

УДК 635.34:577.29

КОЛЛЕКЦИЯ КАПУСТЫ ВИР: ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ

© 2012 г. А.М. Артемьева, Ю.В. Чесноков

Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия,
e-mail: akme11@yandex.ru ; yu.chesnokov@vir.nw.ru

Поступила в редакцию 14 мая 2012 г. Принята к публикации 30 мая 2012 г.

В статье представлены ключевые этапы создания и изучения мировой коллекции капусты, сохраняемой во Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР). На примере вида *Brassica rapa* L. показано концептуальное развитие эколого-географического, биохимического, иммунологического и молекулярно-генетического изучения образцов капусты. Приведены основные результаты деятельности по организации и исследованию ствольных коллекций видов рода *Brassica*, привлечению в коллекцию новых форм, созданию и характеристике исходного генетико-селекционного материала и системной организации образцов капусты внутри мировой коллекции с помощью как традиционных, так и новейших методов изучения и оценки, включая QTL-анализ и ассоциативное картирование.

Ключевые слова: виды рода *Brassica*, коллекция, формирование, изучение.

Великий русский ученый Н.И. Вавилов, 125-летие со дня рождения которого мировая общественность отмечает в 2012 г., заложил основы планомерной научной работы с растительными ресурсами Земли. Он создал научную теорию интродукции растений, определив основные центры происхождения культурных растений и центры введения их в культуру, особенности распределения доминантных и рецессивных генов в центре и на периферии ареалов. На основе этой теории Н.И. Вавиловым и его последователями создана уникальная мировая коллекция культурных растений Всероссийского НИИ растениеводства Россельхозакадемии, носящего его имя. Н.И. Вавилов сформулировал концепцию всестороннего комплексного изучения биоразнообразия генетических ресурсов культурных видов растений и их диких родичей и разработал дифференциальный ботанико-географический метод, предполагающий исследование биологических особенностей ботанических таксонов и сортообразцов растений в определенных эколого-географических условиях. Структура созданного им института растениеводства, включающего отделы рас-

тельных ресурсов, методические отделы и лаборатории углубленного изучения растений по различным направлениям, сеть экспериментальных станций и опорных пунктов, подчинена реализации этой концепции.

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.

Цель настоящей статьи – дать ретроспективное представление о характерных временных периодах создания, пополнения и изучения мировой коллекции капусты, сохраняемой на протяжении более чем 90 лет во Всероссийском НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР).

ИСТОРИЧЕСКИЕ СТУПЕНИ СОЗДАНИЯ КОЛЛЕКЦИИ КАПУСТЫ

До 1917 г. в России в овощеводческих хозяйствах вокруг больших городов преиму-

щественно выращивали зарубежные сорта капусты, в сельских районах – местные, в том числе уникальные по адаптивным свойствам. Селекция капусты проводилась на материале местных сортов Е.А. Грачевым, Н.В. Вальватьевым под Петербургом, Н.М. Пышкиным под Москвой; в результате этой работы были созданы улучшенные сорта, получившие широкую известность. В 1920–1924 гг. у нас в стране были организованы первые научные учреждения для селекции овощных культур. В Отдел прикладной ботаники при Государственном институте опытной агрономии и затем Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур под руководством Н.И. Вавилова начали формировать российские коллекции овощных культур, в том числе капусты. Первые образцы капустных культур поступили в коллекцию ВИР в 1921 г. в результате экспедиций Н.И. Вавилова в страны Западной Европы, США и Канаду, затем в 1924 г. – в Афганистан, Иран и Армению. Российские местные и улучшенные селекционные сорта были привлечены сначала в 1923 г. через Всесоюзную сельскохозяйственную выставку, затем в ходе экспедиций (в Северо-Западный регион, Алтай, Дальний Восток). Были организованы экспедиции 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), где были собраны многие местные сорта и эндемичные формы, привлечено сортовое разнообразие капусты краснокочанной, савойской, цветной и листовой. В 1930-е годы продолжалась мобилизация ресурсов всех разновидностей капусты по основным направлениям селекции, особенно из стран Западной Европы и Северной Америки: скороспелых, лежких, продуктивных, пригодных для переработки, устойчивых к заболеваниям, прежде всего к фузариозному увяданию и цветущности. Еще при жизни Н.И. Вавилова коллекция капусты составила 1500 образцов (Лизгунова, 1978).

В период Великой Отечественной войны коллекция хранилась в ВИР, а часть ее была эвакуирована в г. Красноуфимск Свердловской области. В первые военные годы коллекция не пополнялась, но в 1943–1944 гг. в нее поступило

54 образца – отечественных и зарубежных. С возобновлением экспедиционных сборов в ВИР в 1950-х годах коллекция капусты пополнилась, прежде всего, местными сортами-популяциями белокочанной капусты из различных регионов СССР – от Карелии до Средней Азии и от Белоруссии и Армении до Сахалина, а также эндемичными формами кольраби и листовой капусты из Грузии. Таким образом, местные ресурсы капусты бывших советских республик в коллекции представлены достаточно полно. В результате экспедиций в Китай, Индию и Японию в коллекцию ВИР привлечены жаростойкие образцы белокочанной и тропические сорта цветной капусты, в том числе с ЦМС, обширное разнообразие местных форм и сортов пекинской, китайской, японской капуст, которые представляют большинство сортоформ листовых форм вида *Brassica rapa*. Были собраны образцы капустных культур Австралии, пополнена коллекция сирийских и турецких капуст.

Начиная с 1970-х годов коллекция комплектовалась в значительной степени путем обмена семенным материалом с научными учреждениями, генными банками, семенными фирмами. В большом количестве были привлечены сорта западноевропейской селекции из Нидерландов, Германии, Великобритании, Франции, Италии, скандинавских стран, образцы США и Канады, а также ресурсы стран Азии, прежде всего Японии и Китая.

В коллекции хранятся самонесовместимые линии и гетерозисные гибриды.

В настоящее время продолжается привлечение в коллекцию новых ценных форм. Так, в последние годы в коллекцию цветной капусты и брокколи включены местные примитивные образцы брокколи из Италии, отличающиеся декоративностью листовой розетки и формирующие большое количество мелких головок; местные формы Италии и Испании с кремовой, желтой, оранжевой, фиолетовой окраской головки, ценные по содержанию биологически активных веществ, с ярко-белой окраской головки из Нидерландов, что позволило собрать в коллекции все эволюционно переходные формы этих разновидностей – от примитивных до самых молодых. Из Черногории поступили местные образцы листовой капусты – источники устойчивости к киле, из Португалии – род-

ственные местные формы листовой капусты Галега и Португальской полукочанной капусты, от которой произошла типичная кочанная капуста. Таким образом, в коллекции собран весь эволюционный ряд кочанной капусты, включая предковую форму *B. oleracea sylvestris* Mill.

Впервые привлечены в коллекцию и описаны неизвестные в России ценные культуры вида *B. rapa*: брокколетто (итальянская культура, близкая по использованию брокколи *B. oleracea* L.) и листовая/черешковая пурпурная капуста, а также новые типы пекинской капусты (гибриды между сортовыми с ценными салатными признаками), китайской капусты (мини пак-чой) и родственных японских листовых овощных, отсутствовавших в коллекции ВИР ранее (мана, хирошимана, куроха); выявлены образцы с комплексом ценных признаков для непосредственного использования в овощеводстве и в качестве генетических источников для селекции, прежде всего, на скороспелость и высокое содержание биологически активных соединений. Предварительно определено положение привлеченных форм внутри вида, при этом капуста пурпурная определена в ранге разновидности *var. purpuraria* подвида *ssp. chinensis* – капуста китайская, а брокколетто условно отнесена к листовой репе *ssp. rapa rapifera f. komatsuna*.

Распространение идеи синтеза принципиально новых, отличных от существующих, и ресинтеза природных амфидиплоидных видов капустных культур с более высокими качественными показателями стало результатом проведения множества работ по отдаленной гибридизации. В итоге были получены практически все возможные комбинации видов в роде *Brassica*, включая тригеномные гибриды (Монахос и др., 2001; Quiros, 2003). В коллекции находятся капустно-редисные гибриды *Raphanobrassica* с мощной листовой розеткой из Великобритании, а также новый синтетический вид *Brassica* × *composita* с геномом ABC селекции МСХА, сочетающий генетическую устойчивость к сосудистому бактериозу и киле.

Для решения генетических задач идентификации и картирования генетических детерминант, определяющих проявление количественных признаков, а также ускорения селекционного процесса в коллекцию капусты привлечены популяции линий двойных гаплоидов (DH) видов

B. oleracea (брокколи × белоцветковая капуста) из Великобритании и *B. rapa* (китайская капуста × желтый сарсон и репа × желтый сарсон) из Нидерландов. В перспективе планируется привлечь в коллекцию ВИР местные генетические ресурсы капусты с высокой адаптивностью из очагов происхождения культуры: Греции, Балканских стран, Турции, Египта, Сирии, Ирана и западного Китая.

В настоящее время коллекция капусты ВИР, самая крупная в Европе, представлена 3397 образцами (в том числе 2123 образца в постоянном каталоге) из 77 стран пяти континентов; среди зарубежных преобладают образцы из Нидерландов, Японии и США. Статус образцов коллекции различен: 3,3 % коллекции составляют примитивные формы и дикие виды; 13,2 % – местные сорта, в том числе 3,9 % – российские; 21,7 % – старые селекционные сорта, созданные до 1960 г.; 35,3 % – современные российские и зарубежные сорта; 26,5 % – селекционные линии и гибриды F₁. Самыми многочисленными являются коллекции белокочанной капусты (1017 образцов), цветной (711 образцов) и пекинской капусты (519 образцов). Уникальная часть коллекции белокочанной капусты – это местные русские сорта, описанные с 18-го века. Некоторые из них сохраняют экономическое значение в отдельных регионах страны благодаря их отличным агрономическим качествам и являются источниками для селекции на устойчивость к биотическим и абиотическим факторам и улучшенный биохимический состав. В мире они практически не известны. Представляется возможным описание на территории России вторичного очага происхождения эндемичных форм белокочанной капусты.

Таким образом, благодаря кропотливой и многоплановой научно-исследовательской работе в коллекции капусты ВИР собран широкий, часто уникальный, исходный материал, который может быть использован в различных направлениях селекции капустных культур.

ФОРМИРОВАНИЕ И МОРФОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ КАПУСТЫ

Почти 60 лет научно-исследовательской работы по формированию и изучению мировой

коллекции капусты ВИР связаны со светлым именем выдающегося брассиколога, доктора сельскохозяйственных наук Т.В. Лизгуновой. В 1926 г. она была приглашена Н.И. Вавиловым в ВИР для работы с коллекцией капусты, которая в то время включала 450 образцов. В начальный период ею было организовано изучение изменчивости и наследования морфологических, ботанических и агрономических характеристик коллекционных образцов, биологии цветения, преимущественно белокочанной капусты, под Ленинградом и в Белоруссии под Минском. На основании проведенных исследований установлены первичный и вторичный очаги происхождения сортового разнообразия капусты огородной, в отдельный таксон выделены местные формы капусты Турции и Балканского полуострова, определены особенности изменчивости признаков, разработаны признаковые шкалы для описания сортового разнообразия.

В 1930-е годы значительно выросшую коллекцию изучали более углубленно: в различных географических зонах (под Ленинградом, на Майкопской опытной станции, Азербайджанском отделении, ограниченно – на Полярной и Дальневосточной станциях) исследовали все культурные разновидности капусты огородной и пекинскую капусту, в результате чего была уточнена схема изменчивости морфологических и биологических признаков с учетом географической составляющей. Начали изучение биохимического состава видового и сортового разнообразия капусты, устойчивости к болезням, лежкости при зимнем хранении, особенностей цветения цветной капусты. Опыты по гибридизации позволили установить характер наследования признаков у гибридов между разновидностями капусты огородной, получить первые гетерозисные гибриды в межсортовых скрещиваниях. На этом этапе Т.В. Лизгуновой (1939) разработана и опубликована первая классификация капусты, дано полное описание государственного сортимента, рекомендованы для широкого внедрения в производство ценные капустные культуры кольраби, листовая и брюссельская капуста.

С конца 1940-х гг. было расширено географическое изучение коллекции: помимо опытных станций довоенного периода исследования проводили на Приаральской, Среднеазиатской,

Дагестанской, Устимовской станциях, в Свердловском филиале, несколько позже на Московском отделении, Волгоградской и Сухумской станциях. В 1950-е гг. для углубленного изучения устойчивости к болезням начали применять инфекционные фоны, выявили образцы белокочанной капусты северной русской группы и листовой капусты со слабой поражаемостью килой. Установили закономерности видовой, сортовой, географической и экологической изменчивости основных элементов биохимического состава. Исследования анатомического строения листьев позволили различать экологическую природу сорта (ксероморфность или гигрофильность). При изучении морфогенеза у капусты были установлены пять фаз анатомического состояния конуса нарастания, приводящих к формированию цветков, показано, что у большинства двулетних разновидностей капусты начальные этапы генеративного морфогенеза протекают в осенний полевой период, а также изучены морфолого-анатомические процессы формирования головки цветной капусты. Выявленные закономерности позволили классифицировать разнообразие капусты по устойчивости к цветущности, предложить методы селекции скороспелых, устойчивых к цветущности сортов.

В 1950–1960-е гг. большое внимание уделялось проблеме гетерозиса при межсортовых скрещиваниях. Было установлено, что гетерозис по урожайности и продолжительности вегетационного периода преимущественно наблюдается при гибридизации сортов, различных по биологическим и морфологическим показателям и географическому происхождению, а степень стабильности его проявления зависит от адаптивных возможностей родительской пары. Гетерозис по биохимическому составу отмечается очень редко. Были созданы гибриды F₁, ценные по многим хозяйственно полезным признакам. По результатам полученных в это время разносторонних данных Т.В. Лизгуновой была предложена видовая и внутривидовая классификация капусты, изложенная в монографии «Капуста» (1965).

В 1970–1980-е гг. в соответствии с направлениями селекции капусты основное внимание уделяли выделению из коллекции исходного материала, ценного по продуктивности, раз-

личных групп созревания, высокоадаптивного, устойчивого к болезням и вредителям, ценного по биохимическому составу, для различных регионов страны и различных сроков и способов выращивания. Продолжали работы по гетерозису, изучение комбинационной способности родительских сортов, в том числе с использованием новых систем размножения: сортов с сигнальными признаками (отсутствие воскового налета), самонесовместимых линий, форм с мужской стерильностью. В ВИР были созданы удачные тетра- и триплоиды белокочанной капусты. Для всестороннего исследования селекционного материала шире использовали методы ускоренной его оценки. Начали изучение сортообразцов по холодо-, жаро- и солеустойчивости лабораторными методами. На инфекционных фонах изучали устойчивость к фузариозному увяданию, сосудистому бактериозу, киле. Проводили углубленное исследование содержания в капусте филлохинона, никотиновой кислоты, холина, горчичных масел. Предметом изучения стали кариотипический состав, особенности анатомического строения листьев и стеблей, интенсивности фотосинтеза и содержания пигментов фотосинтетического аппарата разновидностей капусты. На основе изученного исходного материала в селекционных учреждениях страны и в системе ВИР были созданы многочисленные сорта капусты.

Проведенное обследование показывает широчайшее изучение коллекции капусты ВИР по многим теоретическим и селекционно-практическим направлениям. В 1984 г. был издан последний основополагающий труд Т.В. Лизгуновой – XI том Культурной флоры СССР «Капуста», в котором обобщены многолетние данные всестороннего исследования капусты огородной, дана внутривидовая классификация, характеристики сортов и сортотипов, приведены генетические основы селекции капусты.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РАЗВИТИЯ И ИЗУЧЕНИЯ КОЛЛЕКЦИИ КАПУСТЫ

В современных условиях анализ состава и структуры фенотипического и генетического разнообразия генетических ресурсов капусты в ВИР осуществляется традиционными

и новейшими методами. Коллекция капусты структурирована с выделением внутри нее репрезентативных выборок, которые позволяют минимизировать проблемы поддержания коллекции и выбора образцов для селекционно-генетических исследований.

Продолжается ботаническое изучение коллекции с учетом новых поступлений. До последнего времени системы видов *B. oleracea* и *B. rapa* в основном базировались на морфобиологических характеристиках. Так, монограф полиморфного вида *B. oleracea* Т.В. Лизгунова разработала эколого-географическую классификацию образцов капусты внутри каждой разновидности с выделением сортотипов и групп сортотипов, хотя автор считала ныне признанные культурные разновидности (Gomez-Campo, 1999) отдельными видами, входящими в сложный комплекс *Brassica aggr. oleracea* L. При этом следует отметить, что все классификации *B. oleracea* до и после работ Т.В. Лизгуновой заканчиваются выделением разновидностей. В последние годы проведена дифференциация внутривидового разнообразия капустных культур вида *B. rapa* L., определены сортотипы и группы сортотипов внутри подвидов пекинской, китайской и японской капусты (Артемьева, 1999, 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.

В настоящее время стержневая коллекция составляет 13 % от базовой коллекции капусты. Справедливость выделения сортотипов подтверждена результатами RAPD-, SSR- и S-SAP-анализа ДНК образцов коллекции капусты (Артемьева и др., 2008а, б, 2009). Проведенный нами молекулярно-генетический анализ в очередной раз подтвердил представление Н.И. Вавилова о том, что фенотипическая организация следует за генотипической и отражает генотип (Вавилов, 1967). Молекулярное маркирование стержневой коллекции *B. rapa* SSR- и S-SAP-маркерами позволило точнее систематизировать образцы коллекции вида и приступить к ассоциативному картированию хозяйственно ценных признаков (Артемьева и др., 2011).

Кроме того, в ВИР создана признаковая коллекция китайской и пекинской капусты, т. е. коллекция образцов, представляющая систему внутривидовой изменчивости морфологических и хозяйственных признаков – листовой розетки, черешка, листьев и кочана, для выявления и создания доноров этих признаков. Ведется работа по созданию генетических коллекций видов рода *Brassica*.

Как правило, под генетической коллекцией понимается коллекция образцов с идентифицированными генами. При этом под идентификацией гена понимается не только его фенотипическое распознавание, но и установление генетической локализации на хромосоме, а в строгом смысле – еще и его клонирование и секвенирование. Линии двойных гаплоидов в коллекции ВИР с идентифицированными и картированными локусами, контролирующими широкоизменчивые морфологические признаки растений *B. rapa* от семени до семени, маркированными SSR- и AFLP-маркерами, могут служить примером генетической коллекции вида. Дальнейшим развитием работы с коллекционными образцами является создание наборов генетически фиксированных линий (англ. DFFS – Diversity Fixed Foundation Set), что уже осуществляется для наиболее значимых видов рода *Brassica* – рапса, репы и капусты (Pink *et al.*, 2008). Так, например, создание гомозиготных линий из образцов *B. rapa* ведется в Университете Вагенингена (Нидерланды), в том числе и на базе стержневой коллекции ВИР. Следует отметить, что DFFS являются ценным инструментом для генетических исследований. Они могут использоваться для поиска аллельных вариантов в генах-кандидатах, оценки фенотипических признаков, генотипирования с использованием картированных маркеров, поиска ассоциаций генотипа с фенотипом, картирования локусов количественных признаков (QTL) и оценки неравновесного сцепления при ассоциативном картировании в естественных популяциях, что имеет не только научно-теоретическое, но и селекционно-практическое значение.

Традиционно перед отечественной селекцией капусты стоят задачи повышения урожайности, создания ультраскороспелых и поздних лежких сортов и гибридов, устойчивых к болезням (киле, слизистому и сосудистому

бактериозам, вирусу мозаики турнепса) и к стрессам (к холоду, жаре, засухе, избыточному увлажнению, высокому уровню кислотности почвы), с высокими товарными и вкусовыми качествами, ценным для здоровья человека биохимическим составом, в том числе обладающих антиоксидантной активностью (с высоким содержанием витаминов А, С и Е, селена при обязательной оценке содержания профиля фенольных соединений и глюкозинолатов). Успех и продолжительность выведения новых сортов и гибридов зависят от правильного подбора исходного материала и использования новейших технологий скрининга и генетико-селекционной работы. В связи с этим основными направлениями изучения коллекции капусты на современном этапе являются следующие:

– эколого-географическое изучение коллекции в комплексе с углубленными биохимическими и иммунологическими исследованиями с целью выделения источников ценных признаков для использования в селекции;

– изучение генетического разнообразия, представленного в коллекции, и филогенетических взаимоотношений таксонов различного уровня в роде *Brassica* методами ДНК-фингерпринтинга;

– генетический анализ локусов количественных хозяйственно ценных признаков (QTL) и ассоциативное картирование;

– изучение мобильных элементов и схожих с ними геномных последовательностей как факторов молекулярной эволюции геномов рода *Brassica*.

Коротко остановимся на основных результатах, полученных нами по этим направлениям, как образце практической концептуальности развития исследований мировой коллекции капусты, сохраняемой в ВИР.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ, БИОХИМИЧЕСКОЕ И ИММУНОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ КАПУСТЫ

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 земельной зоны (Жученко, 2008). В этой связи оценка адаптивного потенциала генофонда капусты традиционно проводится в ходе эколого-географического изучения в различных зонах страны. В основе выделения источников ценных свойств при оценке коллекции как результирующий признак берется продуктивность – интегральный критерий, реализация которого зависит от генотипа и условий среды. Так, например, в результате проведенного в последние годы трехгодичного эколого-географического изучения 47 образцов капусты на пяти опытных станциях ВИР выявлено, что 30 % образцов уступали стандартным сортам по продуктивности во всех зонах изучения, 30 % образцов показали урожайность на уровне стандарта или несколько выше в одной из зон изучения и 40 % образцов были существенно урожайнее стандартных сортов в двух и более географических точках. Самыми ценными были 11 образцов капусты (23 %), 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 зонах и в течение всех лет изучения, что свидетельствует об их высокой адаптивной способности. 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 выделился 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 плотных белых головок, превышая по урожайности стандартный сорт на 15–131 %. Хорошие результаты показал гибрид брокколи из Японии T-653 F1 (вр.к-316) с урожайностью плотных мелкозернистых головок на 55–120 % выше, чем у стандарта.

В современных условиях полезные питательные свойства становятся одним из наиболее важных факторов при выборе продуктов питания. В ВИР продолжается проведение классического биохимического анализа новых поступлений, выделение источников ценного биохимического состава для использования в селекции. Дополнены ранее установленные закономерности накопления основных элементов биохимического состава образцами, принадлежащими к различным сортотипам всех разновидностей капусты огородной. Таким же образом в последние годы были проанализированы образцы всех сортотипов листовых капустных культур *B. rapa* (Соловьева, Артемьева, 2006а, б).

Так, например, закончено многолетнее изучение 758 образцов белокочанной капусты, т. е. 75 % всей коллекции культуры. Установлено, что 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, а особенно высоким содержанием белка (выше 14 %) выделяются сорта русских сортотипов Капорка и Юрьевецкая. Повышенным содержанием каротинов отличаются сорта сортотипов Голландская плоская, Дитмарская ранняя, Ладожская. Высокой общей кислотностью (выше 1 мг/100 г) выделяются сорта сортотипов Амагер и Лангедейкская зимняя. Подтверждено, что повышенное количество горчичных масел накапливают не только сорта голландской группы сортотипов Амагер, Лангедейкская зимняя, как было указано Т.В. Лизгуновой (1984), но также сорта центрально-европейской группы сортотипов Голландская плоская, Слава, Савинская, Сабу-

ровка, русской группы сортотипа Московская поздняя.

Коллекции брокколи, краснокочанной и брюссельской капусты с биохимической точки зрения проанализированы практически полностью, из коллекций савойской, цветной, листовой капуст проанализированы репрезентативные выборки. В результате проведенных масштабных исследований установлены сортотипы и географические группы, в составе которых следует искать источники ценных элементов биохимического состава для селекции на качество.

Характерная особенность семейства Brassicaceae – наличие значительных количеств вторичных продуктов метаболизма, биологически активных веществ глюкозинолатов, флавоноидов и других фенольных соединений, которые обладают антиоксидантным и антиканцерогенным действием, стимулируют иммунную систему, гармонизируют стероидный метаболизм, в связи с чем капустные культуры рекомендуются в лечебных и профилактических диетах, а увеличение потребления их в западноевропейских странах пропагандируется на правительственном уровне. С другой стороны, изотиоцианаты (летучие соединения), образующиеся при ферментативном распаде глюкозинолатов, обладают биоцидными свойствами, и растения, содержащие их в больших количествах, могут быть использованы для биофумигации, особенно в условиях крайне неблагоприятной фитосанитарной обстановки в России.

В ВИР проводится углубленное изучение вторичных метаболитов, содержащихся в капустных растениях, и соответственно питательных и антипитательных свойств культур и отдельных сортов.

В результате анализа общего содержания и компонентного состава глюкозинолатов в 51 образце 6 видов 5 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, капустные культуры) выявлен 21 компонент профиля глюкозинолатов, среди них 15 алифатических компонентов, 4 индольных и 2 ароматических. Установленный широкий потенциал изменчивости компонентного состава глюко-

зинолатов позволяет использовать капустные растения в различных направлениях: в качестве ценных продуктов питания и для фумигации почв. Наибольшими биоцидными свойствами обладают изотиоцианаты синигрин, глюконапин, синальпин, глюкотропеолин. Самое высокое содержание глюкозинолатов – более 40 мкмоль/г – найдено во всех 7 изученных образцах горчицы белой и в 6 из 21-го образца горчицы сарептской. Эти виды с высоким практически однокомпонентным содержанием глюкозинолатов, соответственно, синальбина и синигрина, успешно могут быть использованы при биофумигации почв.

Впервые выявлен сложный 17-компонентный состав глюкозинолатов *Brassica rapa*, при этом образцы вида отличаются наибольшей вариабельностью профиля среди других культур семейства. Известны конкретные компоненты, ценные для питания человека: индольные глюкозинолаты, глюкорафанин, глюкоэруцин (Mithen *et al.*, 2000). В основном индольные глюкозинолаты присутствуют в капустных растениях в минорных количествах, исключение составляют *Diplotaxis* и *B. rapa*, у которых содержание индольных глюкозинолатов составляет в среднем 26 %. Нами выделены три местных образца пекинской капусты, которые содержат высокое количество индольных глюкозинолатов – 86, 61 и 66 % соответственно: Сяо-бай-коу (к-123, Китай), Да-бя-ча (к-226, Казахстан) и Местная (к-277, Россия, Дальний Восток). Образец японской местной формы Сирона Osaka Market (к-98) имеет нетипичный, но благоприятный для питания человека глюкозинолатный профиль: высокое количество рафанина (19,8 %) и эруцина (39,9 %). Таким образом, с использованием коллекции ВИР установлено, что полиморфный вид *B. rapa* имеет сложный многокомпонентный состав глюкозинолатов, в том числе с высокой питательной ценностью, и малораспространенные до настоящего времени листовые формы вида должны быть рекомендованы для использования в селекции на качество продукции и расширения ассортимента капустных овощей.

В ВИР проводится анализ устойчивости образцов капусты к различным заболеваниям на инфекционных фонах.

Растения семейства крестоцветные (сем.

Brassicaceae) поражаются многими фитопатогенами, и одним из наиболее вредоносных организмов является бактерия *Xanthomonas campestris* Pam. (Dow.) с несколькими патовариантами, вызывающая заболевания с разными симптомами – сосудистый бактериоз и листовую пятнистость. Селекция растений на устойчивость затруднена из-за малого числа доступных доноров устойчивости, особенно в пределах видов *B. rapa* и *B. napus*, а существование не менее 9 рас в популяции патогена осложняет интерпретацию результатов оценки устойчивости этих растений. Для выяснения особенностей частоты встречаемости и географического распределения расовоспецифической устойчивости коллекция из более чем сотни образцов всех подвидов *B. rapa* различного происхождения (Западной Европы, России, Средней Азии, Китая, Кореи и Японии) была оценена на устойчивость к штаммам 5 рас сосудистого бактериоза и одной расы листовой пятнистости.

Реакция растений *B. rapa* зависела от расы патогена, подвида и региона происхождения растения. Наиболее устойчивыми к расе 4 сосудистого бактериоза и расе 1 листовой пятнистости были образцы японской капусты и коричневого сарсона из Центральной Азии и Японии. Несколько образцов индийской тории и среднеазиатских реп устойчивы ко всем расам, кроме расы 6. Наиболее часто устойчивость к расе 1 встречалась среди образцов пекинской и японской капусты, а устойчивость к расам 3 и 5 – среди образцов коричневого сарсона. Большинство растений масличной сурепицы, китайской и розеточной капуст из России, Западной Европы, Китая, напротив, были восприимчивы к патогену. Частота встречаемости устойчивости к сосудистому бактериозу среди образцов *B. rapa* была максимальной в центральноазиатской субпопуляции, которая рассматривается как наиболее генетически переменчивая часть генофонда этого вида, и в генетически близкой японской субпопуляции. Раса 4 распространена в Японии, России, Великобритании и Португалии, и устойчивость, характерная для центральноазиатской и японской субпопуляций *B. rapa*, высокоэффективна против этой расы. Найдены только два местных образца *B. rapa* южнокитайского происхождения, устойчивые ко всем расам патогена: близкородственные

образцы розеточной капусты Та-гу-цай (к-129) и листовой пекинской капусты (к-108).

Выявленное генетическое и географическое распределение устойчивости к сосудистому бактериозу и листовой пятнистости и новые обнаруженные в коллекции ВИР доноры устойчивости к нескольким расам патогена полезны при создании устойчивых сортов и гибридов вида (Игнатов и др., 2011). В ВИР уже создан устойчивый ко всем изученным расам фитопатогенных ксантомонад сорт розеточной капусты Королла, отличающийся также высоким содержанием биологически активных веществ (Артемьева, Соловьева, 2010).

Установлена высокая толерантность к самым распространенным расам 2 и 4 сосудистого бактериоза образцов различных разновидностей капусты огородной: белокочанной All head select (к-1690, США), кольраби Violet hatif (к-10, Франция), брюссельской Rosella (к-149, Нидерланды), листовой Tall Scotch curled (к-302, Великобритания). Выявлены образцы цветной капусты, высокоустойчивые к пероноспорозу и альтернариозу. К киле практически устойчив образец розеточной капусты Vitaminna (к-213, Япония), высокий уровень устойчивости показали образец листовой репы Kuroha (к-264, Япония) и местный образец пекинской капусты из Китая Шантай (к-68).

ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ С ПОМОЩЬЮ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ

Для решения стратегических задач работы с коллекциями в ВИР используются новейшие методы ДНК-фингерпринтинга и молекулярно-генетического картирования, в том числе для: планирования стратегии интродукции и пополнения коллекций новыми образцами; характеристики и классификации образцов коллекции; установления родства и эволюционных отношений, разрешения спорных вопросов в систематике и таксономии; экологических испытаний для идентификации и картирования QTL, связанных с проявлением хозяйственно ценных признаков.

Оценка генетического разнообразия видов *Brassica* на внутривидовом уровне с помощью различных ДНК-маркеров позволяет отобрать

родительские формы, содержащие контрастный генетический материал. Контрастные формы используются для получения уникальных сочетаний аллелей, позволяющих создать сорта и гетерозисные гибриды с максимальным проявлением хозяйственно ценных признаков (Warwick *et al.*, 2008). Напротив, для эффективной межвидовой гибридизации при интрогрессивной селекции необходимо отобрать наиболее генетически близкие формы (Jiang *et al.*, 2007).

Исследования с помощью ДНК-маркеров выявили значительный уровень внутривидовой изменчивости в коллекциях генетических ресурсов видов рода *Brassica* (Артемьева и др., 2009, 2011). Самая высокая генетическая изменчивость наблюдалась в местных сортах-популяциях.

Для определения генетического разнообразия и анализа филогенетических связей некоторых видов рода *Brassica* L. с неясным таксономическим положением и разновидностей вида капуста огородная нами использованы RAPD- и SSR-маркеры. Выявлены специфичные RAPD-маркеры для генома С, а также SSR-маркер для генома В. Подтверждено, что вид *B. fruticulosa* Суг. Средиземноморская капуста принадлежит линии В-генома, но имеет собственный геном F. Предварительно описанный как вид крымская капуста *B. taurica* Tzvel. определен как подвид вида *B. incana* Ten. Вид *B. incana* близкородственен листовым капуста вида *B. oleracea* – группам разновидностей *convar. fruticosa* и *convar. acephala*. Китайская листовая капуста *B. alboglabra* Bailey, по всей вероятности, может быть включена в вид *B. oleracea* в ранге подвида. С помощью ДНК-анализа вид капуста огородная разделен на кластеры, соответствующие ботаническим группам разновидностей и разновидностям (Артемьева и др., 2009).

В исследованиях стержневой коллекции *B. rapa* были найдены 258 SSR- и S-SAP-маркеров (Артемьева и др., 2011). Выявлены различия по частоте встречаемости общих для отдельных подвидов аллелей, что позволяет судить о филогенетической близости, о расхождении изучаемых форм, а также наметить пути их использования в селекционном процессе. Установлены образцы коллекции с наиболее общим, характерным для отдельных подвидов/культур

сочетанием аллелей. Найдены уникальные ДНК-фрагменты, а также уникальное сочетание редких аллелей, что позволяет идентифицировать и паспортизировать образцы коллекции. Генотипы, несущие уникальные и редкие аллели, представляются ценным исходным материалом в селекции, в том числе на гетерозис.

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 молекулярный маркер–признак для эффективной помощи селекции (MAS – marker assisted selection, англ.)

С использованием двуродительских популяций линий двойных гаплоидов в течение нескольких лет (по ряду признаков в трех эколого-географических зонах) проводился QTL-анализ 43 морфологических и 6 биохимических признаков, а также признаков устойчивости к 6 расам сосудистого бактериоза у *B. rapa*. Для каждого изученного признака впервые установлены QTL, эффекты действия выявленных QTL, доли фенотипической изменчивости, определяемой каждым QTL, и молекулярные SSR и AFLP маркеры, генетически сцепленные с отобранными QTL. 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, контролируемые размеры и продуктивность растения, в основном расположены в нескольких группах сцепления.

Так, например, QTL-анализ позволил найти для популяции *B. rapa* DH38 генетические локусы, контролируемые устойчивостью к 6 расам сосудистого бактериоза, вызываемым *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* Pat.

(Dow.) и *X. arboricola*. При этом QTL с высокой LOD-оценкой, контролирующие устойчивость к расе 1279a, располагались в третьей и шестой группах сцепления, расе 5212-I – в первой и пятой группах, расе В-32 – в первой, третьей, шестой и восьмой группах сцепления, расе Я-3004 – в первой, второй и шестой группах, расе Ов-3028 – в третьей, пятой, шестой и десятой группах, расе РW1-231 – во второй, третьей и шестой группах сцепления. В популяции DH30 QTL, контролирующие устойчивость к 5 расам, располагались в середине и нижней части третьей группы сцепления. Таким образом, установлено, что наиболее важные локусы устойчивости к изученным расам патогенов расположены в третьей и шестой группах сцепления *B. rapa*.

В результате наших исследований впервые установлена качественная и количественная степень проявления функциональной активности генетических компонент (локусов хромосом и групп сцепления), определяющих устойчивость *B. rapa* к сосудистому бактериозу. Выявленные молекулярные маркерные дескрипторы вида позволяют проводить отбор устойчивых форм *B. rapa* по признаку устойчивости к ксантомонадам в целом.

Еще одним современным подходом, активно используемым нами при работе с образцами коллекции капустных ВИР, является ассоциативное картирование. Для этих целей параллельно исследуется фенотипическая и генотипическая изменчивость образцов стержневой коллекции, в частности коллекции *B. rapa*. Как известно, ассоциативное картирование у растений использует неравновесное сцепление (linkage disequilibrium, англ.), которое представлено в естественных и селекционных популяциях, в том числе в коллекциях неродственных генотипов, с учетом структуры популяций, на уровне как отдельных генов, так и целого генома (Чесноков, Артемьева, 2011). При таком подходе генетическое разнообразие, выраженное через аллельный полиморфизм, относится к наблюдаемому фенотипическому варьированию, что и используется при проведении поиска ассоциаций. В целом ассоциативное картирование у образцов генетических ресурсов растений (ГРР), обладающих известным происхождением и установленной родословной, является достаточно привлекательным инструмен-

том, предназначенным для точного, аккуратного и безошибочного нахождения лучших аллелей, в которых нуждается практическая селекция, и/или которые могут ускорить процесс маркер-вспомогательной селекции (MAS). Кроме того, установление ассоциаций внутри и между различными образцами и объектами коллекций ГРР содействует идентификации лучших аллелей, по каким-либо причинам не выявленных селекционной практикой и, тем самым, способствует облегчению переноса этих аллелей в нужные селекционные линии и сорта. В первой работе по ассоциативному картированию у *B. rapa* с использованием коллекции Нидерландов были найдены AFLP маркеры, ассоциированные с тремя морфологическими признаками листа, содержанием фитатов и временем цветения после яровизации и без нее (Zhao *et al.*, 2007). Ассоциативное картирование признака времени цветения рассмотрено в исследованиях Zhao с соавт. (2010) и Артемьевой с соавт. (2012).

В наших исследованиях впервые в условиях России предпринята попытка с помощью метода поиска ассоциаций идентифицировать генетические локусы, определяющие проявление ряда морфологических, а также биохимических и физиологических признаков, в частности устойчивости к трем расам *X. campestris* pv. *campestris* Pam. (Dow.), у образцов стержневой коллекции ГРР сортов-популяций *B. rapa*, используя для этого различные типы молекулярных маркеров (Артемьева и др., 2013). В результате проведенных исследований было выявлено, что использование естественных популяций для поиска ассоциаций различных типов молекулярных маркеров с признаками массы и диаметра растения, типа листа, длины и ширины листовой пластинки, характера поверхности, края, окраски и опушения листовой пластинки, а также биохимических признаков (содержание β -каротина и суммы хлорофиллов a+b) и физиологических признаков устойчивости к трем расам ксантомонад позволяет найти и картировать хромосомные локусы у *B. rapa*, а также установить молекулярные маркеры, генетически сцепленные с данными признаками. Можно предположить, что выявленные нами SSR и S-SAP молекулярные маркеры могут служить эффективным генетическим и селекционным инструментом при массовом скрининге

образцов коллекции вида, в том числе в ходе пребридинговых исследований.

Полиплоидия, широко представленная в роде *Brassica*, играет одну из основных ролей в эволюции растительных геномов. Успех полиплоидии может быть объяснен тем, что полиплоидный геном – это не только определенное увеличение генома предшественника, но и структурные и функциональные модификации, вызываемые этим увеличением, что, несомненно, представляет собой важный источник новообразований. Недавние исследования продемонстрировали, что геном новообразованных полиплоидов, как правило, нестабилен, динамичен и к тому же является объектом генетических и эпигенетических регуляций (Albertin *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2006). Одним из факторов, определяющих такое состояние, могут являться мобильные генетические элементы генома, придающие хозяйскому геному растений пластичность, столь необходимую для адаптации организма к стрессовым факторам.

Полученные нами и нашими молдавскими коллегами приоритетные результаты свидетельствуют о наличии в геномах представителей всех изученных видов рода *Brassica* последовательностей, схожих с мобильными генетическими элементами класса II (Ac, MuDR, CACTA и Far1) (Дягилева и др., 2009; Паша и др., 2009; Соловьева и др., 2009). На основании достигнутых результатов можно сделать вывод о том, что амплифицированные последовательности мобильных генетических элементов класса II пригодны для создания молекулярных маркеров, в частности S-SAP (Sequence-Specific Amplification Polymorphism), благодаря разнообразию и распространенности этих последовательностей в геномах видов рода *Brassica*. Разработанные S-SAP-маркеры могут быть напрямую использованы для анализа генетического разнообразия видов рода *Brassica*, филогенетических построений и геномного картирования (Артемьева и др., 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на сегодняшний день мировая коллекция капусты, созданная и сохраняемая в ВИР, является эффективным инструментом для проведения генетико-селекционных, физиолого-

биохимических, иммунологических и молекулярно-генетических исследований. Кроме того, она является объектом и средством получения нового исходного селекционного материала, источником и донором хозяйственно ценных генов и их аллелей. Сдвиг парадигмы исследований с фенотипического на молекулярно-генетический уровень позволил повысить эффективность скрининга коллекционных образцов и увеличить производительность выполнения селекционных программ, снизив при этом их себестоимость. Более 90 лет назад великий русский ученый Н.И. Вавилов указал на ценность, которую представляет для сельского хозяйства сбор и поддержание культурных видов и разновидностей растений, а также их диких родичей в генных банках. Рациональное использование этих ресурсов было и остается задачей на все времена. Но еще в 1920 г. Н.И. Вавилов совершенно справедливо предостерегал: «В одинаковых условиях разные фенотипы обуславливаются различиями генотипов. Конечно, под одинаковой внешностью и в одинаковых условиях могут скрываться иногда разные генотипы, как это показано исследованиями современной генетики. ... Генетические исследования заставляют нас быть более осторожными и не всегда судить по внешнему виду о непременном сходстве генотипического порядка. ... О вероятности генных различий при сходстве фенотипа отдельных признаков говорят факты полиплоидии, удвоения, учетверения хромосом, особенно частые у растений (пшеницы, овсы, розы, мак). ... Таким образом, фенотипическое исследование есть первое приближение, за которым должно идти генетическое исследование» (Цит. по: Вавилов, 1967).

Благодаря методам ДНК-типирования и молекулярно-генетическому картированию генов, а также возможности сканирования геномов диких видов, сегодня появилась возможность приоткрыть исследователям скрывающийся за фенотипическим проявлением признаков поистине неисчерпаемый запас генотипической изменчивости, заключенной в гермоплазме генетических ресурсов растений. И от нас зависит, сможем ли мы, не отбрасывая, а, наоборот, приумножая накопленные к сегодняшнему дню эколого-географические, морфобиологические, физиолого-биохимические, иммунологические,

молекулярно-генетические и иные данные, в полной мере использовать эту возможность и предоставляемое нам природой богатство для дальнейшей интенсификации сельскохозяйственного производства на благо человеку.

ЛИТЕРАТУРА

- Артемяева А.М. Листовые овощные растения вида *Brassica rapa* L. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1999. Т. 157. С. 55–66.
- Артемяева А.М. Экологическая дифференциация капусты пекинской *Brassica rapa* ssp. *pekinensis* (Lour.) Olsson // Генетические коллекции овощных растений: Сб. статей. 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., 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. // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 2. С. 398–411.
- Артемяева А.М., Будан Х., Чесноков Ю.В. Ассоциативное картирование морфологических и физиолого-биохимических признаков у вида *Brassica rapa* L. // Докл. Россельхозакадемии. 2013. № 1. (В печати).
- Артемяева А.М., Клоке Э., Чесноков Ю.В. Анализ филогенетических связей вида *Brassica oleracea* L. (Капуста огородная) // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 4. С. 759–771.
- Артемяева А.М., Руднева Е.Н., Цао Ж. и др. Поиск ассоциаций молекулярных маркеров с признаком времени перехода к цветению в естественных и искусственных популяциях *Brassica rapa* L. // С.-х. биология. 2012. № 1. С. 21–32.
- Артемяева А.М., Соловьева А.Е. Сорт китайской капусты Королла. Патент № 5708 от 16.12.2010.
- Артемяева А.М., Чесноков Ю.В., Клоке Э. Морфолого-географический и молекулярно-генетический анализ коллекции белокочанной капусты ВИР // Докл. РАСХН. 2008а. № 5. С. 14–18.
- Артемяева А.М., Чесноков Ю.В., Клоке Э. Генетическое разнообразие и внутривидовые филогенетические взаимоотношения культур вида *Brassica rapa* L. по результатам анализа микросателлитов // Информ. вестник ВОГиС. 2008б. Т. 12. № 4. С. 608–619.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Н.И. Вавилов. Избр. произведения. В 2 т. / Ред. Ф.Х. Бахтеев. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. Т. 1. С. 9–61.
- Дягилова А.В., Паша Л.И., Митин В.А. и др. Мобильный элемент *Activator* в геноме *Brassica*? // Матер. VIII Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». М., 2009. Т. I. С. 293–294.
- Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В 3 т. М.: Из-во Агрорус, 2008.
- Игнатов А.Н., Артемяева А.М., Чесноков Ю.В. и др. Устойчивость к возбудителю сосудистого бактериоза и листовой пятнистости у *Brassica rapa* L. и *B. napus* L. // С.-х. биология. 2011. Т. 1. С. 85–92.
- Лизгунова Т.В. Капуста // Руководство по апробации с.-х. культур. Овощные культуры и кормовые корнеплоды. Л., 1939. Т. 5. 225 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.
- Монахос Г.Ф., Игнатов А.Н., Джалилов Ф.С. Синтез аллогексаплоида с геномной формулой ААВВСС рода *Brassica* L. как донора устойчивости к киле и сосудистому бактериозу крестоцветных // Изв. ТСХА. 2001. Вып. 4. С. 56–68.
- Паша Л.И., Дягилова А.В., Митин В.А. и др. Выявление MuDR-подобных последовательностей в геноме рода *Brassica* // Матер. VIII Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». М., 2009. Т. II. С. 213–215.
- Соловьева А.Е., Артемяева А.М. Биологически активные вещества капустных растений рода *Brassica* L. // Аграрная Россия. 2006а. № 6. С. 52–56.
- Соловьева А.Е., Артемяева А.М. Качественная оценка некоторых восточноазиатских культурных типов вида *Brassica rapa* L. // Аграрная Россия. 2006б. № 6. С. 56–60.
- Соловьева А.Е., Артемяева А.М., Чесноков Ю.В. Идентификация последовательностей элементов Ac, MuDR, Far1 и САСТА в геномах видов рода *Brassica* // Матер. V съезда ВОГИС. М. 2009. Ч. I. С. 329.
- Чесноков Ю.В., Артемяева А.М. Ассоциативное картирование у растений // С.-х. биология. 2011. № 5. С. 3–16.
- Albertin W., Balliau T., Brabant P. *et al.* Numerous and rapid nonstochastic modifications of gene products in newly synthesized *Brassica napus* allotetraploids // Genetics. 2006. V. 173. P. 1101–1113.
- Gomez-Campo C., Prakash S. Origin and domestication // Biology of *Brassica* coenospecies / Ed. C. Gomez-Campo. Amsterdam a.o.: Elsevier Press. 1999. P. 33–58.
- Jiang Y., Tian E., Li R. *et al.* Genetic diversity of *Brassica carinata* with emphasis on the interspecific crossability with *B. rapa* // Plant Breed. 2007. V. 126. P. 487–491.
- Mithen R.F., Dekker M., Verkerk R. *et al.* The nutritional significance, biosynthesis and bioavailability of glucosinolates in human foods // J. Sci. Food Agric. 2000. V. 80. No. 7. P. 967–984.
- Pink D., Bailey L., McClement S. *et al.* Double haploids, markers and QTL analysis in vegetable Brassicas // Euphytica. 2008. V. 164. P. 509–514.
- Quiros C.F. *Brassica* ssp. *Cole Crops and Allies*. VC 221. Springer, 2003. 55 p.

- Wang J., Wang J., Tian L. *et al.* Genome-wide nonadditive gene regulation in *Arabidopsis* allotetraploids // *Genetics*. 2006. V. 172. P. 507–517.
- Warwick S.I., James T., Falk K.C. AFLP-based molecular characterization of *Brassica rapa* and diversity in Canadian spring turnip rape cultivars // *Plant Genet. Resour.* 2008. V. 6. P. 11–21.
- Zhao J., Paulo M.J., Jamar D. *et al.* 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. *et al.* Design of a *Brassica rapa* core collection for association mapping studies // *Genome*. 2010. V. 53. P. 884–898.

VAVILOV INSTITUTE CABBAGE COLLECTION: STAGES OF FORMATION AND RESEARCH

A.M. Artemyeva, Yu.V. Chesnokov

Vavilov Research Institute of Plant Industry, St.-Petersburg, Russia,
e-mail: akme11@yandex.ru, yu.chesnokov@vir.nw.ru

Summary

Key stages of the formation and research of the world cabbage collection kept at the Vavilov Research Institute of Plant Industry (VIR) are outlined. The conceptual development of ecogeographical, biochemical, immunological, and molecular investigation of cabbage accessions is shown by the example of *Brassica rapa* L. Major results of the organization and research of core collections of *Brassica* species, addition of new accessions to the collection, raise and characterization of initial breeding material and systemic organization of cabbage accessions inside the world collection by means of both conventional and new methods of investigation and evaluation including QTL analysis and association mapping are presented.

Key words: species of genus *Brassica*, collection, forming, researching.