

УДК 575.22:633.1

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ПШЕНИЦЫ В РОССИИ: СОСТОЯНИЕ И ПРЕДСЕЛЕКЦИОННОЕ ИЗУЧЕНИЕ

© 2012 г. **О.П. Митрофанова**

ГНУ Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова Российской академии сельскохозяйственных наук, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: o.mitrofanova@vir.nw.ru

Поступила в редакцию 16 декабря 2011 г. Принята к публикации 29 декабря 2011 г.

Охарактеризованы одна из крупнейших мировых коллекций генетических ресурсов пшеницы, сохраняемая в живом состоянии во Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова, и проводимые с ней исследования. Рассмотрены история развития идей предселекционного изучения коллекции и результаты оценки генетического разнообразия образцов пшеницы с использованием ДНК-маркеров.

Ключевые слова: генетические ресурсы пшеницы, коллекция пшеницы ВИР, предселекционное изучение, молекулярные маркеры.

В последние десятилетия проблемам сохранения и рационального использования генетических ресурсов растений, служащих основой для развития селекции, устойчивого ведения сельского хозяйства и обеспечения продовольственной безопасности, уделяют большое внимание во всем мире. В России такого рода ресурсы сохраняются в основном в виде коллекций во Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР). Деятельность по сохранению коллекций включает большое число разноплановых видов работ. Среди них пополнение коллекций новыми образцами, создание системы надежного хранения и поддержания высокой жизнеспособности семян образцов, изучение и выявление среди них источников ценных для селекции признаков, создание доноров, снабжение научных, селекционных и образовательных учреждений исходным материалом, разработка электронной системы документации коллекций, интеграция их в международную систему генетических банков семян и др. В статье кратко охарактеризована коллекция пшеницы ВИР, рассмотрены история развития ее предселекционного изучения, цели и результаты оценки генетического разнообразия коллекционных образцов с использованием ДНК-маркеров.

Состав и характеристика коллекции пшеницы ВИР

В мире общее число сохраняемых в живом виде образцов пшеницы составляет немногим более 850 тыс., которые находятся в 229 коллекциях (<http://www.fao.org/agriculture/seed/sow2/en>). Россия (ВИР) наряду с США (National Small Grain Collection), Китаем (Institute of Crop Germplasm Resources in The Chinese Academy of Agricultural Sciences), Индией (National Bureau of Plant Genetic Resources), Италией (Istituto di Genetica Vegetale) и Японией (National Institute of Agrobiological Sciences) обладает одной из наиболее значимых по объему и генетическому разнообразию национальных коллекций пшеницы. Большие коллекции этой культуры собраны и активно используются также международными центрами CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center) в Мексике и ICAR-DA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) в Сирии. Из сравнения данных, опубликованных в 1-м (The 1st Report ..., 1998) и 2-м (The 2nd Report ..., 1998) докладах ФАО, следует, что за период с 1998 по 2010 гг. мировая коллекция пшеницы суммарно увеличилась на 67,5 тыс. образцов. Наиболее существенный рост, а именно увеличение на 19449, 22612 и 14063 образцов, отмечен для коллекций Индии,

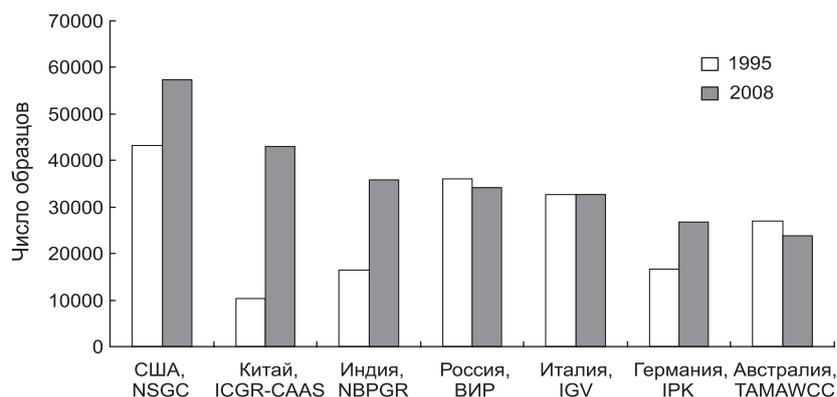


Рис. 1. Динамика коллекций пшеницы, сохраняемых в национальных генетических банках семян.

NSGC – National Small Grain Collection, ICGR-CAAS – Institute of Crop Germplasm Resources in the Chinese Academy of Agricultural Sciences, NBPGR – National Bureau of Plant Genetic Resources, IGV – Istituto di Genetica Vegetale, IPK – The Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, TAMAWCC – Tamworth, Australian Winter Cereals Collection.

Китая и США соответственно. Почти в то же самое время, с 2001 по 2011 г., постоянный каталог коллекции пшеницы ВИР пополнился всего 1750 образцами, что составляет 2,6 % от общего увеличения коллекций этой культуры в мире (рис. 1). Незначительные объемы пополнения коллекции ВИР новыми образцами обусловлены целым рядом причин:

- сокращением в результате распада бывшего СССР сети опытных станций ВИР¹ и ограниченными возможностями оставшихся опытных станций для изучения и эффективного репродуцирования пшеницы;

- избирательным привлечением в коллекцию новых образцов. Цели пополнения коллекции: включение в сохраняемый генофонд пшеницы недостающего таксономического, эколого-географического и генетического разнообразия; сохранение сортов, созданных отечественными селекционерами, как селекционные достижения России; предоставление отечественным ученым наиболее выдающихся сортов других стран для вовлечения их в программы скрещиваний;

- хроническим недостаточным финансированием всех видов работ с коллекциями сельскохозяйственных растений.

¹ В ряде стран (Азербайджан, Армения, Грузия, Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Туркмения, Украина, Узбекистан), ранее входивших в состав СССР, сформированы собственные коллекции генетических ресурсов возделываемых растений, в том числе за счет дублирования в них образцов из коллекций ВИР.

На 01.10.2011 г. коллекция пшеницы ВИР в постоянном каталоге содержит 38430 образцов, из них 29209 (76 % от общего числа образцов коллекции) относятся к мягкой пшенице *Triticum aestivum* L. Твердая пшеница *T. durum* Desf. представлена 6199 образцами (16,1 %), дикая вместе с примитивной пшеницей – 3022 (7,9 %).

Коллекцию пшеницы начали собирать с 1901 г., первая партия образцов поступила с Тифлисской выставки, о чем имеется запись в одной из регистрационных книг. В формировании коллекции участвовало несколько поколений сотрудников ВИР. Среди них выдающийся ботаник К.А. Фляксбергер (Митрофанова, Удачин, 2007). Его научные труды «Определитель пшениц» (1915), «Пшеницы России» (1917) и монография «Пшеница – род *Triticum* L. р.р.» (1935) до сих пор остаются востребованными при изучении пшеницы. Огромное разнообразие этой культуры было собрано экспедициями ВИР в 1920–1940 гг. при организации и непосредственном участии в них Н.И. Вавилова. В настоящее время данный оригинальный материал составляет примерно треть коллекции и представлен образцами дикой пшеницы, местными и старыми селекционными сортами, полученными путем отбора из местных сортов. Для любого генетического банка семян такой материал имеет особую ценность, поскольку в нем содержится значительный запас комбинаций аллелей генов,

обуславливающих приспособленность пшеницы к различным почвенно-климатическим условиям и устойчивость к биотическим факторам. В 1950–1980-е годы благодаря активному обследованию уже послевоенным поколением сотрудников ВИР первичных и вторичных центров происхождения и разнообразия культурных растений в коллекцию был привлечен большой объем нового материала. В сравнении с этим периодом в последующие годы объемы пополнения коллекции новыми образцами существенно снижены.

Согласно классификации В.Ф. Дорофеева и др. (1979), по числу хромосом в соматических клетках и геномному составу пшеницы можно распределить в пять генетических групп: диплоидные ($2n = 2x = 14$, геномная формула A^uA^u и A^bA^b), тетраплоидные ($2n = 4x = 28$, A^uA^uBB и A^bA^bGG) и гексаплоидные ($2n = 6x = 42$, A^uA^uBBDD и $A^bA^bA^bA^bGG$). В составе этих групп все известные на сегодняшний день виды диких и культурных пшениц, пленчатых и с легким обмолотом (всего 26 видов). Некоторые из видов представлены большим числом ботанических разновидностей.

По биологическому статусу образцы коллекции расклассифицированы на дикие формы, местные сорта, селекционные сорта (снятые с районирования и возделываемые в настоящее время), селекционные и генетические линии, мутанты, искусственно полученные аллополиплоиды различного геномного состава.

Коллекция пшеницы чрезвычайно разнообразна по географическому происхождению образцов: в ней присутствует материал почти из 100 стран Европы, Азии, Африки, Америки и Австралии, в том числе около 6 тыс. образцов (19 % от объема коллекции) из различных регионов России (рис. 2).

В целом уникальность коллекции пшеницы ВИР можно определить следующими показателями:

- более чем вековой историей формирования коллекции (историческая уникальность);
- высоким уровнем таксономического, агроэкологического, географического и генетического разнообразия представленных в ней образцов благодаря особой стратегии сбора материала, которая основана на разработанной Н.И. Вавиловым (1987а) концепции вида.

Такой подход означает, что сбору и изучению подлежат не только ценные для практики формы, а все генетическое многообразие форм, репрезентативно представляющее систему изменчивости вида;

- широким размахом внутривидовой изменчивости различных признаков;
- уникальностью территорий и времени сборов, проведенных экспедициями ВИР.

Из истории развития предселекционного изучения пшеницы

Планомерное систематическое изучение пшеницы в России началось с 1907 г. (Митрофанова, Удачин, 2007). В основном оно было направлено на описание морфологического (Фляксбергер, 1935), экологического (Пальмова, 1935) и физиологического (Разумов, 1961) разнообразия форм пшеницы, его классификацию (Вавилов, 1957, 1964), выяснение особенностей географического распределения выявленной изменчивости по различным признакам (Вавилов, 1926; Княгиничев, 1951), разработку проблемы исходного материала для селекции этой культуры (Вавилов, 1935).

В 1931 г. К.А. Фляксбергер и М.М. Якубцинер опубликовали программную статью «Новые пути селекции пшеницы в СССР», в которой

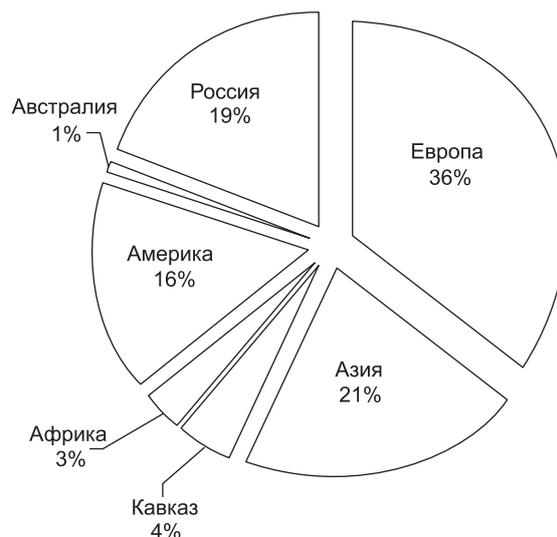


Рис. 2. Относительная доля образцов различных географических регионов в коллекции пшеницы ВИР (по данным на 2008 г.).

показали, что отечественные селекционеры, получающие сорта отбором из местного материала («аналитическая селекция»), «исчерпали все наиболее ценное, что скрывалось в местных пшеницах...» (С. 7). Необходим переход к «синтетической селекции», или «созданию новых, никогда не существовавших в природе сортов, путем искусственного скрещивания» (С. 7). Анализируя успехи зарубежной синтетической селекции, авторы предложили использовать для этого «мировой ассортимент пшениц» (С. 8), при этом они считали, что предварительно следует охарактеризовать материал, провести его эколого-географическое изучение и отобрать нужные типы по наиболее важным хозяйственно-агрonomическим признакам. В «разведывательном порядке» на полях каждого из 32 опытных селекционных учреждений было высеяно примерно по 400 образцов, и наиболее продуктивные и/или выделившиеся по каким-либо другим признакам образцы отправлены в селекционные учреждения. Авторы названной выше статьи рассматривали переход от аналитической селекции к синтетической с привлечением предварительно охарактеризованного мирового сортифта пшеницы как новый путь в разрешении проблем отечественного растениеводства. Н.И. Вавилов (1935) поддержал предложенную идею, подчеркивая, что для коренного улучшения пшеницы огромное и решающее значение имеет планомерное использование ее мирового разнообразия. Селекция нуждается в широкой генетической базе, содержащей изменчивость целых видов, прежде всего по физиологическим и агрономическим признакам.

Следует отметить, что идея систематического всестороннего предварительного изучения коллекционных образцов и выявление среди них наиболее ценного исходного материала для селекции оказалась эффективной, на ее основе осуществляется взаимодействие ВИР с селекционными учреждениями России и в наши дни. Общие представления о системе изучения пшеницы, методах и оцениваемых признаках можно получить из методических указаний (Пополнение..., 1999). Комплексное изучение направлено на получение разносторонних сведений о биологических свойствах и хозяйственно ценных признаках образцов,

определение их места в системе изменчивости вида и рода, поиск источников и создание доноров по скороспелости, отдельным показателям продуктивности, неспецифической и специфической устойчивости к наиболее вредоносным болезням и вредителям, толерантности к факторам перезимовки, засухе, другим неблагоприятным абиотическим факторам среды. В проведении скрининга коллекции пшеницы вместе с ВИР участвуют и другие институты РАСХН. Результаты скрининга коллекции обычно приводятся в «Каталогах мировой коллекции ВИР», которые вместе с образцами-источниками передаются во все селекционные учреждения России.

По мере усложнения задач селекции пришло понимание важности исчерпывающего знания генетического контроля различных признаков пшеницы, а также генетических характеристик образцов для их эффективного использования. В начале 1990-х годов А.Ф. Мережко (1994) попытался решить проблему формирования широкой генетической базы для селекции по физиологическим и агрономическим признакам через выявление существенной части внутривидовой генотипической изменчивости и создание доноров. Он считал, что для решения современных задач селекции нужна такая система изучения исходного материала, которая позволила бы при исследовании «ограниченного числа специально подобранных линий довольно полно определить генотипический потенциал видов, выявить и включить в селекционное использование гены, играющие особую важную роль в развитии ценных признаков» (С. 109). Введение такой системы генетического изучения растительных ресурсов рассматривалось как дальнейшее развитие учения Н.И. Вавилова (1935) об исходном материале. Программа изучения пшеницы была представлена в виде этапов создания специальных хорошо охарактеризованных в генетическом отношении коллекций внутривидового разнообразия по отдельным признакам (Мережко, 1994). Все этапы и виды выполняемых исследований приведены на рис. 3. Возможности подхода были продемонстрированы на примере изучения высоты растения, устойчивости к бурой ржавчине и скороспелости. Однако интенсивного развития подход не получил из-за

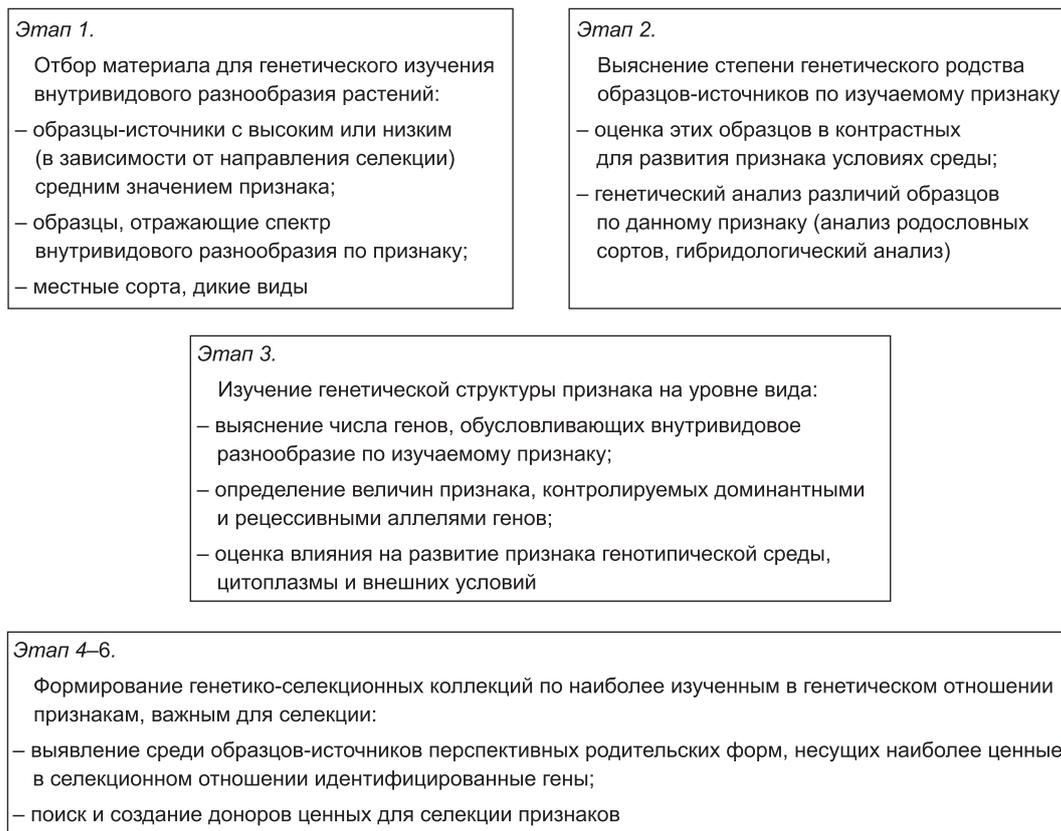


Рис. 3. Этапы создания целевых коллекций внутривидового разнообразия по различным признакам, согласно А.Ф. Мережко (1994).

начавшегося в 1990-х годах кризиса российской науки.

В последние годы в Австралии, Великобритании, Франции и других странах (см., например, <http://www.csiro.au>, <http://www.innovationfarm.co.uk>) заметно активизировалась научно-исследовательская деятельность, связанная с предселекционным изучением пшеницы. Разработаны долгосрочные проекты, финансируемые правительствами и частными компаниями, которые направлены на ускорение селекционного процесса, раскрытие механизмов адаптации пшеницы к различным неблагоприятным факторам среды и формирования растениями зерна высокого качества, выявление и создание нового исходного материала, разработку маркер-вспомогательных методов отбора, базирующихся на достижениях современной геномики, протеомики, метаболомики (Hausmann *et al.*, 2004). В России подобного рода проектов пока нет.

Использование маркеров в характеристике генетического разнообразия пшеницы, представленного в коллекции ВИР

Знание организации, содержащейся в коллекции генотипической изменчивости, необходимо не только для ее эффективного использования, но и надежного сохранения и целенаправленного расширения генофонда пшеницы. Чтобы получить общие представления об уровне генетического разнообразия образцов, его временном и географическом распределении, структуре, характеризующейся наличием различных групп генетически близких (сходных) образцов с определенной иерархией межгрупповых связей, используют белковые и ДНК-маркеры.

Как известно, в 1970-е годы благодаря введению в анализ белковых маркеров существенно были расширены исследования по геномному анализу и сортовой идентификации пшеницы,

изучению полиморфизма ее сортов и видов (Молекулярно-биологические аспекты..., 1993). Исследования с применением белковых маркеров не потеряли своей актуальности и в настоящее время (Конарев, 2006). В последнее десятилетие в ВИР запасные белки эндосперма зерновки – глиадины – использовались для определения уровня и характера полиморфизма местных сортов мягкой пшеницы Азии и Африки (Аль-Юсеф, 2009), выявления дублетов среди образцов, полученных в разные годы в коллекцию ВИР из Китая (Пюккенен и др., 2005), оценки подлинности и чистоты семенного материала сортов, содержащих фрагменты или целые хромосомы ржи (Пенева и др., 2002), анализа структуры коллекции пшеницы спельта (Романова, 2001; Каталог..., 2004).

В 1980-е годы появились новые методы изучения полиморфизма ДНК, которые удалось привлечь для характеристики генетического разнообразия и генотипирования образцов коллекции пшеницы. В основном эти исследования выполнены в рамках международных проектов. Были исследованы различные типы ДНК-маркеров – RAPDs, AFLPs и SSRs. **Подобранные** праймеры и условия для проведения реакции амплификации обеспечивали выявление ши-

рокого полиморфизма внутри исследуемых выборок коллекционных образцов или среди отобранных из них единичных типичных растений (генотипов). Одним из важных условий использования молекулярных маркеров были также их случайное распределение в геноме и получение воспроизводимых результатов (Стрельченко и др., 2004). ДНК-маркеры, отвечающие этим требованиям, оказались высокоэффективными для выявления генетического разнообразия как среди местных, так и селекционных сортов (Митрофанова и др., 2005). Почти каждый из сортов имел характерный только для него спектр амплифицированных фрагментов ДНК, а некоторые сразу от 2 до 6 уникальных фрагментов. Сорта (генотипы) с уникальными изменениями в нуклеотидной последовательности ДНК принадлежали разным видам и различались по географическому происхождению (табл. 1). Хотя функциональное значение выявленных различий по изученным участкам генома неизвестно, сохранению таких образцов (генотипов) следует уделять особое внимание.

В других наших исследованиях полиморфизм по 13 микросателлитным локусам, выявляемым с помощью маркеров *Xgwm46*

Таблица 1

Образцы гексаплоидных пшениц с четырьмя и более уникальными ДНК-фрагментами (по: Стрельченко и др., 2004)

Вид, название сорта	№ по каталогу ВИР	Страна происхождения	ДНК-маркеры*
<i>T. aestivum</i>			
Candeal	18340	Испания	OP-B13 ₄₇₀ , <i>Xcfd71-4d</i> ₁₉₀ , <i>Xgwm46</i> ₁₅₆ , <i>Xgwm312</i> ₁₈₆ , <i>Xgwm337</i> ₁₇₇
Punjab Type 15	23811	Индия	<i>Xgwm251</i> ₉₉ , <i>Xgwm260</i> ₁₈₆ , <i>Xgwm261</i> ₁₇₃
PR 9	23974	Индия	<i>Xgwm46</i> ₁₉₀ , <i>Xgwm135</i> ₁₄₉ , <i>Xgwm251</i> ₁₂₁ , <i>Xgwm413</i> ₁₁₂
Гюльгери	40182	Россия	UBC386 ₃₆₀ , <i>PstI</i> -GGG/ <i>MseI</i> -GAA ₁₀₀ , <i>Xgwm44</i> ₁₉₂ , <i>Xgwm251</i> ₇₉
<i>T. compactum</i>			
Местный	48997	Афганистан	OP-A16 ₄₇₀ , OP-T17 ₂₀₀ , <i>Xgwm251</i> ₁₀₅ , <i>Xgwm337</i> ₁₉₁ , <i>Xgwm427</i> ₂₀₂ , <i>Xgwm626</i> ₁₂₁
<i>T. petropavlovskiy</i>			
Майк	43376	Китай	OP-O1 ₅₈₀ , <i>PstI</i> -ACC/ <i>MseI</i> -CAC ₁₃₇ , <i>Xgwm44</i> ₁₅₀ , <i>Xgwm190</i> ₂₀₂ , <i>Xgwm312</i> ₂₄₀

* В названии маркера цифра в нижнем регистре, например, *Xgwm44*₁₅₀, обозначает длину фрагмента в п.н.

(хромосома 7В), *Xgwm149* (4В), *Xgwm186* (5А), *Xgwm190* (5D), *Xgwm257* (2В), *Xgwm261* (2D), *Xgwm285* (3В), *Xgwm341* (3D), *Xgwm413* (1В), *Xgwm437* (7D), *Xgwm469* (6D), *Xgwm610* (4А) и *Xgwm626* (6В), использовали для характеристики и сравнительной оценки уровня генетического разнообразия выборок образцов (генотипов) мягкой пшеницы, взятых из трех различных генетических банков семян (табл. 2). Суммарная выборка включала 976 образцов, которые представляли 675 мест экспедиционных сборов, расположенных в 48 странах Европы, Азии и Африки. От каждого из образцов было взято одно типичное растение (генотип). В этой выборке выявлено 269 аллелей, из них 191 (71 %) имели встречаемость менее 5 % и рассматривались как редкие аллели, в том числе 40 (15 % от общего числа) были уникальными и обнаружены только у одного из изученных генотипов (Стрельченко и др., 2009). Число аллелей для одного микросателлитного локуса варьировало от 5 (*Xgwm257*) до 32 (*Xgwm186*), а среднее число составило 20,7. По каждому локусу обнаружено от 2 до 4 аллелей, имеющих встречаемость более 10 %, и только 2 аллеля (*Xgwm261*₁₇₆ и *Xgwm626*₁₀₄) присутствовали у половины и более генотипов. При сравнении состава аллелей микросателлитных локусов идентифицирована 21 группа, содержащая от 2 до 9 идентичных генотипов. Чаще всего в составе групп были генотипы, представляющие образцы одной и той же коллекции, которые были собраны либо в одном месте, либо на географически близко расположенных территориях. Условно генотипы каждой из таких групп можно считать дублетными. С учетом различий

объемов выборок генотипов, представляющих сравнимые коллекции, был сделан вывод о том, что все они имеют приблизительно одинаковый уровень аллельного разнообразия по изученным 13 микросателлитным локусам и одинаковую долю специфических аллелей (табл. 2). Анализ географического распределения аллелей показал, что наибольшее их разнообразие характерно для генотипов из регионов Центральной Азии и Кавказа.

Чтобы ответить на вопрос, насколько родословная какой-либо совокупности селекционных сортов отражает их генетическое сходство по полиморфизму ДНК, было изучено 124 селекционных и местных сорта мягкой пшеницы двумя методами: с использованием RAPD-маркеров и генеалогическим анализом (Митрофанова и др., 2004а). Установлена средняя степень сопряженности между группами, выявленными в кластерном анализе матрицы коэффициентов родства, рассчитанных на основе изучения родословных, и матрицы коэффициентов сходства, полученных при сравнении RAPD-спектров, по составу входящих в них сортов.

Для изучения степени и характера генетической дифференциации, а также взаимосвязей между гексаплоидными пшеницами с геномной формулой A^uA^uBBDD была сформирована специальная выборка из местных и стародавних сортов в соответствии с агроэкологической классификацией пшеницы, разработанной Н.И. Вавиловым (1957, 1964). Эта классификация основана на историко-географическом делении обширных территорий возделывания важнейших полевых культур на различающиеся по размеру агроэкологические области

Таблица 2

Характеристика образцов из различных генетических банков семян по разнообразию аллелей 13 микросателлитных локусов

Коллекция*	Страна	Число изученных образцов	Число выявленных аллелей микросателлитных локусов (% от суммарного числа)	
			общее	из них специфических
AWCC	Австралия	187	194 (72)	10
ICARDA	Сирия	338	210 (78)	19
ВИР	Россия	451	236 (88)	32

* AWCC – Australian Winter Cereals Collection, ICARDA – коллекция International Center for Agricultural Research in the Dry Areas.

и районы. Каждая область или район характеризуется в значительной мере единством не только почвенно-климатических условий, но и определенным экологическим типом сортов, обозначенных как агроэкологическая группа. Применительно к полевым культурам Н.И. Вавилов выделил 95 областей и в пределах 3 из них 21 район. Отобранные нами местные сорта представляли все 7 видов гексаплоидной пшеницы: *T. aestivum* L., *T. compactum* Host, *T. sphaerococcum* Perciv., *T. petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch., *T. macha* Dekapr. et Menabde, *T. spelta* L., *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz. Среди них мягкая пшеница (*T. aestivum*) включала представителей 5 подвидов (*irano-turkestanicum* Vav., *indicum* Vav., *sinicum* Vav., *eurasiaticum* Vav., *abyssinicum* Vav.), а карликовая пшеница (*T. compactum*) – 3 (*armeno-turkestanicum* Vav., *eurasiaticum* Vav. и *sinicum* Vav.). В целом сорта относились к 45 агроэкологическим группам и происходили из 44 стран мира. Каждая из агроэкологических групп была представлена 2–25 сортами, а каждый сорт или суммарной выборкой из 5–10 растений, или отдельным растением (генотипом).

RAPD-спектры были проанализированы для 414 образцов и 137 полиморфных продуктов, полученных с использованием 28 праймеров, были включены в матрицу данных (Strelchenko et al., 2005). В анализе микросателлитов 38 олигонуклеотидных пар праймеров использовали для типирования в этой выборке 347 генотипов (Митрофанова и др., 2009). AFLP-анализ был выполнен для того, чтобы охарактеризовать полиморфизм ДНК 81 генотипа с использованием 5 комбинаций PstI- и MseI-праймеров (Стрельченко и др., 2004). Для построения классификаций по результатам анализа полиморфизма ДНК применяли различные методы многомерной статистики (метод главных компонент, кластерный анализ, канонический дискриминантный анализ). Расчеты проводили с использованием STATISTICA 6.0. Степень генотипического сходства (различия) оценивали разными коэффициентами (по Nei and Li, Simple matching или Dice) в зависимости от характера исходных данных.

Полученные результаты продемонстрировали, что независимо от типа ДНК-маркеров и метода классификации наборы изученных

местных сортов (генотипов) разделялись на азиатскую и европейскую пшеницу, согласно происхождению материала (Митрофанова и др., 2004б). В пределах каждой из них были выделены группы сортов или генотипов, включающие преимущественно мягкую пшеницу вместе с другими видами, но происходящими из тех же регионов, что и мягкая пшеница. На приведенной дендрограмме (рис. 4), показывающей дифференциацию изученной выборки местных сортов гексаплоидной пшеницы, отдельные группы образовали сорта или генотипы из Центральной Азии, Восточного Китая и Японии, Индии и Пакистана, Кавказа и Турции, Западной и Восточной Европы. Другими словами, в каждой из групп объединялся материал из какого-либо древнего очага земледелия (Вавилов, 1987б). Различия между европейской и азиатской пшеницей, как и между названными группами сортов (генотипов), определялись количественными различиями по частоте встречаемости большого числа SSR-аллелей или RAPD-фрагментов. Более того, изучение 148 образцов «европейской пшеницы» (*ssp. eurasiaticum* Vav.) с помощью RAPD-маркеров выявило тенденцию объединения сортов в соответствии с их принадлежностью к той или иной агроэкологической группе (Стрельченко и др., 2002).

Построенная классификация местных и стародавних сортов или отобранных из них генотипов гексаплоидных пшениц в общих чертах совпадала с агроэкологической классификацией мягкой пшеницы, предложенной Н.И. Вавиловым (1964), но радикально отличалась от известных ботанических классификаций (Miller, 1987). Полиморфизм ДНК большого числа участков генома пшеницы, по-видимому, связан с историей ее длительного возделывания в различных эколого-географических регионах.

Заключение

Традиционно коллекцию генетических ресурсов пшеницы ВИР рассматривают как базу исходного материала для селекции этой культуры, проведения фундаментальных исследований и обучения. Комплексное предселекционное изучение коллекционных образцов имеет свою историю и сложившуюся систему.

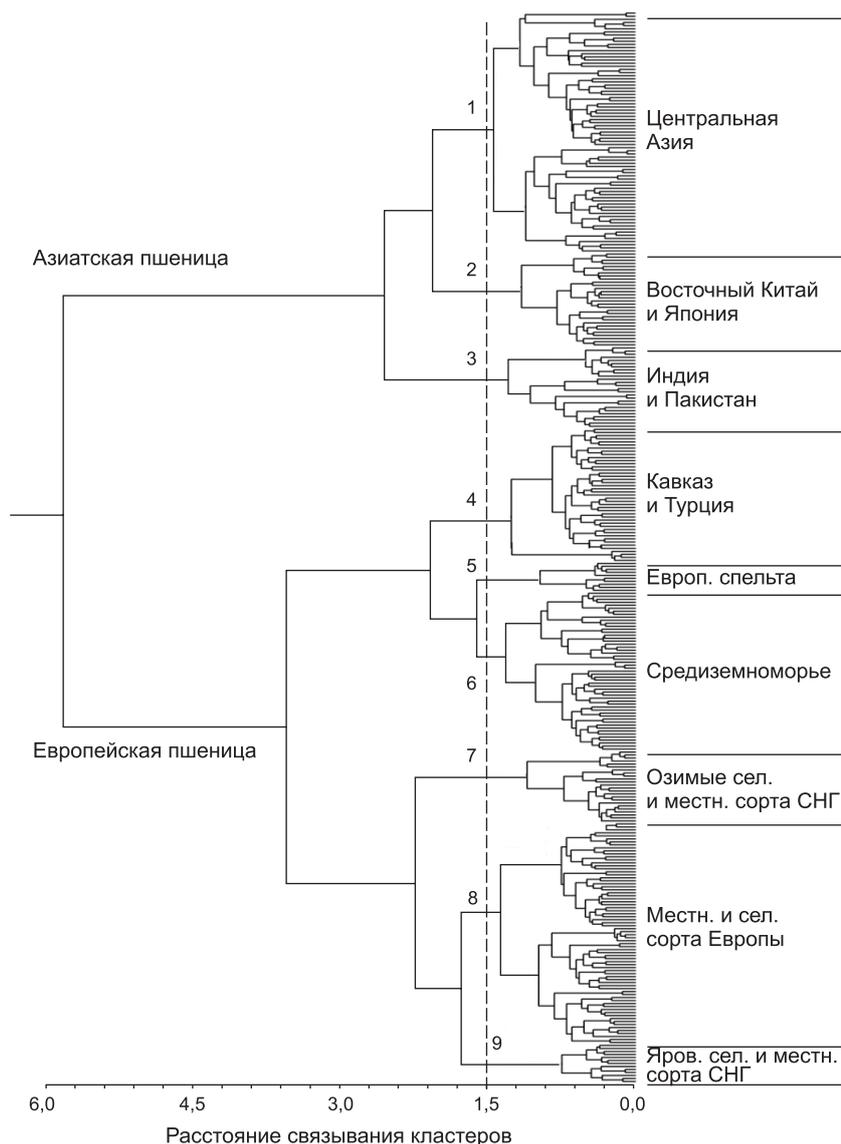


Рис. 4. Дендрограмма, показывающая генетическую дифференциацию 350 местных сортов гексаплоидных пшениц ($2n = 6x = 42$, A^uA^uBBDD) на основании сравнения 707 SSRs и 137 RAPDs (по результатам работ Strelchenko *et al.*, 2005, 2010).

В настоящее время оно проводится в основном с целью выявления среди образцов источников ценных признаков, которые могут быть использованы в селекции. В последнее время важную роль в структурировании представленного в коллекции генетического разнообразия пшеницы играют методы анализа белковых и особенно ДНК-маркеров. Знание степени генетического сходства коллекционных образцов, характера их генетических различий и взаимосвязей способствует не только целенаправленному привлечению в коллекцию ВИР нового материала (расширению сохраняемого генофонда

пшеницы), но и повышению эффективности формирования выборок для любых исследований, в том числе при подборе исходного материала для селекции.

Литература

- Аль-Юсеф В.А.Ч. Фенотипическое и генетическое разнообразие местной яровой мягкой пшеницы Азии и Африки из коллекции ВИР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2009. 22 с.
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1926. Т. 16. Вып. 2. С. 1–138.

- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система (1931a) // Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987а. С. 160–180.
- Вавилов Н.И. Проблема происхождения земледелия в свете современных исследований (1931b) // Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987б. С. 161–170.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 244 с.
- Вавилов Н.И. Мировые ресурсы зерновых культур и льна. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 462 с.
- Вавилов Н.И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Пшеница. М.; Л.: Наука, 1964. 122 с.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. и др. Культурная флора СССР. Т. I. Пшеница. Л.: Колос, 1979. 347 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. СПб: ВИР, 2004. Вып. 752. Редкие виды пшеницы. Генетическое разнообразие коллекции пшеницы спельты (*Triticum spelta* L.). 78 с.
- Конарев А.В. Использование молекулярных маркеров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // Аграрная Россия. 2006. № 6. С. 4–22.
- Княгиничев М.И. Биохимия пшеницы. Качество зерна пшеницы в зависимости от сорта и условий возделывания. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. лит.-ры. 1951. С. 138–274.
- Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. СПб: ВИР, 1994. 127 с.
- Митрофанова О.П., Мартынов С.П., Стрельченко П.П. Оценка генетических взаимосвязей сортов мягкой пшеницы по данным их генеалогии и RAPD-анализа // Селекция, семеноводство и возделывание полевых культур: Сб. матер. междунар. науч.-практ. конф. Ростов-на-Дону, 2004а. С. 85–91.
- Митрофанова О.П., Стрельченко П.П., Конарев А.В. Структура генетических взаимосвязей между местными сортами гексаплоидных пшениц по данным RAPD-, AFLP- и SSR-анализов // Аграрная Россия. 2004б. № 6. С. 10–19.
- Митрофанова О.П., Стрельченко П.П., Балфорьер Ф. Характеристика сорта Безостая 1 и генетически близких ей сортов по данным анализа микросателлитных локусов // Безостая 1 – 50 лет триумфа: Сб. матер. междунар. конф., посвящ. 50-летию создания сорта озимой мягкой пшеницы Безостой 1. Краснодар, 2005. С. 196–204.
- Митрофанова О.П., Стрельченко П.П., Конарев А.В., Бальфорьер Ф. Генетическая дифференциация гексаплоидной пшеницы по данным анализа микросателлитных локусов // Генетика. 2009. Т. 45. № 11. С. 1351–1359.
- Митрофанова О.П., Удачин Р.А. Константин Андреевич Фляксбергер – основоположник научного изучения пшеницы в России // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 3/4. С. 591–608.
- Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, селекции и генетики. Теоретические основы селекции / Под ред. В.Г. Конарева. М.: Колос, 1993. Т. 1. 447 с.
- Пальмова Е.Ф. Введение в экологию пшениц. М.; Л.: Огиз. Сельхозгиз, 1935. 74 с.
- Пенева Т.И., Митрофанова О.П., Конарев А.В. Белковые маркеры в анализе генетической стабильности сортов пшеницы, содержащих хроматин 1R ржи // Аграрная Россия. 2002. № 3. С. 35–40.
- Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале (Методические указания). СПб: ВИР, 1999. 82 с.
- Пюккенен В.П., Губарева Н.К., Митрофанова О.П. Поиск возможных дублетов среди коллекционных образцов мягкой пшеницы из Китая // Аграрная Россия. 2005. № 2. С. 31–35.
- Разумов В.И. Среда и особенности развития растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1961. 368 с.
- Романова Ю.А., Губарева Н.К., Конарев А.В. и др. Исследование коллекции вида пшеницы *Triticum spelta* L. по полиморфизму глиадинов // Генетика. 2001. Т. 37. № 9. С. 1258–1265.
- Стрельченко П.П., Митрофанова О.П., Малышев Л.Л. и др. Генетическая дифференциация евразийского подвида мягкой пшеницы по данным RAPD-анализа // Аграрная Россия. 2002. № 3. С. 11–23.
- Стрельченко П.П., Митрофанова О.П., Конарев А.В. Сравнение возможностей RAPD-, AFLP- и SSR-маркеров для различения местных сортов гексаплоидных пшениц // Аграрная Россия. 2004. № 6. С. 3–9.
- Стрельченко П.П., Митрофанова О.П., Малышев Л.Л. и др. Сравнительная оценка местных сортов мягкой пшеницы, отобранных из трех мировых коллекций, по структуре микросателлитных локусов // Кариология и молекулярная систематика: Сб. науч. работ участников 6-го совещ. по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении растений. СПб, 2009. С. 145–148.
- Фляксбергер К.А. Определитель пшениц // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8. № 1/2. С. 9–210.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы России. Петроград, 1917. 62 с.
- Фляксбергер К.А. Пшеница – род *Triticum* L. пр.р. // Культурная флора СССР. I. Хлебные злаки. Пшеница. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 17–404.
- Фляксбергер К.А., Якубцинер М.М. Новые пути селекции пшеницы в СССР // Техника социалистического земледелия, 1931. № 6. С. 6–9.
- Hausmann B.I.G., Parzies H.K., Presterl T. et al. Plant genetic resources in crop improvement // Plant Genetic Res. 2004. V. 2. No 1. P. 3–21.
- Miller T.E. Systematics and evolution // Wheat Breeding, Its Scientific Basis / Ed. F.G.H. Lupton. London; N.Y./USA: Chapman and Hall, 1987. P. 1–30.
- Strelchenko P., Mitrofanova O., Terami F. Phylogeography of hexaploid wheat complex based on RAPD data // Genetic Resources and Biotechnology / Eds D. Thangadurai, T. Pullaiah, M.A. Pinheiro de Carvalho. Regency Publications, New Delhi/India. 2005. V. 1. P. 49-70.
- Strelchenko P., Mitrofanova O., Balfourier F. Differentiation

of wheat germplasm based on microsatellite loci analysis // 8th Intern. Wheat Conf., 2010. Abstr. of oral and poster presentations. St. Petersburg, Russia. P. 473–474.
The 1-st Report on the State of the World's Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome, 1998. available

at <http://apps3.fao.org/wiews/docs/swrfull.pdf>.
The 2-nd Report on the State of the World's Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome, 2010. available at <http://www.fao.org/agriculture/seed/sow2/en>.

WHEAT GENETIC RESOURCES IN RUSSIA: CURRENT STATUS AND PRE-BREEDING

O.P. Mitrofanova

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

Summary

One of the largest world wheat collections maintained in a living state at the N.I. Vavilov Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, is described, and studies conducted with the collection are reviewed. The history of pre-breeding studies and results of genetic diversity evaluation of wheat samples by means of DNA markers is surveyed.

Key words: wheat genetic resources, Vavilov Institute wheat collection, pre-breeding, molecular markers.