. pubiflorum*, характерна довольно высокая эффективность каллусогенеза и регенерации при эксплантации как молодых соцветий, так и незрелых зародышей, что позволяет всесторонне использовать культуру тканей при интенсивном размножении видов этой секции. Изучение видов секции *Stenostachys* показало значительный внутривидовой и межвидовой полиморфизм по признакам индукции каллуса и регенерационной способности как при эксплантации молодых соцветий, так и при использовании в качестве эксплантов незрелых зародышей. Значительный полиморфизм регенерационной способности каллусов наблюдали у вида *H. marimum*: у ряда образцов оказалась относительно высокая регенерационная способность при эксплантации молодых соцветий, для других образцов этого вида регенерировали только каллусы из незрелых зародышей (табл. 9). Для вида *H. depressum* этой секции также получены результаты, подтверждающие достоверные значительные внутривидовые различия регенерационной способности каллусов (табл. 9) (Чернов, Пендинен, 2011). У всех этих видов наблюдали стабильное прорастание незрелых зародышей и зрелых зерновок, что более предпочтительно для эффективного размножения. Но следует учитывать, что при эксплантации зрелых зерновок на питательную среду всегда существует риск развития эндогенных инфекций даже при интенсивной поверхностной стерилизации эксплантов. Другие виды этой секции, такие как *H. patagonicum*, являются мелкосемянными и семенная продуктивность их низка, для них характерна низкая эффективность эмбриокультуры и эксплантации зрелых зерновок *in vitro* (табл. 9). Но каллусогенная и регенерационная способность этого вида позволяет успешно проводить клоновое размножение при эксплантации незрелых зародышей.

Таким образом, для закладки, воспроизводства и достоверного изучения коллекции дикорастущих видов рода *Hordeum* необходимо использование классических методов культивирования с контролем состава питательного субстрата и условий окружающей среды, а также методов культивирования *in vitro* с использованием разных типов эксплантов.

Дикорастущие виды рода *Hordeum* могут успешно культивироваться в условиях закрытого грунта в вегетационных сосудах. Стимуляцию прорастания можно проводить в культуре *in vitro* при эксплантации зрелых зерновок. Для большого числа видов возможно микроклональное размножение *in vitro* с использованием незрелых зародышей и молодых соцветий.

Список литературы

- Амосова Н. В., Сынзыныс Б. И. О комбинированном действии алюминия и железа на проростки ячменя и пшеницы // С.-х. биол. 2005. № 1. С. 46–49.
- Рыбалка А. И., Копусь М. М., Донцов Д. П. Современные направления улучшения качества зерна ячменя // Аграрн. вестн. Юго-Востока. 2009. № 3. С. 18–21.
- Трофимовская А. Я. Ячмень (эволюция, классификация, селекция). Л., 1972. 296 с.
- Гончаров Н. П., Глушков С. А., Шумный В. К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общей биол. 2007. Т. 68. № 2. С. 126–148.
- Гудкова Г. Н. Биологические и анатомо-морфологические особенности диких видов рода *Hordeum* L. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 27 с.
- Лукьянюк С. А., Игнатова С. А. Использование эмбриокультуры для создания исходного материала в селекции ячменя // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1984. № 4. С. 8–12.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. С. 192–200.

- Чернов В. А. Кислотность почв и методы ее определения // В кн.: Физ.-хим. методы исслед. почв. М., 1966. С. 93–110.
- Чернов В. Е., Пендинен Г. И. Сравнительная оценка каллусогенеза и регенерации у различных видов ячменя // С.-х. биол. 2011. № 1. С. 44–53.
- Bothmer R., Jacobsen N., Baden C., Jørgensen R. B., Linde-Laursen I. An Ecogeographical Study of the Genus *Hordeum*. IBPGR. Rome, 1991. 127 p.
- Bennett M. D., Finch R. A., Barclay I. R. The time rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids // Chromosoma. 1976. V. 54. P. 175–200.
- Bothmer R. V., Flink J., Landström T. Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. I. Diploid combinations // Can. Journ. of Gen. and Cytol. 1986. V. 28. P. 525–535.
- Bothmer R. V., Flink J., Landström T., Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. II. Triploid hybrids // Evol. Trends Plants. 1987. V. 1. P. 41–51.
- Bothmer R. V., Flink J., Landström T. Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. III. Tetraploid (2x×6x) hybrids // Hereditas. 1988a. V. 108. P. 141–148.
- Bothmer R. V., Flink J., Landström T. Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. IV. Tetraploid (4x×4x) hybrids // Evol. Trends Plants. 1988b. V. 30. P. 479–485.
- Bothmer R. V., Flink J., Landström T. Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. VI. Hexaploid hybrids // Evol. Trends Plants. 1989. V. 30. P. 53–58.
- Bothmer R. V., Flink J., Landström T., Thomas H. Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. V. Pentaploid hybrids // Hereditas. 1989. V. 110. P. 217–226.
- Bothmer R., Jacobsen N. Origin, Taxonomy, and Related Species // In: Barley (ed.) by D. Rasmussen. Wisconsin. 1985. P. 19–56.
- Chu C. C., Wang C. C., Sun C. S., Hsu C., Jin K. C., Chu C. Y., Bi F. Y. Establishment of an efficient medium for anther culture of rice through comparative experiments of the nitrogen sources // Scientia Sinica. 1975. V. 18. No. 5. P. 559–568.
- Gernand D., Rutten T., Pickering R., Houben A. Elimination of chromosomes in *Hordeum vulgare* × *H. bulbosum* crosses at mitosis and interphase involves micronucleus formation and progressive heterochromatinization // Cytogen. Genome Res. 2006. V. 11. P. 169–174.
- Ho K. M., Jones E. Mingo Barley // Can. J. Plant Sci. 1980. V. 60. No. 1. P. 279–280.
- Jacobsen N., Bothmer R. Supraspecific groups in the genus *Hordeum* // Hereditas. 1992. V. 116. No. 1–2. P. 21–24.
- Jones I. T., Pickering R. A. The mildew resistance of *Hordeum bulbosum* and its transference into *H. vulgare* genotypes // Ann. Appl. Biol. 1978. V. 88. P. 295–298.
- Lange W. Crosses between *Hordeum vulgare* L. and *H. bulbosum* L. II. Elimination of chromosomes in hybrid tissue // Euphytica. 1971. V. 20. P. 181–194.
- Pickering R. A., Malyshev S., Kunzel G., Johnson P. A., Korzun V., Menke M., Schubert I. Locating introgressions of *Hordeum bulbosum* chromatin within the *H. vulgare* genome // Theor. and Appl. Gen. 2000. V. 100. P. 27–31.
- Ruge-Wehling B., Linz A., Habekuß A., Wehling P. Mapping of *Rym16Hb*, the second soil-borne virus-resistance gene introgressed from *Hordeum bulbosum* // Theor. and Appl. Gen. 2006. V. 113. P. 867–873.
- Scholz M., Ruge-Wehling B., Habekuß A., Schrader O., Pendinen G., Fischer K., Wehling P. *Ryd4Hb*: a novel resistance gene introgressed from *Hordeum bulbosum* into barley and conferring complete and dominant resistance to the barley yellow dwarf virus // Theor. and Appl. Gen. 2009. V. 119. P. 837–849.

КРИОКОНСЕРВАЦИЯ – ЭФФЕКТИВНЫЙ МЕТОД СОХРАНЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ПЛОДОВЫХ И ЯГОДНЫХ КУЛЬТУР

В. Г. Вержук, Г. И. Филипенко, Г. Ф. Сафина, А. В. Павлов, А. С. Жестков
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: v.verzhuk@vir.nw.ru,
g.filipenko@vir.nw.ru, alexvirz@rambler.ru

Резюме

Исследовано влияние криоконсервации на жизнеспособность семян, пыльцы, черенков и почек плодовых культур. Проведен поиск оптимальных режимов замораживания-оттаивания, в том числе с использованием криопротекторов. Начато создание дублетной коллекции плодовых культур, хранящейся в парах азота.

Ключевые слова: генетические ресурсы растений, плодовые культуры, криоконсервация, криопротекторы, семена, вегетативные побеги, почки, пыльца.

CRYOPRESERVATION IS AN EFFECTIVE METHOD OF FRUIT CROPS GENETIC RESOURCES CONSERVATION

V. G. Verzhuk, G. I. Filipenko, G. F. Safina, A. V. Pavlov, A. S. Zhestkov
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: v.verzhuk@vir.nw.ru,
g.filipenko@vir.nw.ru, alexvirz@rambler.ru

Summary

The influence of cryopreservation on the viability of seeds, pollen, shoots, buds of fruit crops was studied. A search of the optimal conditions of freezing-thawing, including with use of the cryoprotectors, was conducted. The creation of the doublet collection of fruit crops stored in steams of the nitrogen was started.

Key words: plant genetic resources, fruit crops, cryopreservation, cryoprotectors, seeds, shoots, buds, pollen.

Криобиология – молодая отрасль биологии, которая изучает действие низких температур на объекты животного и растительного мира. В своем обзоре английский физик Ф. Саймон писал, что «... это та область, в которой человек существенно превзошел саму природу» (Simon, 1952). Достижение низких и сверхнизких температур ценно для нас тем, что в этих условиях мы встречаемся с новыми явлениями и фактами, помогающими проникать в суть строения материи, позволяющими использовать новые методы исследования; наконец, низкие температуры являются важным инструментом технического прогресса, особенно в области новой техники (Шубин, 2008). Главное преимущество хранения при сверхнизких температурах состоит в значительном замедлении, или даже остановке, метаболических процессов в тканях растений и животных (Попов, 2008). Клетки, ткани, органы находятся в глубоком холоде в состоянии анабиоза. Насколько известно, хранящийся при сверхнизких температурах материал остается генетически стабильным, что позволяет избежать генетических изменений, присущих организмам при хранении в обычных условиях (Джеймс, 1987). В настоящее время приблизительно пятая часть обитающих на планете растений находится под угрозой вымирания. Такой вывод был сделан учеными по итогам глобального анализа состояния земной флоры. Основные итоги проделанной работы приведены в пресс-релизе Королевских ботанических садов Кью (<http://2012over.ru/piataja-chast-rasteniji-nagrani-vimiranija.html>). Согласно Конвенции по биоразнообразию, сохранение биологического

разнообразия от исчезновения возможно двумя путями: *in situ*, т. е. в естественных условиях – на полях, в лесах, больших массивах садовых и ягодных насаждений, и *ex situ* – в заповедниках, коллекционных садах и питомниках, различных генетических банках животных, рыб, растений, микроорганизмов и т. д. (<http://www.cbd.int/>).

Большинство растений может храниться в генетических банках в виде семян, причем вполне достаточно поддерживать небольшую отрицательную температуру, чтобы обеспечить высокую жизнеспособность образцов в течение десятилетий (Филипенко, 2007). Но есть несколько групп растений, для которых весьма перспективно использование криоконсервации для *ex situ* хранения. В первую очередь речь идет о вегетативно размножаемых культурах, у которых при семенном размножении признаки материнского растения практически не сохраняются в потомстве. Выходом является криоконсервация вегетативных частей растений (однолетние побеги, почки), а также меристем и пыльцы в жидком азоте или его парах при -183°C ... -185°C (Лозина-Лозинский, 1972; Kozaki et al., 1988; Соловьева, 1998; Forsline et al., 1998; Вержук и др., 2004; Вержук и др., 2009; Высоцкий, 2011). Замораживанием древесных растений до сверхнизких температур начали заниматься еще в 60–70-е годы прошлого века (Туманов и др., 1959; Sakai, 1975). В 80-е годы (20-й век) Б. Н. Вепринцев разработал программу по созданию в России криобанков, предназначенных для хранения в них живых объектов, включая и растительные, с дальнейшим восстановлением (Вепринцев и др., 1984). Криосохранение вегетативных побегов, почек и пыльцы плодовых культур имеет ряд преимуществ перед другими способами хранения: поддерживается сортовая целостность культуры, значительно снижается стоимость поддержания по сравнению с садовыми посадками, образцы занимают мало места при хранении, увеличивается длительность хранения.

Кроме того, целесообразно использование криоконсервации с целью длительного сохранения генофонда для растений, имеющих рекальцитрантные семена, теряющие всхожесть при подсушивании. В основном это тропические растения, например какао, кокосовая пальма. Следует сказать, что сами рекальцитрантные семена так же плохо переносят криоконсервацию. Обычно хранят в жидком азоте выделенные зародыши, каллусы, верхушки растений, полученных *in vitro* (Chin, 1988).

Еще одна группа растений, для которой целесообразно проведение криоконсервации – редкие и исчезающие виды (Бутенко, 1964; Калинин, 1980).

В настоящее время выделяют три основных метода замораживания гермоплазмы растений до сверхнизких температур:

- медленное (двухступенчатое) замораживание с использованием программных замораживателей, в которых растительный материал сначала замораживают до -30°C и во втором этапе до -80 ... -90°C , а затем погружают в пары жидкого азота на длительное хранение. Применение медленного замораживания побегов вначале до -80 ... -90°C приводит к постепенному обезвоживанию растительных клеток образующимся внеклеточным льдом. После такого обезвоживания погружение растительных частей в азот неопасно, так как не может вызвать образования кристаллов льда, губительных для клетки. Клетки морозостойких растений и сортов способны выдерживать сильное обезвоживание. Способ медленного охлаждения растений предусматривает также использование растворов криопротекторов умеренной концентрации. Вероятность возникновения каллуса при посткриогенном восстановлении растений после медленного замораживания невелика, а, следовательно, вероятность генетической стабильности образцов высокая;

- витрификация (быстрое замораживание). Этот метод представляет собой погружение растительного материала непосредственно в жидкий азот либо азотную шугу. В этом случае не нужно дорогостоящего оборудования, но должны тщательно соблюдаться условия всех предобработок и обработка витрифицирующими растворами. Криопротекторы одновременно обезвоживают клетки и сами витрифицируются, переходя в стекловидное состояние без образования кристаллов льда;

- инкапсуляция-дегидратация. Метод, при котором проводится помещение растительных меристем в капсулы из гелеобразного вещества, являющегося также криопротектором (в основном используется Na-альгинат). После размораживания меристема помещается на питательную среду Мурасиге–Скуга в капсуле, которая служит дополнительной питательной средой и предохраняет меристему от внешних стрессовых воздействий.

Каждый метод криоконсервации имеет свои достоинства и недостатки. Медленное замораживание эффективно для многих объектов, но требует дорогостоящего оборудования, и это ограничивает его использование на практике. Метод витрификации быстрый, удобный, однако подходит не для всех растительных объектов. Применение инкапсуляции-дегидратации эффективно для многих видов растений, но требует сложных подготовительных манипуляций и поэтому трудоемко по сравнению с другими методами.

При всех методах замораживания возможно применение криопротекторов. Криопротекторы – вещества, позволяющие снизить повреждающее действие физико-химических факторов при криоконсервировании (Попов, 2008). К перечню эффективных криопротекторов относятся диметилсульфоксид (ДМСО), глицерин, этиленгликоль и его производные, пролин, сахароза и др. Имеются также сообщения о криопротекторном действии других аминокислот помимо пролина, таких как глицин-бетаин, оксипролин и аспарат. Эти вещества могут быть использованы каждое отдельно и в сочетаниях, что снижает их токсичность и повышает эффективность хранения.

В 2000 г. в ВИРе в лаборатории длительного хранения генофонда растений была создана группа криогенного хранения, основными задачами которой являлись организация закладки и хранения в жидком азоте коллекций вегетативно размножаемых культур, а также методическое обеспечение этой работы. Первые методические разработки были связаны с криоконсервацией пыльцы плодовых и ягодных культур, поскольку это объект, содержащий мало воды и легко переносящий замораживание до сверхнизких температур. После завершения строительства комплекса криобиохранилища при генетическом банке ВИР в 2004 г. и приобретения необходимого оборудования группа криогенного хранения начала интенсивную разработку методик криоконсервации черенков и почек плодовых и ягодных культур с использованием различных методов замораживания. Исследуемым материалом служили сорта коллекции плодовых и ягодных культур Павловской, Майкопской опытных станций ВИР, Крымской опытно-селекционной станции Северо-Кавказского зонального научно-исследовательского института садоводства и виноградарства и Всероссийского научно-исследовательского института генетики и селекции плодовых растений им. И. В. Мичурина. По мере отработки методик началась закладка образцов плодовых культур коллекции ВИР на хранение в парах жидкого азота.

Криоконсервация пыльцы. Сбор пыльцы проводили в период бутонизации, за сутки перед распусканием цветков. С одного сорта определенной культуры собирали в один сезон от 150 до 250 бутонов, после чего в комнатных условиях отделяли пыльники. В бумажной коробочке, закрытой марлей, пыльцу высушивали при комнатной температуре. В зависимости от культуры период сушки составлял от одного (малина) до трех дней (яблоня).

Жизнеспособность пыльцы определяли по количеству пыльцевых зерен, проросших на искусственной среде, содержащей 15% сахарозы и 0,1% агар-агара. Определение проводили в 3-кратной повторности, результаты выражали в процентах. Учет проросших пыльцевых зерен проводится через сутки. Общее количество пыльцевых зерен и количество проросших пыльцевых зерен подсчитывали в 10 полях зрения при 100-кратном увеличении микроскопа. Жизнеспособным считается пыльцевое зерно, размеры пыльцевой трубки которого превышают диаметр пыльцевого зерна.

Для закладки на длительное хранение в парах азота пыльцу помещали в пластиковые криобирки фирмы “Nunc” объемом 2 мл. Замораживание производили прямым погружением в жидкий азот.

Размораживание пыльцы проводили при комнатной температуре в течение суток, после чего проверяли жизнеспособность пыльцы и опыляли растения.

Контроль жизнеспособности пыльцы после хранения в жидком азоте проводили непосредственно перед опылением, когда образцы по запросам кураторов культур и селекционеров извлекали из жидкого азота. Результаты пятилетнего хранения пыльцы в парах жидкого азота показали, что ее жизнеспособность не изменяется по сравнению с исходной. Снижение этого показателя имеет место в очень редких случаях. У некоторых сортов сливы, яблони и земляники жизнеспособность пыльцы даже увеличивалась после хранения в жидком азоте по сравнению с исходной (Вержук и др., 2005). На образцах трех сортов черной смородины проводили изучение оплодотворяющей способности пыльцы после хранения в жидком азоте. Анализ полученных данных показал, что завязываемость ягод во всех вариантах скрещивания была высокой и составила 94–100%, что подтверждает эффективность хранения пыльцы в жидком азоте (Вержук и др., 2007).

По данной методике заложили на сохранение в жидкий азот пыльцу 437 сортов плодовых и ягодных культур.

Криоконсервация семян. Такой способ хранения можно использовать для видовой коллекции, так как популяции диких видов в отличие от сортов при семенном размножении сохраняют свои признаки. При закладке на хранение образцов в виде семян не требуется дорогостоящего оборудования и специальной подготовки (обезвоживание, обработка криопротекторами и др.), поскольку содержание влаги в семенах невелико.

Длительность хранения семян в жизнеспособном состоянии в значительной степени зависит от влажности и температуры хранения (Huntzinger, 1971; Grisez, 1976; Omura et al., 1978; Sanada et al., 1980; Попов, 1982; Молодкин, 1986; Stanwood, Sowa, 1995; Pence, 1996). Для семян большинства видов растений оптимальная влажность лежит между 4 и 7% (Stanwood, Bass, 1978). Хранение при температуре жидкого азота, которая позволяет теоретически неограниченное время сохранять всхожесть и генетическую полноценность семян, считается наиболее перспективным. Относительно режимов замораживания и оттаивания данные литературы противоречивы. Рядом исследователей показана видоспецифичность реакции семян на температуру хранения и скорость замораживания–оттаивания (Sakai, Noshiro, 1975; Gresshoff, Gartner, 1977; Федосенко, 1978; Молодкин, 1986; Тихонова и др., 1990; Далецкая, Полякова, 1994; Нестерова, Яшина, 1994; Тихонова и др., 1994).

Нами изучено влияние различных способов замораживания при криохраниении (быстрое и двухступенчатое) и оттаивания (при комнатной температуре и в водяной бане при 30 – 50° С) на жизнеспособность семян дикорастущих деревьев и кустарников семейств *Rosaceae* и *Grossulariaceae* из коллекции ВИР (в общей сложности более 50 образцов). Образцы свежесобранных семян подсушивали в сушильной камере до влажности 5 – 6%. Условия сушки соответствовали стандартам для генбанков, установленным IPGRI (Genebank Standards, 1994). Жизнеспособность семян определяли тетразольно-топографическим методом (Международные правила анализа семян. 1984). Для криоконсервации семена погружали в жидкий азот в герметично закрытых пластиковых пробирках фирмы “Nunc” объемом 2 мл. Для проращивания семян после криоконсервации с целью преодоления их покоя проводили стратификацию в холодильнике при температуре +4° С. Криоконсервация не повлияла на длительность стратификации и всхожесть семян яблони (Сафина, Петрова, 2008). Аналогичные результаты были получены и другими учеными (Далецкая, Полякова, 1994) с семенами клена остролистного и клена татарского.

При использовании разных режимов замораживания–оттаивания жизнеспособность исследованных образцов оставалась на уровне исходной (Сафина, Бурмистров, 2004; Сафина, 2008).

Таким образом, по данным нашего исследования для криоконсервации семян плодовых и ягодных культур рекомендуется быстрое замораживание путем прямого погружения

пробирок с семенами, предварительно подсушенными до 5–6% влажности, в жидкий азот и оттаивание их при комнатной температуре.

В настоящее время на хранении в парах жидкого азота находятся только опытные образцы, но в дальнейшем можно расширить коллекцию образцов плодовых и ягодных культур, сохраняемую в виде семян.

Криоконсервация черенков плодовых и ягодных культур. За основу взят метод, разработанный П. И. Форслином (Forsline et al., 1998) для спящих почек яблони. Этот метод опробован нами на плодовых и ягодных культурах, таких как груша, вишня, черешня, черемуха, смородина, крыжовник, и получены положительные результаты. Материалом служили черенки длиной 20–35 см, которые нарезали в декабре – январе, после того как температура воздуха опускалась до -5°C и держалась не менее 3–5 сут. Для каждого образца заготавливали с 2006 по 2012 гг. по 80–100 черенков в сезон. Заготовленные в коллекционном саду черенки доставляли в лабораторию и хранили в морозильнике при -5°C . Далее образцы нарезали на однопочковые сегменты длиной до 35 мм и диаметром 4–9 мм для окулировки или на отрезки длиной 6–8 см с 2–3 почками для прививок черенком. Затем образцы на подносах помещали в низкотемпературный инкубатор для обезвоживания при -4°C .

Для определения исходной влажности из каждого образца отбирали по 5–10 черенков, которые помещали в прибор для определения влажности MA100 фирмы Sartorius (режим высушивания 200°C /15 мин). При достижении черенками образца влажности 28–32% их упаковывали в полиэтиленовую пленку, чтобы не допустить дальнейшей потери воды в тканях. Подсушивание длится 2–6 нед.

Для контроля жизнеспособности перед закладкой на хранение и после хранения черенки помещали на проращивание в банках с водой в световую комнату.

Подсушенные образцы упаковывали в пакеты из фольги (60–100 сегментов на образец) и помещали в морозильную камеру Sanyo Medical Freezer, где снижали температуру от -4°C до -50°C со скоростью примерно $1,6^{\circ}\text{C}/\text{мин}$. При -50°C образцы выдерживали в течение суток, после чего их замораживали непосредственным погружением в жидкий азот.

В апреле – мае партию черенков после криохранения размораживали в термостатируемых условиях при $20\text{--}22^{\circ}\text{C}$, проводили контроль их жизнеспособности. Доля полученных жизнеспособных черенков и время появления листьев на черенках черемухи приведены в табл. 1.

Таблица 1. Жизнеспособность черенков и время появления листьев у черенков черемухи после криоконсервации

№ п/п	Сорт	№ по каталогу ВИР	Жизнеспособность черенков после размораживания, %	Время появления листьев после размораживания черенков, дни
1	Ольгина Радость	42105	$73,0 \pm 1,8$	11
2	Ранняя Круглая	42109	$70,0 \pm 1,6$	9
3	Августина	42101	$66,0 \pm 1,4$	12
4	Сахалинская Устойчивая	42287	$56,0 \pm 0,6$	12
5	Гранатовая Гроздь	42102	$50,0 \pm 1,7$	15

Жизнеспособные черенки отбирали для проведения прививок или окулировок на одно-двухлетних подвоях груши (в Пушкинском филиале ВИР) или в крону деревьев сортов груши (во ВНИИ генетики и селекции плодовых растений, г. Мичуринск, Майкопская опытная станция ВИР) и в крону сортов черемухи (Павловская опытная станция ВИР). О жизнеспособности привитых черенков судили по появлению листьев и молодых побегов.

В таблице 2 приведена жизнеспособность привитых черенков сортов груши и черемухи после криоконсервации.

Таблица 2. Жизнеспособность черенков груши и черемухи, привитых после криоконсервации

№ п/п	Черенки, сорт /№ по каталогу ВИР	Жизнеспособность привитых черенков, %
Груша		
ВНИИ генетики и селекции плодовых растений		
1	Скороспелка из Мичуринска	54,5±1,1
2	Чудесница	50,0±0,8
3	Северянка	36,4±1,2
4	Памяти Яковлева	23,2±1,4
Пушкинский филиал ВИР		
1	Чудесница	33,3±1,1
2	Северянка	30,0±1,3
3	Скороспелка из Мичуринска	30,0±1,4
4	Памяти Яковлева	20,0±1,1
Майкопская опытная станция ВИР		
1	Нарядная Млеевская /18592	66,7±1,1
2	Глива Курская/2729	63,6±1,4
3	Кок Сулу/2858	50,0 ±1,3
4	Ал Янаг/31306	50,0±1,2
5	Рассвет/35506	25,0±1,2
6	Енисейка/24592	10,0±1,3
Черемуха		
Павловская опытная станция ВИР		
1	Сахалинская Устойчивая/42287	60,0±1,2
2	Гранатовая Гроздь/42102	60,0±1,5
3	Ольгина Радость/42105	50,0±0,5
4	Августина/42101	45,0±1,3
5	Ранняя Круглая/42109	40,0±1,3

Как видно из таблицы 2, жизнеспособность черенков груши в зависимости от сорта и места проведения опыта составляла от 10,0 до 66,7%. Таким образом, методика криоконсервации черенков груши и черемухи, включающая предварительное подсушивание до влажности 28–35%, двухступенчатое программное замораживание и размораживание на водяной бане при 20–22°C, дает положительные результаты.

Для растений, сорта которых можно сохранить при выращивании из черенков (например, черемуха), определяли показатели роста и развития черенков после криоконсервации при посадке в почву (табл. 3).

Таблица 3. Показатели роста и развития черенков черемухи после криоконсервации при посадке в почву

№ п/п	Сорт	№ по каталогу ВИР	Высажено черенков, шт.	Прижилось черенков, шт.	Высота растений, см	Количество корней, шт.	Длина корней, см	Число междоузлий, шт.	Приживаемость, %
1	Гранатовая гроздь	42102	11	5	6,9	6,4	11,0	6,3	45,5
2	Сахалинская устойчивая	42287	12	4	5,4	11,5	15,7	4,5	33,3
3	Ранняя круглая	42109	13	3	3,7	11,7	16,7	2,7	23,1
4	Августина	42101	15	2	1,8	7,5	10,5	2,0	13,3
5	Ольгина радость	42105	12	–	–	–	–	–	–

Как видно из таблицы 3, процент приживаемости черенков черемухи в полевых условиях составил в зависимости от сорта 13,3 – 45,5%.

Таблица 4. Влияние криопротекторов на жизнеспособность почек черемухи различных сортов после хранения в парах жидкого азота (–183... –185°С)

Сорт	№ по каталогу ВИР	Варианты применяемых криопротекторов	Число жизнеспособных почек, %	
			до	после криоконсервации
Гранатовая гроздь	42102	25% раствор сахарозы	94,0±2,7	75,0±5,1
		40% раствор сахарозы		87,5±4,2
		25% раствор глицерина		50,0±6,4
		40% раствор глицерина		47,4±5,4
Августина	42101	25% раствор сахарозы	85,0±2,2	72,0±3,1
		40% раствор сахарозы		80,0±3,2
		25% раствор глицерина		69,0±6,3
		40% раствор глицерина		73,0±3,4
Ранняя круглая	42109	25% раствор сахарозы	85,0±2,6	40,0±6,4
		40% раствор сахарозы		80,0±3,1
		25% раствор глицерина		55,0±6,3
		40% раствор глицерина		70,0±5,2
Сахалинская устойчивая	42287	25% раствор сахарозы	85,0±2,6	73,0±5,4
		40% раствор сахарозы		81,0±3,4
		25% раствор глицерина		6,0±6,4
		40% раствор глицерина		28,0±6,3
Ольгина радость	42105	25% раствор сахарозы	79,0±3,8	64,3±6,1
		40% раствор сахарозы		57,1±6,5
		25% раствор глицерина		70,6±5,2
		40% раствор глицерина		56,3±6,4

Криопротекторы и их применение для криоконсервации почек растений. В наших методических разработках на примере черемухи в качестве криопротекторов применяли такие проникающие в клетки вегетативных почек протекторы, как 25%- и 40%-ный глицерин и 25%- и 40%-ную сахарозу. Почки черемухи помещали в криопробирки, выдерживали в криопротекторах 1 ч при 20° С и замораживали до –48...–50° С в замораживателе фирмы «Sanyo Medikal Freezer – модель MDF-U442(T)». После замораживания материал хранили в парах жидкого азота, а через 3–4 недели почки размораживали в воде при комнатной температуре, тщательно промывали в воде от криопротекторов и определяли их жизнеспособность проращиванием в чашках Петри и пробирках на питательной среде Мурасиге–Скуга с добавлением ростового гормона БАП (1 мг/л). Из изученных криопротекторов лучшим оказался вариант сахарозы (40%; табл. 4).

Следует отметить, что проростки на среде для проращивания с добавлением БАП не образовывали корневую систему. Для получения полноценных растений необходимо будет подобрать специальную питательную среду, содержащую фитогормоны, которые способствуют образованию корней.

Использование криопротекторов позволяет сократить время закладки образцов черемухи на криохранение до 6–9 дней.

На основании проведенной нами работы по криоконсервации пыльцы и черенков плодовых и ягодных культур в криобанк ВИР заложены на длительное хранение в парах азота черенки (114 образцов) и пыльца (437 образцов) (табл. 5).

Таблица 5. Хранение образцов плодовых и ягодных культур в парах жидкого азота в криобанке ВИР

Культура	Число сохраняемых образцов, шт.	
	пыльца	черенки
Груша	70	21
Жимолость синяя	4	
Земляника	26	–
Крыжовник	4	10
Малина	50	–
Слива	81	–
Смородина черная	25	15
Черемуха	–	5
Черешня	17	–
Яблоня	160	63
Всего	437	114

Заключение

За годы существования в ВИРе группы криоконсервации проведены работы по созданию методик криоконсервации пыльцы, семян, черенков и почек плодовых и ягодных культур. Применяются различные способы замораживания объектов. Достигнутые нами показатели жизнеспособности растительных объектов у образцов плодовых и ягодных культур на уровне 30–40% дают основание считать, что данные образцы могут быть восстановлены после криоконсервации. Отработанные методики криоконсервации черенков, почек, пыльцы и семян позволили начать создание в ВИРе дублетных коллекций плодовых и ягодных культур.

Список литературы

- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология растений. М., 1964. 18 с.
- Вепринцев Б. Н., Ротт Н. Н. Консервация генетических ресурсов. Пушкино, ОНТИ, Науч. центр биол. исслед. АН СССР, 1984. С. 40–46.
- Вержук В. Г., Тихонова Н. Г., Шубин Н. А. и др. Криоконсервирование меристем картофеля и низкотемпературное хранение побегов плодовых культур // Сб. «Проблемы физиологии растений Севера». Петрозаводск, 2004. С. 38.
- Вержук В. Г., Филипенко Г. И., Тихонова Н. Г., Жестков А. С., Лупышева Ю. В., Пупкова Н. А., Михайлова Е. В., Савельев Н. И., Дорохов Д. С. Разработка методов криосохранения генетических ресурсов растений плодовых и ягодных культур // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2009. Т. 166. С. 353–357.
- Вержук В. Г., Тихонова Н. Г., Жестков А. С. Жизнеспособность пыльцы плодовых культур после низкотемпературного хранения и криоконсервации // Проблемы криобиологии. Харьков, 2005. Т. 15. № 3. С. 302–305.
- Вержук В. Г., Тихонова Н. Г., Тихонова О. А. Криоконсервация гермплазмы черной смородины (*Ribes nigrum* L.) при сверхнизких температурах // Междунар. конф. «Современная физиология растений: от молекул до экосистем». Сыктывкар, 2007. С. 152–153.
- Высоцкий В. А. Биотехнологические приемы в современном садоводстве // Плодоводство и ягодоводство России. 2011. Т. XXVI. С. 3–10.
- Далецкая Т. В., Полякова Е. Н. Влияние криоконсервации на прорастание семян и некоторые стороны метаболизма // Биофизика живой клетки. 1994. Т. 6. С. 81–85.
- Джеймс Е. Хранение клеток в условиях низких температур // В кн.: Биотехнология с.-х. раст. М.: Агропромиздат, 1987. 301 с.
- Калинин Ф. Л., Сарнацкая В. В., Полищук В. Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. Киев, 1980. 142 с.
- Лозина-Лозинский Л. К. Адаптация и устойчивость организмов и клеток к низким и сверхнизким температурам // Очерки по криобиологии. Л., 1972. С. 191–204.
- Международные правила анализа семян / Под ред. Д. Б. Мак-Кея и др. М., 1984. 309 с.
- Молодкин В. Ю. Значение влажности семян некоторых зерновых и зерновых бобовых культур при криоконсервации в жидком азоте // Бюл. ВИР. 1986. № 165. С. 22–24.
- Нестерова С. В., Яшина С. Г. Криоконсервация семян некоторых редких и декоративных растений флоры Дальнего Востока // Биофизика живой клетки. 1994. Т. 6. С. 91–93.
- Попов А. С. Сохранение семян и меристем высших растений с помощью глубокого замораживания. Пушкино: НЦБИ АН СССР, 1982. 15 с.
- Попов А. С. Криоконсервация культивируемых клеток. Методы культивирования клеток. СПб., 2008. С. 236–250.
- Пресс-релиз Королевских ботанических садов Кью. <http://2012over.ru/pjataja-chast-rastenijj-na-grani-vimiranija.html>
- Сафина Г. Ф., Бурмистров Л. А. Низкотемпературное и криогенное хранение семян груши *Pyrus* L. // Цитология. 2004. Т. 46, № 10. С. 851.
- Сафина Г. Ф. Влияние низких и сверхнизких температур на жизнеспособность семян плодовых и ягодных растений // ИВ ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 541–547.
- Сафина Г. Ф., Петрова М. Н. Влияние криоконсервации семян яблони на их жизнеспособность и динамику всхожести // С.-х биол. 2008. Вып. 5. С. 78–81.
- Соловьева М. А. Формирование признаков морозостойкости плодовых растений и методы оценки селекционного материала на устойчивость к низким и переменным температурам // Сб. науч. тр. «Селекция плодовых и ягодных культур». Новосибирск, 1998. С. 15–25.

- Тихонова В. Л., Ильина Л. В., Макеева И. Ю., Яшина С. Г. Влияние низких и сверхнизких температур хранения на лабораторную всхожесть семян дикорастущих травянистых растений. 1. Семена без периода покоя // Криобиология. 1990. № 4. С. 23–28.
- Тихонова В. П., Яшина С. Г., Шабаева Э. В. Изучение роста и развития дикорастущих травянистых растений из семян, прошедших криоконсервацию // Биофизика живой клетки. 1994. Т. 6. С. 86–90.
- Туманов И. И., Красавцев О. А., Хвалин Н. Н. Повышение морозостойкости березы и черной смородины до -254°C путем закаливания // Докл. Акад. Наук СССР. 1959. Т. 127. № 6. С. 1301–1307.
- Федосенко В. А. Использование сверхнизких температур для длительного хранения семян (методы и техника) // Бюл. ВИР. 1978. № 77. С. 53–57.
- Филипенко Г. И. Развитие системы низкотемпературного хранения и криоконсервации генофонда растений в ВИР им. Н. И. Вавилова // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2007. Т. 164. С. 263–272.
- Шубин Н. А. Прикладная криобиология. Криотехника и организация криобанков // В кн. Методы культивирования клеток. СПб., 2008, С. 250–261.
- Chin N. F. Recalcitrant seeds – a Status Report. Rome, 1988. 15 p.
- Convention on Biological Diversity. 1993. <http://www.cbd.int/>
- Forsline P. I., Towill L. E., Waddel J.W. et al. Recovery and longevity of cryopreserved dormant apple buds // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1998. V. 123. No. 3. P. 365–370.
- Genebank standards. FAO/ IPGRI, 1994. P. 13.
- Greeshoff P., Gartner E. Cryopreservation of *Arabidopsis thaliana* and other seeds by storage in liquid nitrogen // Arabidopsis Infor. Service. 1977. V. 14. P. 12.
- Grisez T. J. Black cherry seeds stored 8 years. Tree Planter's Notes. 1976. V. 27. P. 20–21.
- Huntzinger H. J. Long-term storage of black cherry seed – is it effective? // Tree Planter's Notes. 1971. V. 22. P. 3–4.
- Kozaki I., Omura M., et al. Germplasm Preservation of Fruit Trees // Preservation of Plant Gen. Res. Jap. Intern. Coop. Agency. 1988. P. 65–74.
- Omura M., Sato Y., Seike K. Long-term preservation of Japanese pear seeds under extra-low temperatures // Long-term Preservation of Favourable Germplasm in Arboreal Crops / Eds. T. Akihama, K. Nakajama. Rome: IBPGR, 1978. P. 26–30.
- Pence V. C. Germination, desiccation and cryopreservation of seeds of *Populus deltoids* Bartr. // Seed science and technology. 1996. V. 24. No. 1. P. 151–157.
- Sakai A., Noshiro M. Some factors contributing to the survival of cropseeds cooled to the temperature of liquid nitrogen // In: O. H. Frankel, J.G.Hawkes eds. Crop gen. res. for today and tomorrow. London, 1975. P. 317–326.
- Sanada T., Yoshida T., Haniuda T. Studies on the method of seed storage in apple breeding. 1. Suitable method for short-term storage // Bull. Fruit Tree Res. Sta. Ser. C. 1980. V. 7. P. 1–14.
- Simon F. E. Lowtemperature physics. Four lectures. London Press, 1952. 132 p.
- Stanwood P. C., Sowa S. Evaluation on onion (*Allium cepa* L.) seed after 10 years of storage at 5, –18, and 196°C // Crop sci. 1995. V. 35. No. 3. P. 852–856.
- Stanwood P., Bass L. Ultracold preservation of seed germplasm // Plant cold hardiness and freezing stress. 1978. P. 361.

МЕТОДЫ МОНИТОРИНГА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТАБИЛЬНОСТИ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР В УСЛОВИЯХ КРИОКОНСЕРВАЦИИ

**А. А. Киселева¹, В. Г. Вержук¹, Н. Н. Савельев², Д. С. Дорохов², Ю. В. Желтиков²,
О. В. Еремина³, Е. К. Потокينا¹, Н. И. Дзюбенко¹**

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

² Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений
имени И. В. Мичурина Россельхозакадемии, Тамбовская область, Россия

³ Майкопская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института
растениеводства имени Н. И. Вавилова, Республика Адыгея, Россия

Резюме

В целях мониторинга генетической стабильности образцов плодовых культур, заложенных на криосохранение, проанализировано изменение профилей метилирования ДНК в апикальных меристемах сортов яблони, груши, вишни, черешни до и после хранения в жидком азоте. Установлено, что метод MS-ISSR (methylation-sensitive ISSR) является эффективным способом оценки динамики профиля метилирования ДНК образцов в результате криоконсервации. На примере яблони получены экспериментальные доказательства деметилирования ДНК после хранения в жидком азоте у криочувствительных генотипов и стабильности уровня метилирования ДНК у криотолерантных сортов.

Ключевые слова: профиль метилирования ДНК, молекулярное маркирование, криоконсервация, плодовые культуры.

METHODS TO MONITOR GENETIC INTEGRITY OF CRYOPRESERVED FRUIT GERMPLASM

**A. A. Kiseleva¹, V. G. Verzhuk¹, N. N. Savelyev², D. S. Dorohov², Y. V. Zheltikov²,
O. V. Eremina³, E. K. Potokina¹, N. I. Dzjubenko¹**

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

² I. V. Michurin All-Russian Research Institute of Genetic and Breeding Fruit Plants, RAAS,
Tambov region, Russia

³ Maikop Experiment Station of N. I. Vavilov All-Russian Research Institute
of Plant Industry, Maikop, Russia

Summary

To monitor genetic integrity of fruit crop accessions during long storage in liquid nitrogen the methylation-sensitive ISSR assay was carried out to investigate the DNA methylation changes due to cryopreservation. Demethylation of DNA was discovered in shoots of the cryosensitive apple genotypes after freezing. The methylation DNA pattern did not changed in shoots of cryotolerant apple varieties after treatment under ultra-low temperatures.

Key words: DNA methylation pattern, molecular marker, cryopreservation, fruit plants.

Наиболее распространенным методом хранения генетических ресурсов плодовых и ягодных многолетних культур сегодня является поддержание коллекционных насаждений в садах и питомниках. Содержание полевых генбанков сопряжено с постоянным риском утраты образцов из-за болезней, повреждений вредителями, неблагоприятных погодных условий. Охрана и уход за взрослыми растениями в питомниках также требуют значительных финансовых затрат. Решение проблемы состоит в организации длительного хранения коллекционных образцов в контролируемых условиях низких и сверхнизких температур, а также созда-

ния в культуре *in vitro* оздоровленных генетических коллекций растений (Бутенко, 1964; Калинин и др., 1980). Надежным способом хранения плодовых и ягодных культур является криоконсервация вегетирующих частей растений (побегов, почек, меристем), а также пыльцы и семян в жидком азоте или его парах (Лозина-Лозинский, 1972; Forslin et al., 1998; Вержук и др., 2009; Высоцкий, 2011). Криоконсервация имеет целый ряд преимуществ по сравнению с другими методами хранения: обеспечивается низкая стоимость поддержания по сравнению с садовыми посадками, на десятки лет увеличивается длительность хранения, упрощается транспортировка материала после хранения для восстановления через окулировку, прививку и опыление пыльцой.

Принципиальным вопросом остается гарантия генетической стабильности сохраняемого материала в условиях криоконсервации. Считается, что вероятность мутаций и дрейфа генов при криоконсервации минимальна в сравнении с таковыми при хранении растительных ресурсов в активно растущем состоянии длительные промежутки времени (Volk, 2010). Многочисленными исследованиями показано, что сохранение растительных тканей *in cryo* не приводит к изменениям на морфологическом, цитологическом и молекулярном уровнях: число хромосом остается стабильным, картина амплификации фрагментов ДНК с использованием RAPD-, AFLP- и VNTR-маркеров также не изменяется (Hao et al., 2001; Urbanova et al., 2006; Kaity et al., 2008; Liu et al., 2008; Sisunandar et al., 2010). На сегодняшний день не выявлено каких-либо изменений в нуклеотидной последовательности ДНК, вызываемых криохранением и регистрируемых с помощью современных систем ДНК-маркирования (Volk, 2010).

Открытием в области криоконсервации генетических ресурсов можно считать полученные экспериментальные доказательства того, что при длительном воздействии сверхнизких температур в клетках растительных тканей может изменяться профиль метилирования ДНК (Hao et al., 2001; Johnston et al., 2009; Wang, He, 2009). Под метилированием ДНК понимают процесс присоединения метильной группы к цитозину с образованием 5-метилцитозина (Law, Jacobsen, 2010). Метилирование ДНК влияет на экспрессию гена, изменяя вторичную структуру молекулы ДНК и блокируя доступ факторов транскрипции к промоторной зоне гена (Ng, Gurdon, 2008). Метилирование ДНК – важный фактор эпигенетического контроля, который вовлечен в различные биологические процессы, такие как защита от увеличения числа транспозонов, контроль за геномным импринтингом и регуляция экспрессии генов (Zhang et al., 2006). Изменчивость и наследование профилей метилирования ДНК представляют интерес для эпигенетики, которая изучает наследуемые особенности экспрессии генов, вызываемые потенциально обратимыми изменениями хроматина и метилирования ДНК, не сопровождаемые изменениями ее первичной структуры.

Хотя изменение профилей метилирования ДНК потенциально обратимый процесс, остается открытым вопрос, насколько длительны эпигенетические изменения активности генома, вызванные криоконсервацией. Анализ динамики профилей метилирования до и после длительного воздействия жидкого азота необходим для того, чтобы понять, насколько быстро и в какой степени восстанавливается транскриптом сохраняемых растительных меристем в своем первоначальном виде. С другой стороны, если суть различий между криотолерантными и криочувствительными сортами заключается в характере изменений метилирования ДНК до и после хранения в жидком азоте, то по результатам мониторинга этих изменений у сортового материала, закладываемого на длительное хранение, можно прогнозировать степень угрозы для генетической стабильности каждого сохраняемого образца.

Эффективный мониторинг профиля метилирования ДНК в клетках растительных меристем до и после хранения в жидком азоте можно проводить с помощью методов молекулярного маркирования. До настоящего времени исследования профилей метилирования ДНК у эукариот осуществлялись преимущественно на основе AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) с использованием рестриктаз-изошизомеров (Xu et al., 2000; Hao et al., 2001; Yang et al., 2011). Суть метода заключается в использовании свойства изошизомеров некоторых рестриктаз расщеплять молекулу ДНК по соответствующему рестрикционному сайту в зависимости от его метилирования. Так, например, две рестриктазы *MspI* и *HpaII* распознают

в качестве «мишени» одну и ту же последовательность 5'-CCGG, однако различаются по своей чувствительности к метилированию этого сайта рестрикции.

Принцип AFLP заключается в: 1) первоначальном разрезании исследуемой цепи ДНК рестрикционными ферментами, 2) последующем лигировании коротких олигонуклеотидных цепей (адаптеров) к концам рестрикционных фрагментов и, в конечном итоге, 3) избирательном амплифицировании фрагментов ДНК с помощью праймеров комплементарных к адапторам. Если в качестве рестрикционных ферментов на первоначальном этапе процедуры AFLP использовать изоизомеры с разной чувствительностью к метилированию, то получаемые в результате различные спектры амплифицированных фрагментов можно трактовать как различные профили метилирования ДНК. Такая модификация метода AFLP обозначается в специальной литературе как MSAP (methylation-sensitive amplified polymorphism). Этот метод обладает рядом недостатков, к числу которых относится длительная и дорогостоящая лабораторная рутина, связанная с электрофорезом высокого разрешения в полиакриламидном геле.

Целью нашей работы было установить возможность выявления разных профилей метилирования ДНК растительных меристем, сохраняемых *in cryo*, с применением рестриктаз-изоизомеров, с помощью более простой и менее дорогостоящей процедуры ISSR-маркирования. ISSR-метод использует праймеры, комплементарные единичным микросателлитным последовательностям и прикрепленным к их 5' или 3' концу одному-трем основным олигонуклеотидам (якорь) (Zietkiewicz et al., 1994). Этот якорь необходим для того, чтобы праймер связывал только один конец комплементарного SSR-локуса. В зоне между соседними и инвертированными SSR-участками находится огромное количество ампликонов, генерируемых в ходе ПЦР. Предполагается, что если геномная ДНК перед проведением ISSR-анализа будет обработана рестриктазами, разрезающими или не разрезающими один и тот же участок цепи ДНК в зависимости от его метилирования, то полученные в результате ПЦР спектры амплифицированных фрагментов отразят различия в уровне метилирования ДНК у изучаемых образцов. Если таким образом исследовать ДНК одного и того же образца до и после замораживания, можно установить факты появления новых метилированных сайтов или, наоборот, деметилирования ДНК.

Для проверки выдвинутой гипотезы был проведен эксперимент по выявлению изменений профилей метилирования ДНК у образцов разных плодовых культур, вызванных хранением в жидком азоте, с использованием метода MS-ISSR (methylation-sensitive ISSR).

Материалы и методы

Материалом исследования служили вегетативные побеги плодовых культур: яблони (сорта Успенское, № 32-26, Болотовское, Скала), груши (сорта Нежность, Памяти Яковлева, Августовская Роса, Северянка Краснощекая) из коллекции Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений (г. Мичуринск) и вишни (сорта Встреча, Чудо-Вишня), черешни (сорта Исполинская, Мелитопольская Черная) из коллекции Крымской опытно-селекционной станции (г. Крымск).

Черенки длиной 20–25 см нарезали в ноябре–декабре, когда растения находились в состоянии покоя. Для криоконсервации брали черенки длиной 6–8 см, имеющие 2–3 почки. Перед замораживанием черенки и почки подсушивали в течение трех–четырёх недель (в зависимости от сорта) в холодильнике фирмы «HUURE» и низкотемпературном инкубаторе при –5° С, доводя исходный уровень влажности в черенках (45–55%) до необходимого (28–35%). Минимальное количество почек и черенков для закладки на образец в один срок составляло 100 шт. После сушки материал замораживали методом программного замораживания до –30° С с начальной скоростью 0,5° С/мин, затем до –90° С, увеличив скорость замораживания до 1° С/мин, и после этого погружали на длительное хранение в пары азота (–183° С... –185° С).

Для выделения ДНК почки срезали с маркированных веток до и после закладки на замораживание и, с помощью скальпеля, очищали от верхних омертвевших чешуй. Геномную ДНК выделяли из почечных меристем СТАВ-методом по Saghai-Marooft et al. (1984).

Рестриксию 3 мкл геномной ДНК (~300 нг) проводили в общем объеме 15 мкл, содержащем 10,25 мкл H₂O, 1,5 мкл 10x буфера В и 0,25 мкл (1ед.) рестриктазы (*MspI* или *HpaII*). Инкубирование осуществляли в течение 3 ч при 37° С.

Для анализа в пилотном эксперименте использовали один ISSR-праймер с последовательностью (CA)₆(A/G)G). ПЦР-реакцию проводили в термоциклере (БИС, Новосибирск). Для ISSR-анализа реакционная смесь объемом 15 мкл содержала 1x ПЦР-буфер с 1,5 mM MgCl₂, 0,2 mM dNTPs, 0,5 мкМ праймера, одну единицу Taq ДНК-полимеразы и 2 мкл инкубированной рестрикционной смеси, содержащей фрагменты ДНК, разрезанные одной из рестриктаз-изошизомеров.

ПЦР-реакцию проводили при следующем режиме: 5 мин 94° С, 39 циклов (30 с 94°С, 45 с 48° и 1 мин 72°С), заключительный этап – 10 мин 72°С перед охлаждением пробы до 10°С. Амплифицированные фрагменты ДНК разделяли на 1,5% агарозном геле, содержащем 1x TBE (45 mM Трис-борат 1 mM ЭДТА) и 0,5 мг/л этидиум бромид.

Результаты

Эндонуклеазы *MspI* и *HpaII* «узнают» один и тот же сайт рестрикции: 5'-CCGG, но отличаются по чувствительности к метилированию этого сайта. Рестриктаза *HpaII* неспособна распознать сайт, если один или оба цитозина метилированы в двух комплементарных цепях ДНК, но разрезает молекулу, если метилированный цитозин присутствует только в одной из комплементарных цепей. Для *MspI* существенно только метилирование внешнего цитозина, независимо от того, в одной или обеих комплементарных цепях он присутствует. *MspI* разрезает C^{5m}CGG, но не ^{5m}CCGG или ^{5m}C^{5m}CGG (McClelland et al., 1994).

В зависимости от профиля метилирования геномной ДНК изучаемые образцы могут разделяться на четыре группы: 1) ДНК разрезается обеими рестриктазами (*MspI*+/*HpaII*+); 2) ДНК не разрезается ни одной из рестриктаз (*MspI*-/*HpaII*-); 3) ДНК разрезается *MspI*, но не *HpaII* (*MspI*+/*HpaII*-); 4) ДНК разрезается *HpaII*, но не *MspI* (*MspI*-/*HpaII*+). Каждому из этих вариантов соответствуют один или два возможных профиля метилирования сайта рестрикции 5'-CCGG (табл.1).

Таблица 1. Варианты метилирования сайтов рестрикции изошизомеров *HpaII* и *MspI*, выявляемые с помощью комбинированного использования рестриктаз

Активирование (+) /инактивирование (-) рестриктаз	Профиль метилирования сайта рестрикции
<i>Msp I</i> + / <i>Hpa II</i> +	5'-CCGG-3' 3'-GGCC-5'
<i>Msp I</i> + / <i>Hpa II</i> +	5'-C ^m CGG-3' 3'-GGCC-5'
<i>Msp I</i> + / <i>Hpa II</i> -	5'-C ^m CGG-3' 3'-GGC ^m C-5'
<i>Msp I</i> - / <i>Hpa II</i> +	5'- ^m CCGG-3' 3'-GGCC-5'
<i>Msp I</i> - / <i>Hpa II</i> -	5'- ^m C ^m CGG -3' 3'-GGC ^m C ^m -5'
<i>Msp I</i> - / <i>Hpa II</i> -	5'- ^m CCGG -3' 3'-GGCC ^m -5'

На рисунке 1 в качестве примера изображен сайт 5'-CCGG, расположенный между соседними микросателлитными локусами, комплементарными ISSR-праймеру. Если до замораживания этот сайт метилирован как на рис.1, а (5'-^mC^mCGG -3'), то следует ожидать, что геномная ДНК в этом участке не будет разрезана ни одной из двух рестриктаз и участок ДНК, расположенный между двумя соседними микросателлитными локусами, будет успеш-

но амплифицирован как после инкубации с *MspI*, так и после инкубации с *HpaII* (M+H+) (рис. 1, а). Если в результате замораживания сайт 5'-CCGG деметилирован, то он становится мишенью для обеих рестриктаз, которые «разрезают» ДНК-матрицу между соседними участками «посадки» праймера, в результате чего амплификации не происходит: ПЦР-фрагмент, наблюдаемый до замораживания, «исчезает» (M-H-) (рис. 1, б). Этот случай деметилирования в результате замораживания может быть выявлен методом MS-ISSR по присутствию/отсутствию ПЦР-фрагментов согласно схеме, обозначенной в таблице 2 как M+H+/M-H-.

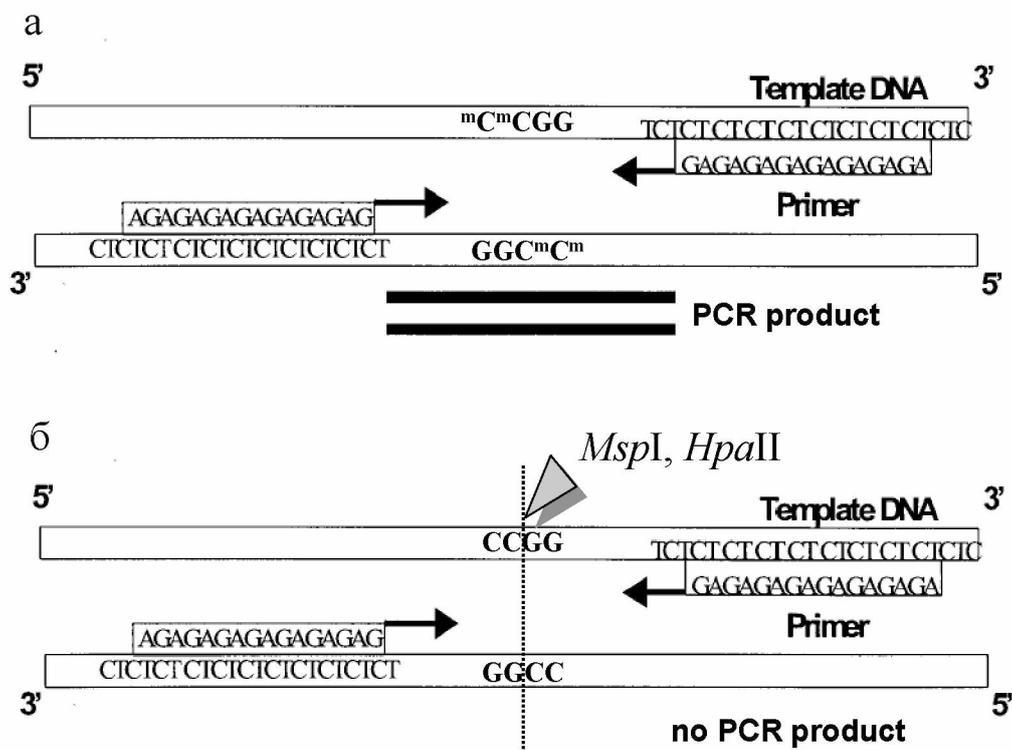


Рис. 1. Принцип MS-ISSR (methylation-sensitive ISSR). Альтернативные варианты ISSR–ПЦР при использовании в качестве матрицы ДНК, предварительно инкубированной с *MspI* или *HpaII*: а – метилированный сайт рестрикции 5'- mC^mCGG не разрезается *MspI* или *HpaII*, ПЦР-фрагмент амплифицируется, б – деметилированный сайт 5'-CCGG служит мишенью для *MspI* или *HpaII*, ДНК-матрица разрезается, ПЦР-фрагмент не амплифицируется.
 Схема ISSR по Pradeep Reddy et al. (2002).

Таблица 2. Возможные варианты изменения профиля метилирования ДНК
 (М и Н обозначают фрагменты, амплифицированные из геномной ДНК, разрезанной соответственно рестриктазами *MspI* и *HpaII*)

Характер изменения профиля метилирования	Присутствие (+) или отсутствие (-) ISSR-фрагмента до / после замораживания
Метилирование*	M-H-/M+H+, M+H-/M+H+, M-H-/M-H+
Деметилирование	M+H+/M-H-, M+H+/M+H-, M-H+/M-H-
Другие	M+H-/M-H-, M-H-/M+H-, M-H+/M+H+, M+H+/M-H+

*Под метилированием здесь подразумевается появление нового метилированного цитозина в одной или двух комплементарных цепях ДНК.

Представленный на рисунке 1 вариант деметилирования ДНК был выявлен в ходе эксперимента с сортами яблони (табл. 3), проанализированными до и после хранения в жидком азоте. У сорта №32-26 ПЦР-фрагмент, успешно амплифицируемый до закладки в жидкий азот, отсутствовал на электрофореграмме после криохранения (М+Н+/М-Н-) (рис. 2). У остальных трех сортов, Успенская, Болотовское, Скала, наблюдалось появление дополнительного ПЦР-фрагмента после обработки ДНК рестриктазой *HpaII* как в эксперименте, так и в контроле. Это свидетельствует о метилировании изучаемого участка ДНК этих сортов, причем профиль метилирования, в отличие от № 32-26, не изменился под действием сверхнизких температур (М-Н+/М-Н+). Примечательно, что, по данным наблюдений 2011 г., жизнеспособность побегов яблони сорта № 32-26 после хранения в парах азота, привитых весной в саду г. Мичуринска, составила $40,0 \pm 12,6\%$, в то время как у сорта Успенское – $83,0 \pm 8,9\%$, а у сорта Болотовское – $82,0 \pm 8,8\%$. Таким образом, число жизнеспособных меристем после криоконсервации у сорта № 32-26, для которого было установлено деметилирование ДНК в результате промораживания, оказалось почти вдвое ниже, чем у сортов, не изменивших профиль метилирования ДНК.

Вариант метилирования ДНК *de novo* был выявлен у груши сорта Нежность: варьирующий ПЦР-фрагмент был амплифицирован только при использовании в качестве матрицы ДНК, обработанной рестриктазой *HpaII* и принадлежащей образцу, подвергнутому воздействию сверхнизких температур (М-Н-/М-Н+, рис. 3). Результаты анализа изменений профиля метилирования ДНК всех изученных плодовых культур после хранения в жидком азоте суммированы в таблице 3.

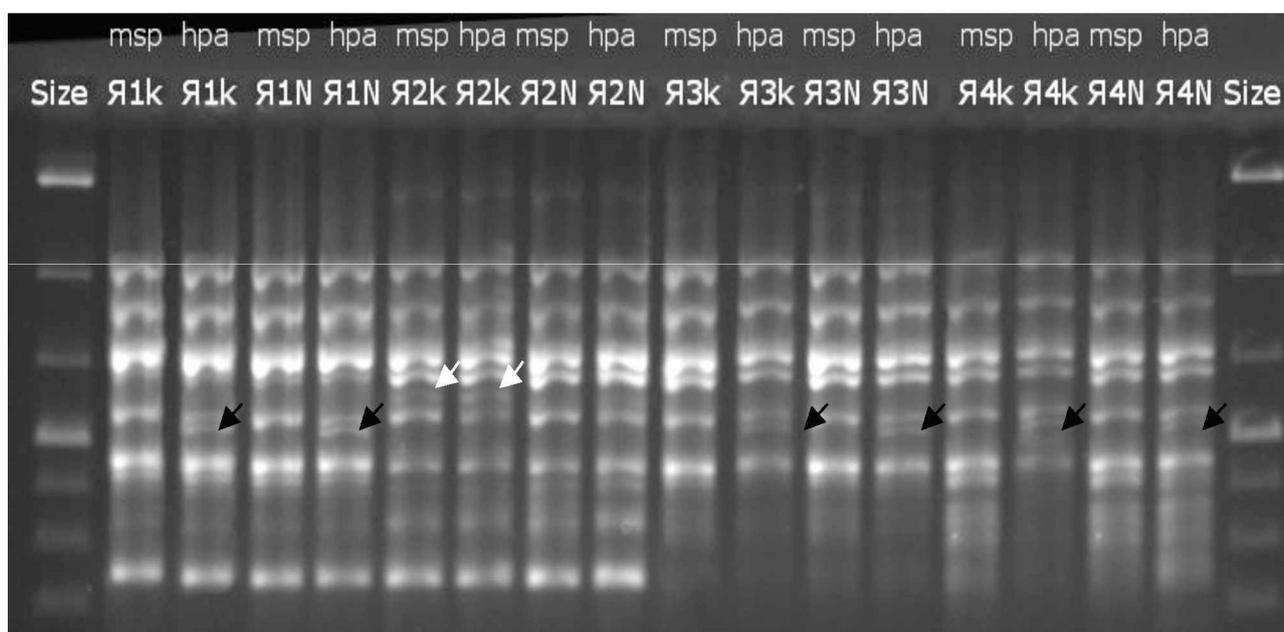


Рис. 2. Электрофореграмма ПЦР-фрагментов, полученных методом MS-ISSR для сортов яблони (Я1–Я4, табл. 3): к – контроль, N – после криоконсервации; msp – ДНК перед проведением ПЦР обработана *MspI*, hpa – *HpaII*. Белой стрелкой обозначен выявленный случай деметилирования ДНК у сорта Я2: ПЦР-фрагмент амплифицируется до замораживания образца, но отсутствует после (М+Н+/М-Н-). Черными стрелками обозначен выявленный профиль метилирования ДНК (М-Н+/М-Н+) у сортов яблони Я1, Я3, Я4, не изменяющийся при криоконсервации.

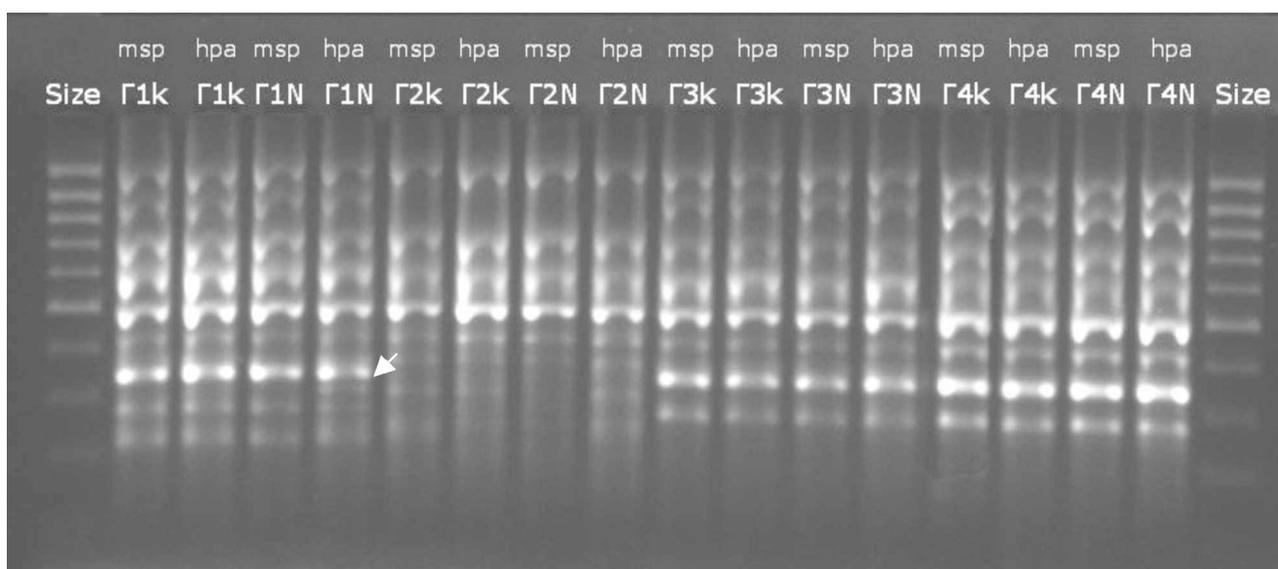


Рис.3. Электрофореграмма ПЦР-фрагментов, полученных методом MS-ISSR для сортов груши (Г1–Г4, табл. 3): k – контроль, N – после криоконсервации; msp – ДНК перед проведением ПЦР обработана *MspI*, hpa – *HpaII*. Белой стрелкой обозначен выявленный случай метилирования ДНК у сорта Нежность (Г1): ПЦР-фрагмент не амплифицируется до замораживания образца, но присутствует после (M–H–/M–H+).

Таблица 3. Изменения профилей метилирования ДНК сортов плодовых культур, вызванные криоконсервацией и выявленные с помощью MS-ISSR

Культура, сорта	Обозначение в анализе	Наблюдаемое варьирование ПЦР-фрагментов в ходе MS-ISSR-анализа	Возможное изменение профиля метилирования ДНК до и после замораживания	
			до	после
Яблоня:				
Успенская	Я1	M–H+/M–H+	Нет изменений	
№ 32-26	Я2	M+H+/M–H– (деметилирование)	5'– ^m CCGG–3' 3'–GGCC ^m –5'	5'–CCGG–3' 3'–GGCC–5'
			5'– ^m C ^m CGG–3' 3'–GGC ^m C ^m –5'	5'–CCGG–3' 3'–GGCC–5'
			5'– ^m CCGG–3' 3'–GGCC ^m –5'	5'–C ^m CGG–3' 3'–GGCC–5'
			5'– ^m C ^m CGG–3' 3'–GGC ^m C ^m –5'	5'–C ^m CGG–3' 3'–GGCC–5'
Болотовское	Я3	M–H+/M–H+	Нет изменений	
Скала	Я4	M–H+/M–H+	Нет изменений	
Груша:				
Нежность	Г1	M–H–/M–H+ (метилирование <i>de novo</i>)	5'–CCGG–3' 3'–GGCC–5'	5'–C ^m CGG–3' 3'–GGC ^m C–5'
			5'–C ^m CGG–3' 3'–GGCC–5'	5'–C ^m CGG–3' 3'–GGC ^m C–5'
Памяти Яковлева	Г2	н.о.*		
Августовская роса	Г3	н.о.		
Северянка краснощекая	Г4	н.о.		

Культура, сорта	Обозначение в анализе	Наблюдаемое варьирование ПЦР-фрагментов в ходе MS-ISSR анализа	Возможное изменение профиля метилирования ДНК до и после замораживания	
			до	после
Вишня:				
Встреча	B1	н.о.		
Чудо-вишня	B2	н.о.		
Черешня:				
Исполинская	Ч1	н.о.		
Мелитопольская черная	Ч2	M+H-/M-H- (метилирование <i>de novo</i>)	5'- ^m CCGG-3'	5'- ^m CCGG-3'
			3'-GGCC-5'	3'-GGCC ^m -5'
			5'- ^m CCGG-3'	5'- ^m C ^m CGG-3'
			3'-GGCC-5'	3'-GGC ^m C ^m -5'

* Не определено. Означает, что использованный в анализе ISSR-праймер не выявляет различий в уровне метилирования ДНК у изучаемых образцов: спектр амплифицированных остается неизменным вне зависимости от обработки ДНК выбранными рестриктазами-изошизомерами (M+H+/M+H+).

Обсуждение

Молекулярные маркеры широко используются для подтверждения аутентичности сохраняемого материала, идентификации его сортовой принадлежности, для исключения возможных ошибок в процессе закладки материала на хранение. В настоящей работе по результатам пилотного эксперимента показано, что метод MS-ISSR (methylation-sensitive ISSR) можно также использовать для оценки изменений профиля метилирования ДНК у образцов плодовых и ягодных культур в результате криоконсервации. Это позволяет осуществлять мониторинг генетической стабильности растительных ресурсов, закладываемых на длительное хранение в условиях низких и сверхнизких температур.

Полученные результаты хорошо согласуются с опубликованной ранее гипотезой о том, что существует корреляция между уровнем метилирования геномной ДНК у разных сортов плодовых культур и их способностью регенерировать после криоконсервации (Johnston et al., 2009). Современные методы высокоэффективной жидкостной хроматографии (HPLC, high performance liquid chromatography) позволяют выявить изменения в пропорциях нуклеозидов, специфичных для ДНК и РНК, выделенных из тканевого образца. Таким образом определяется процентное содержание РНК относительно общего количества нуклеиновых кислот в изучаемой растительной ткани. J. W. Johnston et al. (2009) использовали относительный уровень РНК как показатель общей транскрипционной активности в клетках апикальной меристемы у четырех видов смородины (*Ribes* spp.) до и после замораживания в жидком азоте. С помощью HPLC авторы также определяли пропорцию метилированного цитидина до и после замораживания как показатель общего уровня метилирования ДНК. Было установлено, что реакция на замораживание, оцениваемая по уровню активности транскриптома, у смородины является видоспецифичной и достоверно коррелирует с уровнем метилирования ДНК. Оказалось, что у криотолерантных генотипов смородины уровень метилирования геномной ДНК после хранения в парах жидкого азота достоверно превышает таковой у криочувствительных генотипов. У последних, наоборот, обнаруживается тенденция к деметилированию ДНК. Именно уровень метилирования ДНК, возможно, позволяет условно дифференцировать виды смородины на криочувствительные и криотолерантные в зависимости от процента жизнеспособных меристем, получаемых после хранения в жидком азоте. Например, процент меристем, успешно регенерировавших в нормальные побеги после 6 недель хранения в жидком азоте, составил для *Ribes nigrum* 64%, а для *Ribes ciliatum* – 21% (Johnston et al., 2009).

Изменения профилей метилирования ДНК растительных меристем, анализируемых после промораживания, были зафиксированы также для представителей родов *Citrus*, *Fragaria*, *Prunus* (цит. по: Johnston et al., 2009) и *Malus* (Hao et al., 2001). Это свидетельствует

о том, что обратимые эпигенетические изменения транскрипции ДНК, возникающие в процессе криосохранения, являются универсальным адаптивным механизмом, позволяющим растительным тканям эффективно противостоять физиологическому стрессу, вызванному криоконсервацией. Мониторинг динамики метилирования ДНК образцов вегетирующих частей растений в условиях криоконсервации позволит контролировать генетическую стабильность генофонда растительных ресурсов, закладываемых на длительное хранение.

Список литературы

- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология растений. М., 1964. 18 с.
- Вержук В. Г., Филипенко Г. И., Тихонова Н. Г., Жестков А. С., Лупышева Ю. В., Пупкова Н. А, Михайлова Е. В., Савельев Н. И., Дорохов Д. С. Разработка методов криосохранения генетических ресурсов растений плодовых и ягодных культур // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2009. Т. 166. С. 353–357.
- Высоцкий В. А. Биотехнологические приемы в современном садоводстве // В кн.: Плодоводство и ягодоводство России. М., 2011. Т. 26. С. 3–10.
- Калинин Ф. Л., Сарнацкая В. В., Полищук В. Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. Киев, 1980. 142 с.
- Лозина-Лозинский Л. К. Адаптация и устойчивость организмов и клеток к низким и сверхнизким температурам // В кн.: Очерки по криобиологии. Л., 1972. С. 191–204.
- Forslin P. I, Towill L. E., Waddel J. W. et al. Recovery and longevity of cryopreserved dormant apple buds // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1998. V. 123. № 3. P. 365–370.
- Hao Y. J., Liu Q. L., Deng X. X. Effect of Cryopreservation on Apple Genetic Resources at Morphological, Chromosomal, and Molecular Levels // Cryobiology. 2001. V. 43. P. 46–53.
- Johnston J. W., Benson E. E., Harding K. Cryopreservation induces temporal DNA methylation epigenetic changes and differential transcriptional activity in *Ribes* germplasm // Plant Physiol. Biochem. 2009. V. 47. P. 123–131.
- Kaity A., Ashmore S. E., Drew R. A., Dulloo M. E. Assessment of genetic and epigenetic changes following cryopreservation in papaya // Plant Cell. Rep. 2008. V. 27. P. 1529–1539.
- Law J. A., Jacobsen S. Establishing, maintaining and modifying DNA methylation patterns in plants and animals // Nat. Rev. Gen. 2010. V. 11. P. 204–220.
- Liu Y. G., Liu L. X., Wang L., Gao A. Y. Determination of genetic stability in surviving apple shoots following cryopreservation by vitrification // CryoLetters. 2008. V. 29. P. 7–14.
- McClelland M., Nelson M., Raschke E. Effect of site-specific modification on restriction endonucleases and DNA modification methyltransferases // Nucleic Acids Res. 1994. V. 22. P. 3640–3659.
- Ng R. K., Gurdon J. B. Epigenetic inheritance of cell differentiation status // Cell Cycle. 2008. V.1. P. 1173–1177.
- Pradeep Reddy M., Sarla N., Siddiq E. A. Inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism and its application in plant breeding // Euphytica. 2002. V. 128. P. 9–17.
- Saghai-Marooif M. A., Soliman K., Jorgensen R. A., Allard R. W. Ribosomal DNA spacer length polymorphisms in barley Mendelian inheritance chromosomal location and population dynamics // PNAS. 1984. V. 81. P. 8014–8018.
- Sisunandar, Rival A., Turquay P., Samosir Y., Adkins S. Cryopreservation of coconut (*Cocos nucifera* L.) zygotic embryos does not induce morphological, cytological or molecular changes in recovered seedlings // Planta. 2010. V. 232. P. 435–447.
- Urbanova M., Kosuth J., Cellarova E. Genetic and biochemical analysis of *Hypericum perforatum* L. plants regenerated after cryopreservation // Plant Cell Rep. 2006. V. 25. P. 140–147.
- Volk G. M. Application of Functional Genomics and Proteomics to Plant Cryopreservation // Current Genomics. 2010. V. 11. P. 24–29.
- Wang Z., He Y. Effect of cryopreservation on the development and DNA methylation patterns of *Arabidopsis thaliana* // Life Sci. Journ. 2009. V. 6. No. 1. P. 55–60.
- Xu M., Li X., Korban S. S. AFLP-Based Detection of DNA Methylation // Plant Mol. Biol. Rep. 2000. V. 18. P. 361–368.
- Yang C., Huang Y., Tang Z., et al. Analysis of DNA methylation variation in sibling tobacco (*Nicotiana tabacum*) cultivars // Afr. Journ. of Biotechnol. 2011. V. 10. P. 874–881.
- Zhang X., Yazaki J., Sundaresan A. et al. Genome-wide High-Resolution Mapping and Functional Analysis of DNA Methylation in *Arabidopsis* // Cell. 2006. V. 126. P. 1189–1201.
- Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genomic fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. V. 20. P. 176–183.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 635.61/.63: 631.525:061.52

РОЛЬ МИРОВОЙ КОЛЛЕКЦИИ БАХЧЕВЫХ КУЛЬТУР ВИР В СЕЛЕКЦИИ

Г. А. Теханович, А. Г. Елацкова, Ю. А. Елацков

Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии,
п. Ботаника, Краснодарский край, Россия, e-mail: kos-vir@yandex.ru

Резюме

Изложены результаты изучения коллекции бахчевых культур по основным хозяйственно-полезным признакам, выделены источники устойчивости к болезням, перспективные линии для различных направлений селекции, приведено краткое описание сортов, созданных на станции.

Ключевые слова: бахчевые культуры, источники устойчивости, описание сортов.

THE ROLE OF VIR'S GLOBAL COLLECTION OF CUCURBITACEOUS CROPS IN PLANT BREEDING

G. A. Tekhanovich, A. G. Yelatskova & Y. A. Yelatskov

Kuban Experiment Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
Botanika, Krasnodar Territory, Russia, e-mail: kos-vir@yandex.ru

Summary

The collection of cucurbitaceous crops has been studied in order to assess major useful economic characters. Here the results of this study are presented. Sources of disease resistance have been identified, and promising lines for various breeding purposes have been selected. Also included are brief descriptions of the cultivars bred at the Kuban Station.

Key words: melons, sources of resistance, a description of sorts.

В селекции бахчевых культур важное значение принадлежит мировой коллекции, сосредоточенной во Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Она разнообразна по своему происхождению, ботаническому составу, потенциалу хозяйственно-полезных признаков.

Коллекция бахчевых культур ВИР формировалась в течение многих десятилетий, начиная с 20-х–30-х годов прошлого столетия. В настоящее время она насчитывает 10315 образцов, в том числе арбуза 3084, дыни 4115, тыквы 2463, редких тыквенных 653. Плановые экспедиции ВИР по привлечению образцов бахчевых культур велись на основе разработанной Н. И. Вавиловым теории и практики, изложенной в его фундаментальной работе «Центры происхождения культурных растений» (1965а).

В период организации исследований в ВИРе Н. И. Вавилов, наряду с другими сельскохозяйственными растениями, уделял важное внимание интродукции и изучению бахчевых культур. Об этом свидетельствуют его выдающиеся работы: «Земледельческий Афганистан» (1929); «Бахчевые культуры» (1960а), «Бахчевые культуры Хивинского оазиса» (1960б); «Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений» (1965б); «Линнеевский вид как система» (1965в); «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (1967) и др. Под руководством Н. И. Вавилова проведена значительная работа по созданию теоретических основ селекции и использованию исходного материала. Большой вклад в разработку теоретических основ селекции по бахчевым культурам и их практическому применению внесли ученые ВИР: К. И. Пангало (1937), А. И. Филон (1959, 1982), М. К. Гольдгаузен (1952), Н. Е. Житенева (1930), Э. Т. Мещеров (1984), Т. Б. Фурса (1982),

М. И. Малинина (1960), З. Д. Артюгина (1978), Л. М. Юлдашева. В настоящее время важная работа по изучению коллекции проводится Т. М. Пискуновой и И. В. Гашковой.

При изучении коллекции бахчевых, собранной экспедициями ученых, были выявлены ценные образцы среди культурных видов и их диких родичей, разработана классификация сортового и видового разнообразия, определены основные направления селекции.

Особое значение в селекции приобрела основополагающая работа Н. И. Вавилова «Селекция как наука» (1987), в которой он рассматривает селекцию как науку, как искусство и как отрасль сельскохозяйственного производства. Выделив селекцию в самостоятельную научную дисциплину, обосновав основные разделы, из которых она складывается, он отмечает, что «селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека».

В качестве основных разделов селекции выделены следующие: учение об исходном сортовом, видовом и родовом потенциале (ботанико-географические основы селекции); учение о наследственной изменчивости; учение о роли среды в выявлении сортовых признаков; теория гибридизации; теория селекционного процесса; учение об основных направлениях в селекционной работе; частная селекция.

Вышеперечисленные разделы, отмеченные Н. И. Вавиловым, широко используются при изучении коллекции бахчевых культур с целью выявления перспективного исходного материала для различных направлений селекции (скороспелость, продуктивность, качество, устойчивость к болезням, адаптивность к стрессовым условиям среды), а также в создании новых сортов.

Как известно, одной из важных проблем в селекции является выведение сортов, устойчивых к наиболее распространенным болезням. На Кубанской опытной станции ВИР проведены исследования по оценке коллекции арбуза на устойчивость к фузариозному увяданию на инфекционном фоне. В работу включены образцы, которые, согласно классификации Т. Б. Фурса, относились к разным эколого-географическим группам: русской, американской, западноевропейской, восточноазиатской. Выделены следующие источники устойчивости к фузариозному увяданию: Congo (к-3848), Klondike Stripped Blue Ribbon (к-4246), Charleston Grey (к-4128), Crimson Sweet (к-4297), Summer Field (к-4432), Early Arizona (к-3929) – американская эколого-географическая группа; Степной 64 (к-4107), Таврийский (к-4670), Лотос (к-4929), Целебный (к-4857), Темнокорый 147 (вр. 670), Ранний 152 (к-4350), Отрадокубанский – русская эколого-географическая группа; Цера 6-1-2 (к-4775), Боряна (к-4772) – западноевропейская; Fukuhikari (к-4167), Канго (к-4148) – восточноазиатская группа.

Из дикорастущих форм арбуза из Юго-Западной и Западной Африки по устойчивости выделились: Wild Bitter Tsamma (к-2814), Bethulie (к-4679), образец (к-4900), образцы из Ботсваны: к-5144, 5203, 5212, 5217, сорт кормового арбуза Пектинный (к-3706).

Опасная болезнь арбуза – антракноз (*Colletotrichum lagenarium* Ell. Halls). На инфекционном фоне проведена оценка образцов, относящихся к пяти эколого-географическим группам. По устойчивости выделены образцы из США: Charleston Grey (к-4128), Fairfax (к-4244), Congo (к-3848), Summit (к-4804), Crimson Sweet (к-4297); из Японии: Канго (к-4148), Fukuhikari (к-4167), Ямато крим (к-4098); из Болгарии: Цера 6-1-2 (к-4775). Из сортов отечественной селекции высокой устойчивостью обладали сорта: Таболинский (к-4633), Камызякский (к-4684), Лотос, Холодок (к-4993), Таврийский (к-4670), Отрадокубанский, Родник, Красавчик, а также цельнолистные линии селекции Кубанской опытной станции ВИР (КОС ВИР): ЦЛ 656, ЦЛ 662, ЦЛ 752, ЦЛ 784.

Комплексной устойчивостью к обеим болезням обладают сорта США: Congo (к-3848), Fairfax (к-4244), Crimson Sweet (к-4297), Summer Field (к-4432). Из отечественных сортов: Камызякский, Лотос, Таврийский, Отрадокубанский.

С использованием вышеперечисленных источников выявлены доноры устойчивости к указанным болезням, на основе которых созданы разные по скороспелости сорта: Ранний Кубани, Родник, Ольгинский, Черный принц, Красавчик, Благодатный, Любимчик.

Дыня, как и арбуз – одна из важнейших бахчевых культур, обладает огромным разнообразием и включает большое количество подвидов и разновидностей, различающихся по морфологическим и хозяйственно полезным признакам.

При изучении коллекции особое внимание уделялось выявлению источников, устойчивых к болезням. На инфекционном фоне по устойчивости к мучнистой росе (*Sphaerotheca fuliginea* Poll.) выделены образцы из США: PMR-45 (к-6199), PMR 450 (к-6200), PMR-6 (к-6204), PMR Golden gate (к-6222), PMR Golden cup (к-6223), Rio Gold (к-6921), Edisto (к-6094), Honew dew (к-6201); из Японии: Куруме №1 (к-6202); из Индии: Kutana (к-6205); из Голландии: Ogen (к-5976); из Франции: Qinady (к-1825); из России Таболинка (к-6811). Поражение растений этих образцов не превышало 1 балла.

В отдельные годы на посевах дыни в сильной степени проявляется бактериоз, вызывающая характер эпифитотии. На естественном инфекционном фоне выделены устойчивые к болезни образцы: Десертная (к-4141), Подарок (к-6563), Кубанка 93 (к-5671), Бронзовка (к-4838), Вировка (к-6856), Ранняя Колхозница (к-6679), Ogen (к-5976), Sieger (к-5980), а также селекционные линии: ЖЛ 727, ЖЛ 579.

Важное внимание в работе уделялось выявлению образцов с разной группой спелости – от ультраранних и ранних до поздних и очень поздних. Использование таких образцов в селекции позволяет создать различные по скороспелости сорта, способные расширить период потребления.

Для селекции скороспелых сортов арбуза выделены образцы из Японии с вегетационным периодом 67–70 дней, сочетающие раннеспелость с высокими вкусовыми качествами: Miyako (к-4099), Asahi yamato (к-4160), Fukuhikari (к-4167), Kanro (к-4148), Oniku Kodama (к-4656), б/н (к-4147); из Китая: б/н (к-3794). У них содержание сухого вещества по рефрактометру составляет 9,7–11,2 %, а вкусовая оценка 4,1–4,7 балла. В качестве источников раннеспелости (64–70 дней) заслуживают внимания образцы из США: Aricara (к-3860), New Hampshire midget (к-3781), Taki gem (к-3847), Sweet Princess (к-4433), Grahoma (к-4629). Они достаточно выравнены, имеют яркоокрашенную густо-розовую, малиновую или карминную мякоть хорошего вкуса.

Выделившиеся образцы использовались нами в скрещиваниях для выведения раннеспелых сортов с повышенной продуктивностью, вкусовыми качествами, устойчивостью к болезням.

Сорт Ранний Кубани выведен методом гибридизации Fukuhikari (к-4167) × к-2752 (Южный Алтай). Районирован в Северо-Кавказском, Западно-Сибирском и Восточно-Сибирском регионах. По данным ГСИ, у сорта период всходы–созревание 70–73 дня, средняя урожайность 33 т/га, масса плода 3,4–4,4 кг. Вкусовые качества 4,1–4,5 балла.

Раннеспелый сорт Лидер получен путем гибридизации Miyako (к-4099) × Early Canada (к-2892). Период от всходов до созревания 73–75 дней. Урожайность 44–53 т/га, масса плода 4,0–5,5 кг. Мякоть густо-розовая, нежнозернистая. Вкусовая оценка 4,5 балла. Районирован в 2009 г.

Сорт Ольгинский выведен методом гибридизации Огонек (к-3558) × Early Arizona (к-3929). Относится к группе среднеранних. Период от всходов до созревания 74–80 дней. Средняя урожайность 46 т/га. Масса плода 4,8–6,0 кг. Мякоть густо-розовая и малиновая, зернистая, очень сладкая. Вкусовые качества 4,8–5,0 баллов. Обладает высокой адаптивностью при выращивании в засушливые и влажные годы. Районирован в 2005 г.

В 2010 г. районирован оригинальный раннеспелый сорт Сюрприз, имеющий желтую окраску мякоти. Он выведен индивидуальным отбором из популяции коллекционного образца из Китая (к-3794). Период от всходов до созревания 69–75 дней, урожайность 37–41 т/га. Средняя масса плода 3,7–4,8 кг. Плоды округлые, со светло-зеленым фоном и темно-зелеными узкими полосами. Мякоть зернистая, нежная, сладкая и очень сладкая, желтой окраски. Содержание сухого вещества по рефрактометру 10,0–11,0 %, вкусовая оценка 4,5–4,8 балла.

Для селекции среднеспелых сортов арбуза, сочетающих хорошие продуктивность и вкусовые качества, транспортабельность, устойчивость к болезням, выделены образцы: Calhoun Grey (к-4340), Chilian (к-4088), Congo (к-3848), Charlston Grey (к-4128), Klondike WR-57 (к-4278), Black Diamond (к-4279), Florida Giant (к-4277), б/н (к-4855), Crimson Sweet (к-4297). Они имели достаточно стабильные показатели по содержанию сухого вещества (9,8–13,1 %) и вкусу плодов (4,0–5,0 баллов).

Сочетая адаптивность отечественных сортов к местным условиям выращивания с устойчивостью иностранных, вывели ряд высокопродуктивных сортов арбуза с хорошими и отличными вкусовыми качествами.

Среднеспелый сорт арбуза Родник получен гибридизацией образцов Kanго (к-4140) × Лотос (к-4929). Период от всходов до первого сбора в среднем за три года 86 дней. Урожайность 54,3–67,0 т/га, средняя масса плода 6,2–9,0 кг. Содержание сухого вещества в плодах 11–12 %. Мякоть густо-розовая, зернистая, сладкая и очень сладкая. Вкус 4,5 балла. Транспортабельный и лежкий. Устойчив к фузариозному увяданию и антракнозу. Районирован в 2004 г.

Узким местом в селекции арбуза является недостаток позднеспелых сортов, позволяющих продлить период потребления культуры. На станции создан и включен в Госреестр сорт среднепозднего арбуза Черный принц. Он получен скрещиванием сортов Charlston Grey × Отрадокубанский. Урожайность 52,4–58,5 т/га. Период от всходов до уборки 90–95 дней. Плоды цилиндрической формы, с темно-зеленым фоном и густой сеткой. Средняя масса плода 6,4–7,0 кг, максимальная 9–12 кг. Мякоть сладкая и очень сладкая, зернистая, вкус 4,8–5,0 баллов. Устойчив к фузариозному увяданию и антракнозу, адаптивен к засушливым условиям.

С целью расширения генетического разнообразия ведется работа по изучению наследования важнейших признаков и отбору форм, обладающих генетическими маркерами, идентификации их по наиболее значимым в селекции признакам, а именно, по типу листа, куста, характеру цветения, форме, рисунку и окраске плода, окраске и консистенции мякоти, величине, окраске и рисунку семян. При этом учитываются и важные хозяйственные признаки: вегетационный период, продуктивность, качество плодов, устойчивость к болезням, адаптивность к стрессовым условиям среды.

Для сортовой и гетерозисной селекции выявлены линии арбуза с нерассеченной пластинкой листа – цельнолистные линии (ЦЛ): ЦЛ 656, ЦЛ 662, ЦЛ 752, ЦЛ 784 и др. На основе выделенных линий создано три цельнолистных сорта: Красавчик, Благодатный, Любимчик.

Среднеранний сорт Красавчик получен из линии ЦЛ 784. Период от всходов до созревания 74–80 дней. Образует красивые округлые плоды с полосами средней ширины на светло-зеленом фоне. Мякоть ярко-малиновая, зернистая, сладкая и очень сладкая. Содержит в плодах 10,8–11,5 % сухого вещества. Устойчив к антракнозу. Районирован в 2007 г.

В 2010 г. районирован цельнолиственный среднеспелый сорт Благодатный. Создан на основе линии ЦЛ 656, имеющей светло-зеленый фон и узкие черно-зеленые полосы. Период от всходов до созревания 78–85 дней. Образует шаровидные плоды массой 5,1–6,5 кг. Урожайность 34–42 т/га, содержание сухого вещества 10–11,8 %. Мякоть зернистая, густо-розовая, вкус 4,3–4,7 балла. Адаптивен к засушливым условиям.

Сорт арбуза Любимчик получен на основе цельнолистной линии ЦЛ 662. Относится к группе среднепоздних, период от всходов до созревания 87–95 дней. Плоды массой 6,1–6,5 кг удлинненно-эллиптической формы, с зеленым фоном и темно-зелеными шиповатыми полосами. Кора гибкая, прочная. Мякоть ярко-малиновая, зернистая, сладкая и очень сладкая. Вкус 4,5–4,8 балла. Содержание сухого вещества 11,2–13,0 %, общего сахара 9,7–10,5 %. Урожайность 53,6–59,5 т/га. Устойчив к фузариозному увяданию и антракнозу. Включен в Госреестр селекционных достижений на 2012 г.

При изучении коллекции дыни, обладающей большим потенциалом изменчивости, выделен ряд ценных источников разного направления использования. Для селекции сортов разной группы спелости в коллекции имеется большой набор ультрараннеспелых, раннеспелых, средне- и позднеспелых образцов. Выделены ультрараннеспелые и раннеспелые образцы из Приморского края с вегетационным периодом 56–65 дней: (к-4911, 4940, 4942, 4948, 4977, 4990, 5070, 5362, 5401; из США: Paul Rose (к-249), Surprise (к-277), Perlita (к-6572), Golfstream (к-6725), б/н (к-7027), Persiano (к-6097), PMR-6; сорта отечественной селекции: Вировка (к-6856), Дюймовочка (к-6677), Харьковская ранняя (к-5815), Ранняя колхозница (к-6679), Ранняя 133 (к-6437), Тридцатидневка (к-5096), Геническая (к-6466); селекционные линии: ЖЛ 723, ЖЛ 727.

Для селекции среднеспелых сортов дыни заслуживают внимания образцы отечественной селекции: Десертная (к-4141), Кубанка 93 (к-5671), Подарок (к-6563), Таболинка (к-6811), Лада, Сорок шесть, Гермафродитная; иностранной селекции: Ogen (к-5976), Sieger (к-5980) Голландия; Rio Gold (к-6921), Edisto (к-6094) США, а также женские линии (ЖЛ) селекции КОС ВИР: ЖЛ 579, ЖЛ 597.

Выделены лучшие образцы для селекции позднеспелых сортов: Nonew dew (к-6201, США); Бронзовка (к-4838), Осенняя 6, Молдавская осенняя (к-5878), Славия, Темрючанка из России.

Ряд выделенных образцов дыни использован в скрещиваниях при создании новых сортов. Раннеспелый сорт Золушка получен методом гибридизации (ЖЛ 727 x Золотистая). Период от всходов до созревания 64–70 дней. Средняя урожайность 32 т/га. Плоды шаровидные и коротко-овальные, с нежной сеткой на ярко-желтом фоне, средняя масса плода 1,5–1,8 кг. Мякоть кремовая, нежная, сочная, толщиной 3,0–3,5 см. Содержание сухого вещества 11,8–12,0 %, общего сахара 8,4–10,0 %. Вкусовые качества 4,3–4,7 балла. Устойчив к мучнистой росе и бактериозу. Районирован в 2005 г.

Среднеранний сорт Лакомка выведен на основе линии 685. Период всходы–созревание 68–73 дня. Средняя урожайность 36,2 т/га. Плоды овальные и коротко-овальные, с густой нежной сеткой на желтом фоне, масса плода 1,8–2,1 кг. Мякоть кремовая, нежная, хрустящая, сочная, сладкая, толщиной 3,5–4,0 см. Содержание сухого вещества 13,8–14,7 %, сахаров 12,1–13,6 %. Устойчив к мучнистой росе и бактериозу. Районирован в 2007 г.

Среднеспелый сорт Южанка районирован в Северо-Кавказском и Нижне-Волжском регионах с 1997 г. Создан скрещиванием селекционных линий (Сорок шесть × Гермафродитная). Период всходы–созревание 82–87 дней. Урожайность 27–32 т/га. Плоды округлые и коротко-овальные, средней массой 2,2–2,6 кг, с узкими прерывистыми полосами и нежной густой сеткой. Мякоть толщиной 3,5–4,5 см, хрустящая, сладкая и очень сладкая. Содержание сухого вещества 14,0–16,5 %, общего сахара 12,4–12,8 %. Устойчив к мучнистой росе. Транспортабельный.

Среднеспелый сорт Смуглянка районирован с 2012 г. Получен многократным индивидуальным отбором из сорта Кувшинка (к-6857) наиболее продуктивных растений с высокими вкусовыми качествами плодов. Период от всходов до созревания 80–87 дней. Плоды округлые, массой 2,0–2,3 кг, гладкие и слабосегментированные, с нежной сеткой на ярко-желтом фоне и рисунком в виде серо-зеленых ленточек. Кора кожистая, тонкая. Мякоть толстая, 4,5–5,0 см, кремовая, зернистая, нежная, очень сладкая. Вкус 4,8–5,0 баллов. Семенное гнездо очень малое. Содержание сухого вещества 12,4–14,3 %, общего сахара 10,7–13,0 %, витамина С 19–23 мг/100 г. Урожайность 24,2–33,4 т/га. Относительно устойчив к мучнистой росе и бактериозу. Адаптивен к засушливым условиям.

Развитие селекции на бахчевых культурах показывает, что наиболее удобны для возделывания сорта с малым габитусом растения, а именно, кустовые и короткоплетистые. Такие сорта максимально приспособлены для механизированных междурядных обработок и уборки плодов. В результате многолетней работы были выделены образцы арбуза, дыни и тыквы с кустовым типом растений. Однако во многих случаях признак кустовости тесно связан с малой продуктивностью и низким качеством плодов. Для повышения продуктивности и улучшения качественных показателей кустовых форм была проведена серия циклических скрещиваний, в том числе и беккроссных, с лучшими сортами арбуза, дыни и тыквы отечественной и зарубежной селекции.

В результате напряженных отборов, проведенных в разных поколениях гибридных популяций, выделены компактно-кустовые формы, сочетающие в своем генотипе более высокую продуктивность, лучшее качество плодов с признаками сортов, которые использовались в селекционном процессе. Выделены кустовые линии арбуза: кустовые рассеченнолистные (КРЛ): КРЛ 694, КРЛ 718, КРЛ 732, КРЛ 812; кустовые цельнолистные (КЦЛ): КЦЛ 300, КЦЛ 556, КЦЛ 760; короткоплетистые (КПЛ): КПЛ 882, КПЛ 886.

С использованием кустовой рассеченнолистной линии (КРЛ 732) выведен среднепоздний кустовой сорт арбуза Святослав, районированный в 2009 г. У него период от всходов до созревания 95–106 дней. Урожайность товарных плодов 49,5–56,8 т/га. Средняя масса плода 4,8–6,0 кг, максимальная 7,0–8,0 кг. Плоды округлые, с темно-зеленым фоном и широкими черно-зелеными полосами. Мякоть густо-розовой и малиновой окраски, плотнотернистая, сладкая и очень сладкая. Вкус 4,4–4,7 балла. Устойчив к фузариозу и антракнозу.

У дыни, как и у арбуза, с использованием многократных циклических скрещиваний кустового образца из коллекции ВИР (Bush, к-3910) с лучшими сортами у гибридов выделены перспективные кустовые линии (КЛ): КЛ 309, Кустовая 755, Кустовая 833, имеющие продуктивность и вкусовые качества плодов на уровне стандарта (сорт Колхозница).

В отличие от арбуза и дыни встречаемость кустовых форм у образцов коллекции тыквы твердокорой (*C. pepo*) наблюдается значительно чаще, несколько реже у тыквы крупноплодной (*C. maxima*) и до последнего времени отсутствовала у тыквы мускатной (*C. moschata*).

Нами индивидуальным отбором из популяции коллекционного образца (вр. к-411) получен раннеспелый сорт тыквы твердокорой Кустовая оранжевая, имеющий компактные кустовые растения габитусом 1,0–1,2 м. Плоды ярко-оранжевые, шаровидной и коротко-овальной формы, массой 4,9–6,5 кг. Урожайность 30–40 т/га. Пригоден для механизированного возделывания. Районирован с 1995 г. в четырех регионах (Северо-Западном, Центральном, Волго-Вятском, Западно-Сибирском).

Среди образцов крупноплодной тыквы выделен ряд кустовых форм, поступивших в коллекцию из Южной Америки и США: *Cachi Magnifera* (к-4105), *Zappalito Cachi* (к-4033), *Zappalito* (к-3007) из Аргентины; *Chino* (к-1477) из Чили; *Gold Nugget* (к-3860) из США. Помимо кустовости они обладали многоплодностью и скороспелостью. Основным недостатком их – непрочная кора плодов, которая при созревании растрескивается, низкое содержание сухих веществ и плохие вкусовые качества.

При изучении гибридов от скрещивания лучших районированных сортов, имеющих плетистый тип растения, с кустовыми формами выделен ряд перспективных линий (Кустовая 5, Кустовая 8, Кустовая 11), сочетающих наряду с высокой скороспелостью хорошие вкусовые качества плодов.

Из популяции гибрида Мраморная × *Gold Nugget* выделены растения, на основе которых создан раннеспелый (85–90 дней) сорт Лечебная. Районирован с 1994 г. в семи регионах России. Средний урожай 36,5 т/га, плоды массой 5–7 кг. Содержание сухого вещества в плодах 11,6 %, сахаров 4,7 %, каротина 4,2 мг/100 г. Обладает хорошей лежкостью и транспортабельностью.

В 2009 г. районирован кустовой сорт Мальшка. Получен гибридизацией сортов Мраморная × *Cachi Magnifera* (к-4105). Раннеспелый (80–90 дней), урожайность 28,1–32,4 т/га, содержание сухого вещества 10,3–12,5 %, общего сахара 8,6–9,7 %, каротина 6,5 мг/100 г. Отличается ранним цветением, формированием плодов у основания растений, дружным созреванием.

В 2011 г. передан в госсортоиспытание кустовой порционный сорт тыквы Матрешка, полученный в результате скрещивания Кустовая линия (КЛ 11) × Улыбка. Обладает высокой скороспелостью (80–85 дней) и продуктивностью. Формирует ярко-красные плоды массой 1,8–2,4 кг с содержанием сухого вещества 9,7–12 %, общего сахара 8,0–9,2 %, каротина 6,2 мг/100 г.

В стационарном испытании находится впервые выделенная нами порционная компакнокустовая форма мускатной тыквы (КЛ 745). Образует плоды массой 1,2–2,0 кг с высоким содержанием сухого вещества и каротина.

Как следует из вышеизложенного, наличие разнообразной коллекции бахчевых культур играет важную роль в селекции сортов разного направления использования.

Список литературы

- Вавилов Н. И.* Селекция как наука // В кн.: Теоретические основы селекции. М.–Л.: Госиздат, 1935. С. 1–14.
- Вавилов Н. И.* Бахчевые культуры // Избр. труды. М.–Л., 1960а. Т. 2. С. 292–329.
- Вавилов Н. И.* Возделываемые растения Хивинского оазиса (Ботанико-географический очерк) // Избр. труды. М.–Л., 1960б. Т. 2. С. 102–107.
- Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений // Избр. труды. 1965а. Т. 5. С. 9–107.
- Вавилов Н. И.* Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Избр. труды. 1965б. Т. 5. С. 108–119.
- Вавилов Н. И.* Линнеевский вид как система // Избр. труды. 1965в. Т. 5. С. 233–252.
- Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избр. труды. Л.: Наука, 1967. Т. 1. С. 7–61.
- Вавилов Н. И., Букин Д. Д.* Бахчеводство // В кн.: Земледельческий Афганистан. Л., 1929. С. 408–425.
- Житенева Н. Е.* Мировой сортимент культурных тыкв // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1929–1930. Т. 23. Вып. 3. С. 157–207.
- Пангало К. И.* Селекция бахчевых культур // В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.–Л., 1937. Т. 3. С. 135–194.
- Филов А. И.* Тыква // Бахчеводство. М., 1959. С. 116–155.
- Филов А. И., Фурса Т. Б.* Культурная флора СССР. Тыквенные (арбуз, тыква). М.: Колос, 1982. Т. XXI. 280 с.

**РАЗВИТИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ
НА ДАГЕСТАНСКОЙ ОПЫТНОЙ СТАНЦИИ ВИР
В СВЕТЕ ИДЕЙ Н.И. ВАВИЛОВА**

Б. А. Баташева, К. М. Абдуллаев

Дагестанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии, Дербент, Россия, e-mail: dagestan-vir@rambler.ru

Резюме

Обобщены результаты научно-исследовательской работы сотрудников Дагестанской опытной станции ВИР Россельхозакадемии, отражены основные направления исследований, определены перспективные задачи.

Ключевые слова: мобилизация, изучение, селекция.

**DEVELOPMENT OF PLANT GENETIC RESOURCES INVESTIGATIONS
ON DAGESTAN RESEARCH STATION IN THE LIGHT OF N. I. VAVILOV'S IDEAS**

B. A. Batasheva, K. M. Abdullaev

Dagestan Experimental Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS, Derbent, Russia, e-mail: dagestan-vir@rambler.ru

Summary

The results of scientific research of Dagestan Experimental Station of VIR, Russian Academy of Agricultural Sciences employers are generalized, the main directions of study are reflected, perspective objects are defined.

Key words: mobilization, study, selection.

Целенаправленный сбор, мобилизация, всестороннее изучение и сохранение растительных ресурсов были основными задачами еще начальных этапов развития растениеводства, селекции и генетики в нашей стране. При исключительно широком разнообразии культурной и дикорастущей флоры структурной единицей является «растение», которое, будучи открытой биологической системой, подвержено влиянию биотических и абиотических факторов среды, находящихся в состоянии постоянной динамики. От адекватности изменений процессов метаболизма растительного организма в меняющихся условиях среды зависит способность растений воспроизводить себя в потомстве, а в разрезе сельскохозяйственных культур – урожайность.

Генетически детерминированная потенциальная урожайность реальна при благоприятных для процессов роста и развития условиях, а фактическая урожайность, как правило, ниже. Существенным биологическим свойством сельскохозяйственных растений, снижающим потери урожая, является иммунитет к болезням и вредителям.

Не случайно Н. И. Вавилов в 1935 г. организовал в окрестности г. Дербент опорный пункт (ныне Дагестанская ОС ВИР Россельхозакадемии), самую южную точку в системе ВИР для проведения исследований по проблеме иммунитета зерновых культур. Внимание Н. И. Вавилова привлекла уникальность почвенно-климатических условий выбранной им местности. Территория опорного пункта (опытной станции) площадью 40 га расположена в полупустынной зоне Прикаспийской низменности, в 1300 м от берега Каспийского моря, на 17 м ниже уровня мирового океана. Почвы – светло-каштановые, среднегумусные, глубо-костолбчатые солонцы. Климат сухой, субтропический. Влажность воздуха даже в самые жаркие месяцы не ниже 67 %. Сумма активных температур составляет 3400–4500°C.

Станция с запада ограничена горами, с востока – морем, что создает особый микроклимат. Сочетание высокой температуры воздуха с повышенной атмосферной влажностью,

отсутствие низких отрицательных температур в зимние месяцы благоприятствуют развитию патогенной микрофлоры и насекомых-вредителей. Ежегодно достаточно высокий, часто эпифитотийный уровень естественного инфекционного фона болезней и развития насекомых позволяет проводить скрининг образцов сельскохозяйственных культур по устойчивости к вредным организмам.

Н. И. Вавилов считал Дагестан одним из интересных регионов видообразования культурных растений, в том числе пшеницы и ячменя. В условиях этой естественной природной лаборатории сложились многочисленные оригинальные виды и популяции дикорастущих растений, а в процессе многовекового возделывания возникли многие окультуренные формы и местные сорта.

Осенью 1935 г. на Дербентском опорном пункте произвели первый посев мировой коллекции пшеницы ВИР, собранной научными экспедициями Института растениеводства как за границей, так и в СССР. С 1937 г. круг культур, поддерживаемых и изучаемых на опорном пункте, был расширен за счет коллекций ячменя, овса, проса, зернобобовых и других полевых культур. В 1952 г. начались исследования с овощными культурами, в 1962 г. собрали небольшую ампелографическую коллекцию стародавних и местных сортов винограда. В 1966 г. впервые в нашей стране начаты исследования новой зерновой культуры – тритикале.

В настоящее время на станции функционируют три научных подразделения: отдел частной генетики и генресурсов пшеницы, лаборатория генресурсов тритикале, ячменя и овса, лаборатория генресурсов овощных, плодовых культур и винограда.

Основными направлениями исследований мировой коллекции пшеницы были и остаются мобилизация, поддержание, агробιологическое изучение, агроэкологическая классификация, генетическое и иммунологическое изучение генетических ресурсов. Вся мировая коллекция пшеницы из 70 стран всех континентов прошла через руки научно-технического персонала отдела частной генетики и генресурсов пшеницы Дагестанской опытной станции. Выполнены фундаментальные разносторонние исследования мировой коллекции пшеницы, послужившие основой для разработки вопросов агроэкологической классификации, систематики, биологии цветения, теории селекции, гетерозиса, иммунитета и частной генетики. Результаты многолетних разноплановых широкомасштабных научных исследований обобщены в монографиях доктора биологических наук, профессора А. А. Альдерова: «Генетика короткостебельности тетраплоидных пшениц», «Теоретические и прикладные аспекты исследований генетических ресурсов рода *Triticum* L. в Дагестане». В настоящее время в отделе сохранены все основные направления исследований. Ежегодно на станции поддерживаются в живом виде более 10 тыс. образцов пшеницы и ее ближайших родичей – эгилопсов, осуществляется агробιологическая оценка более 2 тыс. образцов.

Проводится изучение селекционной ценности основных вариантов внутривидовой изменчивости мировой коллекции различных культур по скорости развития, высоте растений, устойчивости к грибным болезням; выявляются и изучаются высокопродуктивные формы с последующим определением вклада разных селекционно-ценных признаков, в том числе и вышеприведенных, в формирование урожая.

Исследуется генетический контроль ряда селекционно-ценных и адаптивно важных признаков пшеницы: скорость развития, устойчивость к грибным болезням, полегаию и засолению.

В 1985–2012 гг. на Дагестанской опытной станции изучали устойчивость образцов тетраплоидных видов пшеницы к мучнистой росе и характер наследования этого признака. Современная селекция на устойчивость мягкой пшеницы к мучнистой росе основана на поиске и интрогрессии в ее геном эффективных генов устойчивости типа *Pm4* и *Pm 4^b*, но рядом авторов показано наличие вирулентных к ним рас патогена. Исследования, проведенные на станции кандидатом с.-х. наук М. А. Ахмедовым, свидетельствуют о том, что тетраплоидные пшеницы обладают множеством других генов, эффективных на взрослых стадиях развития, которые обуславливают хлоротический тип устойчивости (Ахмедов, 1998). Автор предполагает, что перенос в геном целых хромосом тетраплоидов с эффективными генами устойчивости с помощью моносомных линий мягкой пшеницы мог бы стать весьма эффективным методом борьбы с мучнистой росой.

В 2011 г. М. А. Ахмедовым созданы и предложены для включения в селекционные программы 4 донора короткостебельности и крупноколосости пшеницы твердой: АМА 20588 t 70-75, АМА 11855 t 85-90, АМА 11855 ветвистый 90-95, АМА 11855 ветвистый 75-80.

Весьма актуальной остается проблема происхождения пшеницы и ее взаимоотношений с ближайшим родичем – родом *Aegilops*. На полях Дагестанской ОС ВИР в течение многих лет наблюдаются спонтанные эгилопсно-пшеничные гибриды. Их возникновению благоприятствуют климатические условия региона, близкое расположение посевов обеих культур, а также открытое цветение эгилопсов. Изучение спонтанных гибридов и их систематизация позволят раскрыть пути эволюции родов *Aegilops* и *Triticum*. В 2008 г. канд. биол. наук М. Х. Белоусовой выделены два эгилопсно-пшеничных амфиплоида, устойчивых к мучнистой росе, бурой и желтой ржавчинам, интересные для использования в селекции пшеницы.

Лаборатория генресурсов тритикале, ячменя и овса занимается мобилизацией, сохранением, поддержанием в живом виде мирового генофонда тритикале, ячменя и овса, комплексным изучением этих культур с целью выделения источников селекционно-ценных признаков. Кроме того, в задачи исследований входят расширение генофонда тритикале путем создания новых форм, источников и доноров ценных признаков, сортов, а также разработка наиболее эффективных методов селекции и семеноводства.

Научно-исследовательская работа с тритикале на Дагестанской ОС ВИР начата с 1966 г., когда в коллекции ВИР насчитывалось не более двух десятков амфиплоидов. При содействии М. М. Якубцинера, В. Ф. Дорофеева, А. Ф. Мережко, У. К. Куркиева и др. была развернута работа по привлечению зарубежного и отечественного коллекционного материала и получению новых форм амфиплоидов на основе использования разнообразного генофонда пшеницы и ржи, сосредоточенного в ВИРе. В настоящее время генофонд тритикале насчитывает более 4 тыс. образцов, из которых 3910 занесены в основной каталог, 695 из них получены на станции.

Непосредственно на станции и в других селекционно-опытных учреждениях с использованием материала станции создано более 20 сортов тритикале, 12 из них районированы в различных регионах России и ближнего зарубежья. В 2009 г. созданы и предложены для селекции доноры короткостебельности гексаплоидной тритикале: ПРАГ 199, ПРАГ 483, ПРАГ 511, ПРАГ 530 и ПРАГ 536, сочетающие низкорослость с повышенной продуктивностью и высоким качеством зерна. С целью создания нового исходного материала проводятся внутри- и межвидовая, а также межродовая гибридизация с включением новых сортов тритикале, ржи и пшеницы с последующим отбором ценных генотипов. В 2010 г. на государственное сортоиспытание передан новый сорт тритикале – ПРАГ 7. В 2009 г. старшим научным сотрудником лаборатории канд. биол. наук К. У. Куркиевым защищена диссертационная работа «Генетические аспекты селекции короткостебельных гексаплоидных тритикале» на соискание ученой степени доктора биологических наук. В работе, посвященной частной генетике гексаплоидных форм тритикале, вскрыты закономерности наследования и изменчивости высоты растения, анализируется селекционная ценность генов короткостебельности, которые послужат основой для развития сравнительной генетики, теоретическим фундаментом для научной селекции низкорослых, устойчивых к полеганию сортов интенсивного типа (Куркиев и др., 2006; Куркиев, Куркиев, 2008). Впервые на основе изучения мировой коллекции гексаплоидной тритикале с различным хромосомным составом проведено всестороннее генетическое и селекционное изучение признака высота растения, показана генетическая структура популяции гексаплоидных тритикале по высоте растения, выделены и идентифицированы гены короткостебельности с различным характером наследования, проанализирована селекционная ценность генов низкорослости, созданы высокопродуктивные, устойчивые к полеганию линии гексаплоидной тритикале, рекомендуемые для использования в селекции высокопродуктивных сортов в различных агроэкологических условиях выращивания.

В 2012 г. обобщены результаты многолетних (1984–2008 гг.) разносторонних лабораторно-полевых исследований ячменя культурного, проведенных на базе Дагестанской опытной станции канд. биол. наук Б. А. Баташевой. Защищена диссертация «Перспективы повы-

шения продуктивности ячменя в Дагестане на основе изучения генетических ресурсов культуры» на соискание ученой степени доктора биологических наук.

Впервые в условиях короткого дня, подзимнего посева, орошаемого земледелия, высокого естественного инфекционного фона и засоления почв южно-плоскостной зоны Дагестана проведено комплексное изучение внутривидового разнообразия мировой коллекции ячменя культурного по адаптивно важным признакам. Выявлен широкий внутривидовой полиморфизм ячменя культурного по длине вегетационного периода, высоте растений, устойчивости к мучнистой росе, карликовой ржавчине, полосатой пятнистости, шведской мухе и засолению.

Установлено, что в Южном Дагестане фактором, существенно лимитирующим продуктивность ячменя, является повреждение шведской мухой. Устойчивость к вредителю определяется морфологическими особенностями колоса и сопряженностью периода лёта мухи с фазой колошения растений. В условиях региона средне- и позднеспелые сорта более устойчивы, чем скороспелые; двурядные ячмени повреждаются меньше, чем шестирядные. Результаты исследований по развитию и вредоносности шведской мухи в регионе, разнообразию ячменя культурного по устойчивости к ней обобщены в монографии Б. А. Баташевой и А. А. Альдерова (2005) «Внутривидовое разнообразие ячменя культурного (*H. vulgare* L.) по устойчивости к шведской мухе (*Oscinella pusilla* Meig.)».

Наиболее вредоносная болезнь ячменя в Дагестане при эпифитотийном развитии – полосатая пятнистость листьев (Баташева, 2011). Выделен устойчивый к патогену сорт Scarlett (к-30469, Германия), изучен характер наследования, установлен дигенный контроль признака. Выделены источники устойчивости к мучнистой росе и карликовой ржавчине.

Установлено, что группа голозерных разновидностей ячменя (*coeleste* и *nudum*) проявляет повышенную солеустойчивость по сравнению с группой пленчатых разновидностей (*distichon* и *vulgare*) (Баташева, Альдеров, 2005). У местного дагестанского образца к-15019 выявлен дигенный контроль признака солеустойчивости.

В результате многолетних исследований мировой коллекции ячменя культурного и внутривидовой гибридизации выделен и создан новый ценный исходный материал для селекции. Получены линии с новым морфотипом колоса и с опадающими по мере созревания остями. Новый материал передан в коллекцию ВИР и используется в селекционных программах других научно-исследовательских учреждений.

Создан сорт озимого ячменя Дагестанский золотистый, внесенный в 2001 г. в Государственный реестр и допущенный к возделыванию в Северо-Кавказском регионе Российской Федерации. Сорт характеризуется устойчивостью к полеганию, шведской мухе, отличается хорошей продуктивной кустистостью, крупнозерностью и урожайностью (Баташева, 2010). Дагестанская ОС ВИР – единственный оригинатор сорта, занимается первичным семеноводством, производит семена высших репродукций (суперэлита, элита).

Научные исследования в лаборатории генресурсов овощных, плодовых культур и винограда начаты в 1952 г. с агробиологического изучения мировой коллекции овощных культур. Ежегодно на станции высеваются более 400 образцов овощных и малораспространенных культур с целью восстановления всхожести, поддержания в живом виде, получения семян новых репродукций. В течение многих лет по широкому спектру признаков изучается коллекция цветной капусты. На станции канд. с.-х. наук Е. Г. Гаджимустапаевой совместно с научными сотрудниками ВИР создано 5 сортов овощных культур, районированных в различных регионах России: кочанный салат Клавира, капуста китайская Пава, капуста пекинская Ворожея, декоративная капуста Карменсита и Афродита. В 2012 г. на юсортотипирование переданы новые сорта цветной капусты Агния и Шаласи (Гаджимустапаева, 2010, 2011).

На станции поддерживается в живом виде ампелографическая коллекция винограда, которая насчитывает 320 культурных сортов и 25 дикорастущих форм. Создание коллекции было начато с экспедиционных обследований территории Кавказа под руководством канд. с.-х. наук П. М. Пирмагомедова, сбора стародавних сортов и диких форм, обмена с другими научными учреждениями.

В 2001 г. сотрудниками станции (канд. с.-х. наук К. М. Абдуллаев, канд. с.-х. наук М. А. Ахмедов, канд. биол. наук А. З. Шихмуратов) под руководством д-ра биол. наук, проф. А. А. Альдерова организована экспедиция по Южному Дагестану с целью сбора местных стародавних сортов плодовых культур (груша, яблоня, айва, черешня, абрикос), в результате чего заложен коллекционный сад в составе 90 образцов (ОПХ «Красная звезда»).

Систематически Дагестанской опытной станцией проводятся экспедиции по обследованию районов Южного Дагестана (Дербентский, Табасаранский, Магарамкентский, Сулейман-Стальский и Курахский районы) и сбора дикорастущих форм и местных популяций зерновых, кормовых, лекарственных растений. Собран ценный материал пряно-вкусовых, лекарственных, злаковых и кормовых культур. Экспедиционный материал передан в группу интродукции ВИР. В 2009–2011 гг. сотрудники станции принимали участие в российско-японской и совместных с отделом агроботаники ВИР, Институтом ботаники им. В. Л. Комарова и ВНИИ защиты растений экспедициях по сбору диких родичей злаковых, кормовых, овощных, технических, лекарственных, малораспространенных и плодовых культур в Южном Дагестане.

Сотрудники станции участвуют в работе международных, российских и региональных научно-практических конференций.

Первостепенными задачами Дагестанской ОС ВИР Россельхозакадемии как основной зерновой станции в системе ВИР и сегодня остаются мобилизация, целенаправленный сбор и сохранение, поддержание в живом виде образцов мировой коллекции сельскохозяйственных культур и их диких родичей; комплексное изучение; выделение, создание источников и доноров селекционно-ценных признаков; исследование характера их наследования. Расширен спектр изучаемых признаков адекватно глобальному изменению климата. Особое внимание уделяется повышению адаптивного потенциала создаваемых форм, экологическим посевам, устойчивости к неблагоприятным биотическим (патогенная микрофлора, вредители) и абиотическим (низкие и высокие температуры, атмосферная и почвенная засуха, засоление) факторам среды. Только сорт с высоким адаптивным потенциалом может гарантировать получение стабильно высоких урожаев.

Все научно-исследовательские программы, осуществляемые научно-техническим персоналом, аспирантами и соискателями на базе станции со времен ее создания направлены на воплощение идей великого Н. И. Вавилова. Направления исследований не только сохранены, но и получили дальнейшее развитие в соответствии с научно-техническим прогрессом и потребностями народного хозяйства.

Список литературы

- Ахмедов М. А. Устойчивость *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl. к популяции мучнистой росы и особенностям ее наследования // Генетика. 1998. Т. 34. № 10. С. 1376–1382.
- Баташева Б. А. Новый сорт озимого ячменя для условий Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2010. № 1. С. 17–19.
- Баташева Б. А. Полосатая пятнистость листьев ячменя в Южном Дагестане // Вестн. РАСХН. 2011. № 2. С. 58–59.
- Баташева Б. А., Альдеров А. А. Устойчивость растений ячменя к солевому стрессу // С.-х. биол. 2005. № 5. С. 56–60.
- Гаджимустапаева Е. Г. Урожайность и качество урожая капусты цветной в зависимости от сроков посева и посадки в условиях Южного Дагестана // Проблемы развития АПК региона. 2010. № 4 (4). С. 24–28.
- Гаджимустапаева Е. Г. Скороспелость озимой капусты цветной (*Brassica cauliflora* L.) в условиях Южного Дагестана // Проблемы развития АПК региона. 2011. № 2 (6). С. 7–10.
- Куркиев К. У., Куркиев У. К. Селекционно-ценные, устойчивые к полеганию линии гексаплоидного тритикале // Зерн. хоз-во. 2008. № 1–2. С. 51–53.
- Куркиев К. У., Куркиев У. К., Альдеров А. А. Генетический контроль короткостебельности гексаплоидных тритикале (*Triticosecale* Wittm.) // Генетика. 2006. Т. 42. № 3. С. 369–376.

**ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ
СЕКЦИИ *PETOTA* DUMORT. РОДА *SOLANUM* L.,
СОХРАНЯЕМЫЕ В ГЕРБАРИИ ВСЕРОССИЙСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА РАСТЕНИЕВОДСТВА
ИМ. Н. И. ВАВИЛОВА¹**

А. Б. Овчинникова, И. Г. Чухина, Т. А. Гавриленко

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: annaspb.83@mail.ru

Резюме

Ниже публикуется исследование по типификации ряда таксонов секции *Petota*, рода *Solanum*, описанных С. В. Юзепчуком и С. М. Букасовым. Обнародованы типовые материалы по тетраплоидным культурным видам, выделено 8 лектотипов.

Ключевые слова: номенклатурные типы, секция *Petota*, род *Solanum*.

**TYPE SPECIMENS OF CULTIVATED SPECIES OF POTATO
SECTION *PETOTA* DUMORT. GENUS *SOLANUM* L.,
KEPT IN THE HERBARIA OF N. I. VAVILOV
ALL-RUSSIAN RESEARCH INSTITUTE OF PLANT INDUSTRY**

A. B. Ovchinnikova, I. G. Chukhina, T. A. Gavrilenko

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: annaspb.83@mail.ru

Summary

A revision of S. Juzepczuk's and S. Bukasov's authentic materials of the genus *Solanum* section *Petota* (*Solanaceae*) kept in the Herbaria WIR was done. Data on the type material of the two cultivated tetraploid species are published and eight lectotypes are designated.

Key words: type specimens, section *Petota*, genus *Solanum*.

В первой половине XX века Гербарий Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (WIR) пополнился оригинальной коллекцией культурных видов картофеля, которая была собрана С. В. Юзепчуком и С. М. Букасовым во время экспедиций ВИР в страны Южной Америки в 20-е годы. Данная коллекция послужила первичным материалом, на основе которого были описаны новые таксоны для группы культурных видов (Юзепчук, Букасов, 1929; Букасов, 1930, 1933, 1936, 1937, 1978; Лехнович, 1971; 1983; Костина, 1991; Горбатенко, 2006; Hawkes, 1990; Ochoa, 1990, 1999; Huaman, Spooner, 2002 и др.).

К типовым материалам представителей секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. обращались разные авторы (Коровина, 1985; Черноморская, 1991; Лехнович, 1971, 1983; Овчинникова и др., 2009; Hawkes, Hjerting, 1989; Ochoa, 1990, 1999; Ovchinnikova et al., 2011). Тем не менее, наше последнее исследование показало, что необходима дополнительная типификация названий ряда таксонов данной группы.

Нами проведена ревизия коллекции номенклатурных типов для таксонов внутривидового ранга культурных видов картофеля секции *Petota* рода *Solanum*, которая хранится в гербарии WIR. В настоящей статье обнародованы типовые материалы для 1 подвида, 1 разновидности и 3

¹ Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 12-04-32250 мол-а.

форм андийского тетраплоидного картофеля *S. andigenum* Juz. et Buk., а также для 1 разновидности и 2 форм чилийского тетраплоидного картофеля *S. tuberosum* L.

1. *S. andigenum* Juz. et Buk. subsp. *tarmense* Buk. et Lechn. 1933, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 58, с. 50.

Таксон описан по материалам, выращенным из Перуанских образцов. В тексте первоописания указано: «...Возделывается в районе Тарма и Нуансаю. Юзепчук №№ 179а, 191b, 602b, сеянец 15 от № 610 – из Нуансаю, образец из Тарма (3156) без номера (по-видимому, у Тарма А оттенок более фиолетовый, чем у Тарма В, у В стебель сильнее окрашен и доли уже, цвет позже?) и другие...» (Букасов, 1933).

В более ранней публикации А. Б. Овчинниковой с соавторами (Ovchinnikova et al., 2011, стр. 126) в качестве лектотипа для *S. andigenum* subsp. *tarmense* был процитирован гербарный лист № 587в: «...Type: cultivated in Leningrad from tuber accession collected in Peru Pasco: Cerro de Pasco, 1929, *S. Juzepczuk 587b*, 1929, *V. S. Lekhnovich [4320]* (lectotype, WIR!, designated by Lekhnovich, 1983: 46...», *nomen superfl.* Этот гербарный лист был назначен В. С. Лехновичем (1983) в качестве лектотипа для данного таксона. Как указано выше, впервые этот подвид был описан С. М. Букасовым в 1933 году и в первоописании автор цитировал другие пять гербарных образцов. Во время ревизии аутентичного гербарного материала в гербарии WIR нами был обнаружен процитированный С. М. Букасовым (1933) лист № 79а, который был выбран нами в качестве лектотипа.

Lectotypus (Ovchinnikova, hic designatus): «№ 179а (8120), Peru, Huancayo, WIR-38490ж, репродукция близ Ленинграда, 1928, *S. Juzepczuk*» (WIR!).

2. *S. andigenum* Juz. et Buk. f. *caiceda* Buk. 1930, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 47, с. 208.

Таксон описан по материалам, выращенным из Колумбийских образцов. В тексте первоописания С. М. Букасов (1930) пишет: «...Возделывается широко по всей Колумбии и является наиболее распространенной формой, преимущественно в районах, примыкающих к Центральной Кордильере Колумбии, где является основной формой, и на плоскогорьях Кундинамарки и Бойяки. Деп. Воуаса (Бойяка), Сленага (Сиенага) близ Тунжа (Тунха); деп. Кундинамарка в окрестностях Вогота: Фонтибон, Фagua, Чипаке (Чипаке), Фасататива, Динтел; деп. Толима (Толима): Ибаге (Ибаге); деп. Калдас: Термаles; деп. Антиокула (Антиокия): Медельин (Медельин), Санта Елена (Санта Елена); деп. Сауса (Каука): Попайян (Попайян). Образцы №№ 22, 24, 25, 26а, 28а, 34, 36д, 38а, 41авс, 49в, 54д, 55д, 58, 60, 70а, 71, 72а, 78а, 79, 80, 81а, 82, 85а, 86, 91, 92, 93, 95, 96, 100, 101, 102, 103, 104, 108, 109...».

В более ранней публикации А. Б. Овчинниковой с соавторами (Ovchinnikova et al., 2011, стр. 126) в качестве лектотипа для *S. andigenum* f. *caiceda* был процитирован гербарный лист № 49b: «...Cultivated in Leningrad from tuber accession 4039 collected in Colombia (Cundinamarca: Chirapue, *Anon. [S. Bukasov] 49b*), 1931, *S. Juzepczuk [49b]* (lectotype, WIR! [WIR-38498], designated here)...». Однако данный экземпляр был собран в 1931 году, спустя один год после обнародования таксона, и является очередной репродукцией типового материала. В качестве лектотипа должен быть выбран более ранний гербарный лист.

Lectotypus (Ovchinnikova, hic designatus): «№ 49b, Colombia (Cundinamarca, Chirapue), репродукция близ Ленинграда № 4039, WIR-38498, 1929, *S. Bukasov*» (WIR!).

3. *S. andigenum* Juz. et Buk. f. *ancacc-maquín* Buk. et Lechn. 1933, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 58, с. 63.

Таксон описан по материалам, выращенным из Перуанских образцов. В тексте первоописания указано: «...Возделывается в деп. Кузко: Юнсау рампа, Пороу, Сонско хуичай, С. Јеронимо; Асомаю: Потасанчи. "Орлиная лапа" имеет малые пыльники (7516-7517). У № 1306 клубни удлиненные, желтые с синей бровью...» (Букасов, 1933).

В публикации А. Б. Овчинниковой с соавторами (Ovchinnikova et al., 2011, стр. 127) в качестве лектотипа ошибочно выбран гербарный лист № 1306: «...Type Cultivated in Leningrad from tuber accession collected in Peru (Cuzco Ppicacc, Huaypun, *S. Juzepczuk 1306*), no date. *S. Juzepczuk [1306]* (lectotype, WIR! [WIR-37560], designated here)...» без указания даты сбора образца. При этом в гербарии ВИР хранится гербарный лист *S. andigenum* f. *ancacc-*

maquin № 1306, собранный в 1931 году, который и должен быть выбран в качестве лектотипа, опубликованного в 1933 году таксона (Букасов, 1933).

Lectotypus (Ovchinnikova, hic designatus): «№ 1306 (8646), Peru, Cuzco, Hуaypun, Pricacc, WIR-37559, репродукция близ Ленинграда, 1931, S. Juzepczuk» (WIR!).

4. *S. andigenum* Juz. et Buk. f. *bifidum* Buk. et Lechn. 1933, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 58, с. 71.

Таксон описан по материалам, выращенным из Боливийских образцов. В тексте первоописания С. М. Букасов (1933) пишет: «...Юз. 1783. La Paz под названием Cjati...».

В публикации А. Б. Овчинниковой с соавторами (Ovchinnikova et al., 2011, стр. 128) в качестве лектотипа *S. andigenum* f. *bifidum* был выбран гербарный лист № 1783: «...Type: cultivated in Leningrad from tuber accession 4618/3546 collected in Bolivia (La Paz, S. Juzepczuk 1783), 1931, S. Juzepczuk [1783] (lectotype, WIR!, designated here)...», на гербарной этикетке данного листа указано местное название образца Munda. При этом в протологе (Букасов, 1933) указано, что данному таксону соответствует местный сорт Cjati. Во время инвентаризации аутентичного материала нами был обнаружен гербарный лист *S. andigena* f. *bifidum* с номером № 1783, местное название которого было отмечено как Cjati. Этот лист следует назначить лектотипом данного таксона.

Lectotypus (Ovchinnikova, hic designatus): «№ 1783, "Cjati", Bolivia, La Paz, reproduced near Leningrad from namber 4605/3530, 1931, S. Juzepczuk» (WIR!).

5. *S. andigenum* Juz. et Buk. var. *socco-huaccoto* Buk. et Lechn. 1933, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 58, с. 63.

Таксон описан по материалам, выращенным из Перуанских образцов. В тексте первоописания указано: «...Возделывается в деп. Cuzco: Yuncaу rampa, Poroу, Soncco huichay, S. Jeronimo; Acomaу: Pomacanchi. Юзепч. № 1227, 1253 и другие...» (Букасов, 1933).

Lectotypus: (Ovchinnikova et al. Botanical Journal of the Linnean Society. 2011, 165, 107–155.): «№ 1227, Peru (Cusco), репродукция близ Ленинграда 4381/3322, WIR-37243, S. Juzepczuk» (WIR!).

Во время инвентаризации аутентичного материала в гербарии WIR для *S. andigenum* var. *socco-huaccoto* найден еще один гербарный лист, процитированный в первоописании (Букасов, 1933), который может быть обозначен в качестве синтипа.

Syntypus: «№ 1253, "Tccomina", Peru, Cuzco, Acomaу, репродукция близ Ленинграда 4527/3350, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!).

6. *S. tuberosum* L. var. *chilotanum* Buk. et Lechn. 1930, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 58, с. 80, рис. 23.

Таксон описан по материалам, выращенным из Чилийских образцов. В тексте первоописания указано: «...Возделывается на острове Chiloe: Ancud, Юз. 1938, 1939, 1969, 1955, 1954, 1951, 2023...» (Букасов, 1933).

В более ранней публикации А.Б. Овчинниковой с соавторами (Ovchinnikova et al., 2011, стр. 129) в качестве лектотипа *S. tuberosum* var. *chilotanum* был выбран гербарный лист № 1938: «...Type Cultivated in Leningrad from tuber accession collected in Chile (Chiloe Island, Ancud, S. Juzepczuk 1938), 1930, S. Juzepczuk [1938] (lectotype, WIR!, designated here)...», собранный в 1930 году. В результате ревизии аутентичного материала в гербарии WIR нами обнаружен лист *S. tuberosum* var. *chilotanum* № 1938, собранный в 1929 году. В данном случае в качестве лектотипа предпочтительнее выбрать более ранний гербарный лист.

Lectotypus (Ovchinnikova, hic designatus): «№ 1938, "Para americana", Chiloe, Ancud, репродукция близ Ленинграда 4731, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!).

7. *S. tuberosum* L. f. *viride* Buk. et Lechn. 1930, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 58, с. 81.

Таксон описан по материалам, выращенным из Чилийских образцов. В первоописании С. М. Букасов (1933) описывает: «...Возделывается на Чилое: Yutuу, Юзепчук № 1967, под названием Americana blanca, № 1962, Mechaico № 2018, под названием Tempрана, № 1987...».

В более ранней публикации А. Б. Овчинниковой с соавторами (Ovchinnikova et al., 2011, стр. 129) в качестве лектотипа *S. tuberosum* f. *viride* был выбран гербарный лист № 1962: «...Type Cultivated in Leningrad from tuber accession collected in Chile (Yutuу Island,

S. Juzepczuk 1962), 1931, S. Juzepczuk [1962] (lectotype, WIR!, designated here)...», собранный в 1931 году. В результате ревизии аутентичного материала в гербарии WIR был обнаружен гербарный лист *S. tuberosum* f. *viride* № 1962, собранный в 1929 году. В данном случае в качестве лектотипа желательнее выбрать более ранний гербарный лист.

Lectotypus (Ovchinnikova, hic designatus): «№ 1962, Chiloe, Yutuuy, репродукция близ Ленинграда 4752, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!).

8. *S. tuberosum* L. f. *contortum* Buk. et Lechn. 1933, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 58, с. 89.

Впервые *S. tuberosum* f. *contortum* описан С. М. Букасовым в 1933 году, но типификация названия для данного таксона не была проведена, так как не был найден гербарный лист, процитированный в первоописании.

Таксон описан по материалам, выращенным из Чилийских образцов. В первоописании указано: «... Yutuuy и о-в San Sebastiano под н. “Australia” Юз. 2040 и др. ...» (Букасов, 1933).

Во время инвентаризации аутентичных образцов в гербарии WIR нами обнаружен лист №2040, процитированный в протологе, который может быть выбран в качестве лектотипа.

Lectotypus (Ovchinnikova, hic designatus): «№ 2040 Chiloe (о-ов San Sebastiano), репродукция близ Ленинграда 4825а, S. Juzepczuk» (WIR!).

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 12-04-32250 мол-а.

Список литературы

- Букасов С. М. Возделываемые растения Мексики Гватемалы и Колумбии. Л., 1930. 307 с.
- Букасов С. М. Картофели Южной Америки и их селекционное использование. Л., 1933. 53 с.
- Букасов С. М. Важнейшие достижения селекции картофеля // Соц. растениеводство. 1936. № 19. С. 83–85.
- Букасов С. М. Селекция картофеля // Теор. основы сел. раст. (под общей ред. академика Н. И. Вавилова). 1937. Т. 3. С. 3–75.
- Букасов С. М. Принципы систематики картофеля // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1978. Т. 62. Вып. 1. С. 3–35.
- Горбатенко Л. Е. Виды картофеля Южной Америки. СПб., 2006. 456 с.
- Коровина О. Н., Белозор Н. И., Черноморская Н. М. Каталог типов таксонов растений, хранящихся в гербарии ВИР. Л., 1985. С. 16–19.
- Костина Л. И. Об объеме вида *Solanum tuberosum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1991. Т. 139. С. 58–64.
- Лехнович В. С. Культурные виды картофеля // В кн.: Культурная флора СССР, том IX, Картофель. Л., 1971. 448 с.
- Лехнович В. С. Новые таксоны внутри вида *Solanum andigenum* Juz. et Buk. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1983. Т. 79. С. 45–49.
- Овчинникова А. Б., Крылова Е. А., Дорофеев В. И., Смекалова Т. Н., Чухина И. Г., Гавриленко Т. А. Типовые образцы культурных видов секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L., хранящихся в гербариях Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН (WIR) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 4. С. 581–587.
- Черноморская Н. М. Аутентичные образцы С. М. Букасова и В. С. Лехновича // Всесоюзная Ордена Ленина и Ордена Трудового Красного Знамени Академия Сельскохозяйственных Наук им. В. И. Ленина. 1991. Вып. 214. С. 45–48.
- Юзепчук С. В., Букасов С. М. К вопросу о происхождении картофеля // Тр. Всесоюз. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству. 1929. Т. 3. С. 593–611.
- Hawkes J. G., Hjerting J. P. The Potatoes of Bolivia. The Breeding Value and evolutionary Relationships // Oxford University Press. 1989. 525 p.
- Hawkes J. G. The potato. Evolution, biodiversity, genetic resources // Belhaven Press. London. 1990. 259 p.
- Huaman Z., Spooner D. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*) // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. P. 947–965.

- Ochoa C.* The potatoes of Bolivia. Cambridge University Press. 1990. 525 p.
- Ochoa C.* Las papas de Sudam e rica: Peru (parte I) // International Potato Center, Lima, Peru. 1999 .
- Ovchinnikova A., Krylova E., Gavrilenko T., Smekalova T., Zhuk M., Knapp S. and Spooner D.* Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota: Solanaceae*) // Bot. Journ. of the Linnean Society. 2011. V. 165. P. 107–155.

СОДЕРЖАНИЕ

Коллекции генетических ресурсов растений ВИР: история и современное состояние

Дзюбенко Н. И. Вавиловская стратегия пополнения, сохранения и рационального использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей....	4
Вишнякова М. А. , Александрова Т. Г. , Буравцева Т. В. , Булынец С. В. , Бурляева М. О. , Егорова Г. П. , Семенова Е. В. , Сеферова И. В. , Яньков И. И. Стратегия и тактика мобилизации генетических ресурсов зернобобовых в коллекцию ВИР на рубеже XX-XXI веков.	41
Кобылянский В. Д. , Солодухина О. В. Развитие идей Н. И. Вавилова в современных исследованиях <i>Secale L.</i>	53
Лоскутов И. Г. , Ковалева О. Н. , Блинова Е. В. Генетические ресурсы овса и ячменя для перспективных направлений селекции.	65
Радченко Е. Е. Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к обыкновенной злаковой тле.	72
Киру С. Д., Костина Л. И. , Рогозина Е. В. , Трускинов Э. В. , Чалая Н. А. Оценка и использование мирового генофонда картофеля в современной селекции.	96
Буравцева Т. В. , Егорова Г. П. 100 лет коллекции фасоли ВИР.	112
Буренин В. И., Пискунова Т. М. Развитие идей Н. И. Вавилова в изучении и использовании геноресурсов овощных и бахчевых культур.	120
Артемьева А. М., Чесноков Ю. В. Эколого-географическое изучение коллекции капусты: от Н. И. Вавилова до наших дней.	128
Соловьева А. Е., Артемьева А. М. Биохимические исследования коллекции капусты: итоги и перспективы.	137
Гаврилова В.А., Брач Н.Б., Кутузова С.Н., Пороховинова Е.А., Дубовская А.Г., Подольная Л.П., Рожкова В.Т., Вишневская М.С., Анисимова И.Н. Генетические коллекции масличных и прядильных культур	147
Дзюбенко Н. И., Дзюбенко Е. А. Н. И. Вавилов и его сподвижники в становлении работы с кормовыми культурами в ВИРе (к 100-летию работы с кормовыми культурами в ВИРе).	161
Смекалова Т. Н. , Багмет Л. В. , Чухина И. Г. Гербарий ВИР им. Н.И.Вавилова (WIR) и его роль в решении проблем мобилизации, сохранения и изучения генетических ресурсов растений.	180
Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Генеалогический и статистический анализ генетического разнообразия с помощью информационно-аналитической системы генетических ресурсов пшеницы GRIS.	193

Происхождение и распространение видов культурных растений

Бухтеева А.В. Ареал видов рода <i>Agropyron Gaertn</i> и размещение в его пределах кареологических рас.	210
Пономаренко В. В., Пономаренко К.В. Идеи Н. И. Вавилова в современных исследованиях рода <i>Malus Mill.</i> – яблоня.	225

Мониторинг и сохранение генетического разнообразия культурных растений и их диких родичей

Силаева О. И. Хранение коллекции семян мировых растительных ресурсов в условиях низких положительных температур – оценка, состояние, перспективы.	230
---	-----

Филиппенко Г. И. , Силаева О. И. , Сторожева Н. Н. Использование вечной мерзлоты с целью сохранения генетических ресурсов растений.....	240
Дунаева С.Е., Антонова О.Ю., Пендинен Г.И, Швачко Н.А., Гавриленко Т.А. Сохранение генетического разнообразия вегетативно размножаемых культур растений в контролируемых условиях среды в ВИРе.	245
Чернов В.Е., Пендинен Г.И. Культивирование <i>in vivo</i> и <i>in vitro</i> дикорастущих видов <i>Hordeum L.</i>	257
Вержук В.Г., Филиппенко Г.И., Сафина Г.Ф., Павлов А.В., Жестков А.С. Криоконсервация – эффективный метод сохранения генетических ресурсов плодовых и ягодных культур.....	270
Киселева А. А. , Вержук В. Г. , Савельев Н. Н. , Дорохов Д. С. , Желтиков Ю. В. , Еремина О. В. , Потоккина Е. К. , Дзюбенко Н. И. Методы мониторинга генетической стабильности плодовых культур в условиях криоконсервации.	280

Краткие сообщения

Теханович Г. А. , Елацкова А. Г. , Елацков Ю. А. Роль мировой коллекции бахчевых культур ВИР в селекции.	289
Баташева Б. А. , Абдуллаев К. М. Развитие исследований генетических ресурсов растений на Дагестанской опытной станции ВИР в свете идей Н.И. Вавилова.	295
Овчинникова А. Б. , Чухина И. Г. , Гавриленко Т. А. Типовые образцы культурных видов картофеля секции <i>Petota Dumort.</i> рода <i>Solanum L.</i> , сохраняемые в гербарии Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (WIR).	300

CONTENT

Plant genetic resources collections of VIR: history and modern status

Dzyubenko N. I. Vavilov strategy of collecting, maintaining and rational utilization of plant genetic resources of cultivated plants and their wild relatives.	4
Vishnyakova M. A., Aleksandrova T. G., Buravtseva T. V., Bulyntsev S. V., Burlyayeva M. O., Egorova G. P., Semenova E. V., Seferova I. V., Yankov I. I. Strategy and tactics of grain legumes genetic resources mobilization in VIR collection at the turn of XX-XXI centuries.	41
Kobylyansky V.D., Solodukhina O.V. Development of N. I. Vavilov's ideas in modern researches of genus <i>Secale</i> L.	53
Loskutov I. G., Kovaleva O. N., Blinova E. V. Genetic resources of oats and barley for perspective breeding directions.	65
Radchenko E. E. Genetic diversity of cereal crops for greenbug resistance.	72
Kiru S. D., Kostina L. I., Rogozina E. V., Truskinov E. V., Chalaya N. A. Studying and using potato germplasm in the modern breeding.	96
Buravtseva T. V., Egorova G. P. 100 years of VIR common bean collection.	112
Burenin V. I., Piskunova T. M. Development of ideas of N. I. Vavilov in evaluation and using of genetic resources of vegetable and cucurbit crops.	120
Artemyeva A. M., Chesnokov Yu. V. Ecologic and geographic research of cabbage collection: from N.I. Vavilov till present days.	128
Solovjeva A. E., Artemjeva A. M. Biochemical investigation of VIR cabbage collection: results and perspective.	137
Gavrilova V. A., Brutch N. B., Kutuzhova S. N., Porokhovinova E. A., Dubovskaya A. G., Podolnaya L. P., Rozhkova V. E., Vishnevskaya M. S., Anisimova I. N. Genetic collections of oil and fibre crops.	147
Dzyubenko N. I., Dzyubenko E. A. N.I. Vavilov and his collaborators in organisation of VIR forage crops collection and forage crops department.	161
Smekalova T. N., Bagmet L. V., Chukhina I. G. VIR (N.I. Vavilov institute of plant industry) herbarium (WIR) and its role in decision of plant genetic resources mobilisation, conservation and studying problems.	180
Martynov S. P., Dobrotvorskaya T. V. Genealogical and statistical analysis of the genetic diversity with the aid the genetic resources information and analytical system gris for wheat.	193

Origin and Distribution of Crop Species

Bukhteeva A.V. Area of species of the genus <i>Agropyron</i> and distribution on this territory of karyologic races.	210
Ponomarenko V. V., Ponomarenko K.V. N.I. Vavilov's concepts in modern investigations of <i>Malus</i> Mill. genus.	225

Monitoring and conservation of genetic diversity of cultivated plants and their wild relatives

Silaeva O. I. Storage of seeds collections of the world's plant resources in conditions low positive temperatures –assessment, status, prospects.	230
Filipenko G. I., Silaeva O. I., Storozheva N. N. The use of permafrost with the purpose of plant genetic resources conservation.	240
Dunaeva S. E., Antonova O. Y., Pendinen G. I., Shvachko N. A., Gavrilenko T. A.	

Maintenance of genetic diversity of vegetatively propagated plant crops under controlled environment at the VIR.	245
Chernov V.E., Pendenin G.I. Wild <i>Hordeum</i> L. species: cultivation <i>in vivo</i> and <i>in vitro</i>	257
Verzhuk V. G., Filipenko G. I., Safina G. F., Pavlov A. V., Zhestkov A. S. Cryopreservation is an effective method of fruit crops genetic resources conservation.	270
Kiseleva A. A., Verzhuk V. G., Savelyev N. N., Dorohov D. S., Zheltikov Y. V., Eremina O. V., Potokina E. K., Dzjubenko N. I. Methods to monitor genetic integrity of cryopreserved fruit germplasm.	280

Brief communications

Tekhanovich G. A., Yelatskova A. G. & Yelatskov Y. A. The role of VIR's global collection of cucurbitaceous crops in plant breeding.	289
Batasheva B. A., Abdullaev K. M. Development of plant genetic resources investigations on Dagestan research station in the light of N. I. Vavilov's ideas.	295
Ovchinnikova A. B., Chukhina I. G., Gavrilenko T. A. Type specimens of cultivated species of potato section <i>Petota</i> Dumort. genus <i>Solanum</i> L., kept in the herbaria state scientific centre N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry (WIR).	300

Научное издание

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 169**

В авторской редакции
Технический редактор *В.Г. Лейтан*
Компьютерная верстка *И.А. Звейнек*

Подписано в печать 03.06.2013г. Формат бумаги 70×100 ¹/₁₆
Бумага офсетная. Печать офсетная
Печ. л.17,4 Тираж 300 экз. Зак. 406/13

Сектор редакционно–издательской деятельности ВИР
190000, Санкт–Петербург, Большая Морская ул., 44

ООО «Р-КОПИ»
Санкт–Петербург, пер. Гривцова, д. 6, лит. Б