ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

ОСНОВАН В 1997 г.

Том 16
4/2
Декабрь 2012

VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING

FOUNDED IN 1997

Vol. 16
4/2
December 2012

«Вавиловский журнал генетики и селекции» / «Vavilov Journal of Genetics and Breeding» до 2011 г. выходил под названием «Информационный вестник ВОГиС» / «The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists».

«Вавиловский журнал генетики и селекции» включен ВАК Минобрнауки России в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата наук (по биологическим наукам).
(Редакция 17 июня 2011 г.: http://vak.ed.gov.ru)

«Вавиловский журнал генетики и селекции» включен в федеральный почтовый Объединенный каталог «ПРЕССА РОССИИ».
Персональный подписной индекс № 42153.

Адрес редакции:

«Вавиловский журнал генетики и селекции»,
ИЦиГ СО РАН,
Проспект Академика Лаврентьева, 10,
Новосибирск, 630090

Факс: (383) 3331278
e-mail: vavilov_journal@bionet.nsc.ru

Ответственный секретарь редакции:
С.В. Зубова,
тел. 363-4922 *1351

Регистрационное свидетельство ПИ № ФС77-45870 выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций 20 июля 2011 г.

При перепечатке материалов ссылка на журнал обязательна.

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 2012
© Вавиловский журнал генетики и селекции, 2012
© Сибирское отделение Российской академии наук, 2012

ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

ОСНОВАН В 1997 г.

Том 16
4/2
Декабрь 2012

Содержание

Н.Р. Баттулин, В.С. Фишман, Ю.Л. Орлов, А.Г. Мензоров, Д.А. Афонников, О.Л. Серов
3С-МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕНОМА 872

Е.Ю. Власова, К.К. Сидорова, М.Н. Гляненко, Т.М. Мищенко
ИЗУЧЕНИЕ КОНТРОЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ СИМБИОЗА У РАЗНЫХ СИМБИОТИЧЕСКИХ МУТАНТОВ ГОРОХА (*Pisum sativum* L.) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПРИВИВОК..... 879

К.К. Сидорова, Г.Д. Левко, В.К. Шумный
ИЗУЧЕНИЕ НОДУЛЯЦИИ И АЗОТФИКСАЦИИ У РАЗНЫХ ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ И СОРТОВ ЧИНЫ, РОД *Lathyrus* 887

А.И. Абугалиева, С.И Абугалиева, С.А. Кворри, Е.К. Туруспеков, И. Чакмак, Т.В. Савин, В.А. Ганеев
СОДЕРЖАНИЕ Fe, Zn И S В ЗЕРНЕ ПОПУЛЯЦИИ ДИГАПЛОИДНЫХ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ CHINESE SPRING × SQ1 894

Е.В. Дементьева
ДОЗОВАЯ КОМПЕНСАЦИЯ: РЕГУЛЯЦИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ ПОЛОВЫХ ХРОМОСОМ 902

В.В. Горбачев
МИГРАЦИИ КАК ПРИЧИНА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОДНОРОДНОСТИ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ (*Clupea pallasii*) ОХОТСКОГО МОРЯ 914

Ю.Н. Куркина
СЕЛЕКЦИЯ БОБОВ (*Vicia faba* L.) НА ПОВЫШЕНИЕ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ 922

Ю.К. Гончарова, Е.М. Харитонов
ПОВЫШЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ МЕЖПОДВИДОВЫХ ГИБРИДОВ РИСА 926

Е.А. Пороховинова
ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРОРОСТКОВ, ПЛОДА И СЕМЯН У ЛЬНА (*Linum usitatissimum* L.) 936

О.О. Тимина

АНАЛИЗ СХЕМЫ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У *Capsicum annuum* var. *annuum* L. 948

В.В. Сюков

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ СОРТООБРАЗУЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ У САМООПЫЛИТЕЛЕЙ 959

Е.Н. Шаболкина, О.М. Сычёва, В.В. Сюков

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОДИФИЦИРОВАННЫХ МЕТОДИК ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА ЗЕРНА ПШЕНИЦЫ НА ФОНЕ ПОРАЖЕНИЯ КЛОПОМ-ЧЕРЕПАШКОЙ 965

Ю.В. Чесноков, Н.В. Почепня, Л.В. Козленко, М.Н. Ситников, О.П. Митрофанова, В.В. Сюков, Д.В. Кочетков, У. Ловассер, А. Бёрнер

КАРТИРОВАНИЕ QTL, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ПРОЯВЛЕНИЕ АГРОНОМИЧЕСКИ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЕГИОНАХ РОССИИ 970

П.Н. Мальчиков, М.Г. Мясникова

ОТНОСИТЕЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПРИЗНАКОВ ПРОДУКТИВНОСТИ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ В ПРОЦЕССЕ СЕЛЕКЦИИ 987

В.С. Кочмарский, Л.А. Коломиец, А.Д. Дергачев, А.С. Басанец

ЗИМОСТОЙКОСТЬ – ФАКТОР АДАПТИВНОСТИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ 998

Е.А. Лакота, О.А. Воронцова, И.А. Полников, Ю.И. Гальцев

ПОКАЗАТЕЛИ КРОВИ, НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ РЕЗИСТЕНТНОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ТОНКОРУННЫХ ОВЕЦ РАЗНЫХ ГЕНОТИПОВ 1005

С.В. Тюлькин, Т.М. Ахметов, Э.Ф. Валиуллина, Р.Р. Вафин

ПОЛИМОРФИЗМ ПО ГЕНАМ СОМАТОТРОПИНА, ПРОЛАКТИНА, ЛЕПТИНА, ТИРЕОГЛОБУЛИНА БЫКОВ-ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ 1008

С.В. Бекетов, Т.И. Казакова, И.Е. Чернова

СРЕДОВЫЕ УСЛОВИЯ КАК ПРОВОКАЦИОННЫЙ ФОН В РЕАЛИЗАЦИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СОБОЛЕЙ (*Martes zibellina*) С РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТЬЮ ПИГМЕНТАЦИИ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА 1013

Д.В. Клочков, Т.А. Алехина

СЕЛЕКЦИЯ НА УСИЛЕНИЕ КАТАТОНИЧЕСКОЙ РЕАКТИВНОСТИ КРЫС, ПОЛОВАЯ ФУНКЦИЯ И СИНХРОНИЗАЦИЯ ЭСТРАЛЬНОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ 1025

Н.А. Балакирев, Р.М. Нигматуллин

МЕЖПОРОДНАЯ И ВНУТРИПОРОДНАЯ РАЗНОТИПИЧНОСТЬ КРОЛИКОВ И ЕЕ РОЛЬ В СЕЛЕКЦИИ 1032

С.В. Титова

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ В МОЛОЧНОМ СКОТОВОДСТВЕ 1040

А.М. Артемьева, Ю.В. Чесноков

КОЛЛЕКЦИЯ КАПУСТЫ ВИР: ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ 1047

VAVILOV JOURNAL
OF GENETICS AND BREEDING
FOUNDED IN 1997

Vol. 16
4/2
December 2012

Content

N.R. Battulin, V.S. Fishman, Yu.L. Orlov, A.G. Menzorov, D.A. Afonnikov, O.L. Serov
3C-BASED METHODS FOR 3D GENOME ORGANIZATION ANALYSIS 872

E.Yu. Vlasova, K.K. Sidorova, M.N. Glyanenko, T.M. Mishchenko
STUDY OF SYMBIOSIS FORMATION CONTROL IN PEA MUTANTS BY THE VEGETATIVE GRAFT METHOD 879

K.K. Sidorova, G.D. Levko, V.K. Shumny
STUDY OF NODULATION AND NITROGEN FIXATION IN ANNUAL SPECIES AND VARIETIES OF VETCHLING, GENUS *Lathyrus* 887

A.I. Abugalieva, S.I. Abugalieva, S.A. Quarri, E.K. Turuspekov, I. Chakmak, T.V. Savin, V.A. Ganeev
Fe, Zn AND S CONTENT IN DOUBLED HAPLOID LINES OF CHINESE SPRING × SQ1 WHEAT POPULATION 894

E.V. Dementyeva
DOSAGE COMPENSATION: REGULATION OF SEX CHROMOSOME GENE EXPRESSION 902

V.V. Gorbachev
MIGRATIONS AS A CAUSE OF GENETIC HOMOGENEITY IN PACIFIC HERRING (*Clupea pallasii*) FROM THE SEA OF OKHOTSK 914

Yu.N. Kurkina
BREEDING OF BROAD BEAN FOR SEED YIELD 922

J.K. Goncharova, E.M. Kharitonov
PERFORMANCE IMPROVEMENT IN INTERSUBSPECIFIC HYBRIDS OF RICE 926

E. Porokhovinova
GENETIC CONTROL OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF SEEDLINGS, BOLLS, AND SEEDS IN FLAX (*Linum usitatissimum* L.) 936

O.O. Timina

RELATIONSHIPS AMONG GENES FOR COMMERCIALLY VALUABLE TRAITS IN *Capsicum annuum* var. *Annuum* L.: PATTERN CONSTRUCTION AND ANALYSIS 948

V.V. Syukov

METHODS FOR ESTIMATING THE BREEDING POTENTIAL OF INBRED PLANTS 959

E.N. Shabolkina, O.M. Sychyova, V.V. Syukov

MODIFIED METHODS FOR ESTIMATING THE QUALITY OF WHEAT GRAIN AGAINST THE BACKGROUND OF EXPOSURE TO SUNN PEST 965

Yu.V. Chesnokov N.V. Pochepnya, L.V. Kozlenko, M.N. Sitnikov, O.P. Mitrofanova, V.V. Syukov, D.V. Kochetkov, U. Lovasser, A. Börner

MAPPING OF QTLS DETERMINING THE EXPRESSION OF AGRONOMICALLY AND ECONOMICALLY VALUABLE FEATURES IN SPRING WHEAT (*Triticum aestivum* L.) GROWN IN ENVIRONMENTALLY DIFFERENT RUSSIA REGIONS 970

P.N. Mal'chikov, M.G. Myasnikova

RELATIVE DEVELOPMENT OF PRODUCTIVITY TRAITS DURING THE BREEDING OF DURUM WHEAT 987

V.S. Kochmarsky, L.A. Kolomiets, A.L. Dergachev, A.S. Basanets

WINTER-HARDINESS AS AN INDEX OF WINTER WHEAT ADAPTIVITY UNDER ENVIRONMENTS OF UKRAINIAN FOREST-STEPPE 998

E.A. Lakota, O.A. Vorontsova, I.A. Polnikov, Yu.I. Galtsev

BLOOD PARAMETERS, NONSPECIFIC RESISTANCE, AND PRODUCTIVITY OF FINE-WOOL SHEEP OF DIFFERENT GENOTYPES 1005

S.V. Tjulkin, T.M. Ahmetov, E.F. Valiullina, R.R. Vafin

POLYMORPHISM OF GENES FOR SOMATOTROPIN, PROLACTIN, LEPTIN, AND THYROGLOBULIN IN STUD BULLS 1008

S.V. Beketov, T.I. Kazakova, I.E. Chernova

ENVIRONMENTAL CONDITIONS AS A PROVOCATIVE BACKGROUND FOR REPRODUCTION INDICES IN SABLES (*Martes zibellina*) DIFFERING IN COAT PIGMENTATION HEAVINESS 1013

D.V. Klochkov, T.A. Alekhina

SELECTION FOR CATATONIA: EFFECT ON THE SEXUAL FUNCTION AND ESTROUS CYCLE SYNCHRONIZATION 1025

N.A. Balakirev, R.M. Nigmatullin

INTERBREED AND INTRABREED VARIABILITY IN RABBITS AND ITS ROLE IN BREEDING 1032

S.V. Titova

APPLICATION OF MODERN BREEDING METHODS TO DAIRY CATTLE 1040

A.M. Artemyeva, Yu.V. Chesnokov

VAVILOV INSTITUTE CABBAGE COLLECTION: STAGES OF FORMATION AND RESEARCH 1047

УДК 576.32/.36

3С-МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕНОМА

© 2012 г. **Н.Р. Баттулин[1, 2], В.С. Фишман[1, 2], Ю.Л. Орлов[1, 2], А.Г. Мензоров[1, 2], Д.А. Афонников[1, 2], О.Л. Серов[1, 2]**

[1] Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия, e-mail: battulin@bionet.nsc.ru;
[2] Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию 10 декабря 2012 г. Принята к публикации 19 декабря 2012 г.

Пространственная трехмерная организация генома эукариот играет важную роль в функционировании ядерного материала. До недавнего времени единственной возможностью исследования пространственной организации генома в ядре клеток было использование методов световой и электронной микроскопии. Появление метода захвата конформации хромосом (chromosome conformation capture, 3C) позволило изучать хромосомные контакты, используя только молекулярно-биологические подходы. На сегодняшний день на основе 3C разработано целое семейство методов реконструкции пространственной организации генома.

Ключевые слова: трехмерная организация генома, 3C, Hi-C, топологические домены.

НЕДОСТАТКИ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ МЕТОДОВ АНАЛИЗА ТРЕХМЕРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕНОМА

Интенсивное развитие флюоресцентной микроскопии и флюоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) в последние десятилетия сделало возможным визуализировать трехмерную организацию хромосом в интерфазном ядре. Было показано, что хромосомы на любой стадии клеточного цикла представляют собой более или менее компактные структуры, занимающие отдельные, неперекрывающиеся друг с другом, области ядерного пространства, получившие название «хромосомные территории» (Cremer *et al.*, 1982). Хромосомные территории распределены в ядре неслучайным образом, т. е. хромосомных территории отдельных хромосом предпочтительно локализуются в определенном районе ядра, например либо у периферии, либо в центре ядра. Зачастую обогащенные генами хромосомы располагаются ближе к центру ядра (Shopland *et al.*, 2006; Simonis *et al.*, 2006). Однако было показано, что в некоторых клеточных типах организация хромосомных территорий в интерфазном ядре претерпевает значительные изменения. Так, у ночных млекопитающих в фоторецепторных клетках неактивные гетерохроматизированные районы хромосом перемещаются в центральную область ядра (Solovei *et al.*, 2009).

Таким образом, исследования с использованием FISH проб к специфическим хромосомным локусам представляют убедительные доказательства организации ядерного материала по модели хромосомных территорий. Однако исследование пространственной структуры ядра методом FISH имеет ряд серьезных ограничений: 1) в эксперименте можно визуализировать лишь небольшое количество конкретных хромосомных локусов; 2) исследование можно провести на небольшом (порядка нескольких сотен) количестве клеток; 3) пространственное разрешение метода ограниченно. Так, для того чтобы два локуса были разрешены в ядре клетки, в геноме они должны быть разделены

не менее чем 100 тысячами пар нуклеотидов (т.п.н.) (Gilbert *et al.*, 2004; Morey *et al.*, 2007), и даже применение высокоразрешающей микроскопии, скорее всего, не позволит улучшить информативность данного метода, поскольку необходимость стадии денатурации ДНК ставит вопрос о сохранности наноразмерных хроматиновых структур при приготовлении препаратов для FISH. Поэтому сейчас большое значение приобретают исследования тонкой организации структуры хроматина с помощью молекулярно-биологических подходов.

3С-МЕТОДЫ АНАЛИЗА ТРЕХМЕРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕНОМА

Первым методом, позволяющим исследовать пространственное взаимодействие двух специфических районов генома без привлечения микроскопии, был метод 3С (chromosome conformation capture – захват конформации хромосом) (Dekker *et al.*, 2002). В отличие от микроскопических методик метод 3С и другие методы, разработанные на его основе, не фиксируют конкретное событие взаимодействия в пределах одной клетки, а измеряют вероятность взаимодействия двух районов генома в большой (10^5–10^6) популяции клеток. Метод основан на принципе лигирования сближенных в пространстве молекул ДНК и может быть разбит на 4 этапа. Первый этап – фиксация клеток формальдегидом для сохранения нативной трехмерной структуры ядра (рис., а). Формальдегид фиксирует белок-белковые, белок-ДНК и белок-РНК-взаимодействия за счет образования ковалентных связей между первичной аминогруппой белка и нуклеиновой кислотой. В 3С экспериментах чаще всего применяется именно формальдегид, поскольку поперечные сшивки, которые он образует, имеют наименьший размер (2 ангстрема) среди других фиксирующих агентов, таких, как глутаровый альдегид. Эта особенность позволяет повысить пространственное разрешение метода, кроме того, фиксация формальдегидом обратима (Orlando *et al.*, 1997; Jackson, 1999; Dekker *et al.*, 2002; Fujita, Wade, 2004).

После того как взаимодействующие молекулы ДНК оказываются сшитыми с белками, опосредующими это взаимодействие, ДНК фрагментируется с помощью рестриктаз (рис., а). После этого проводят лигирование в условиях

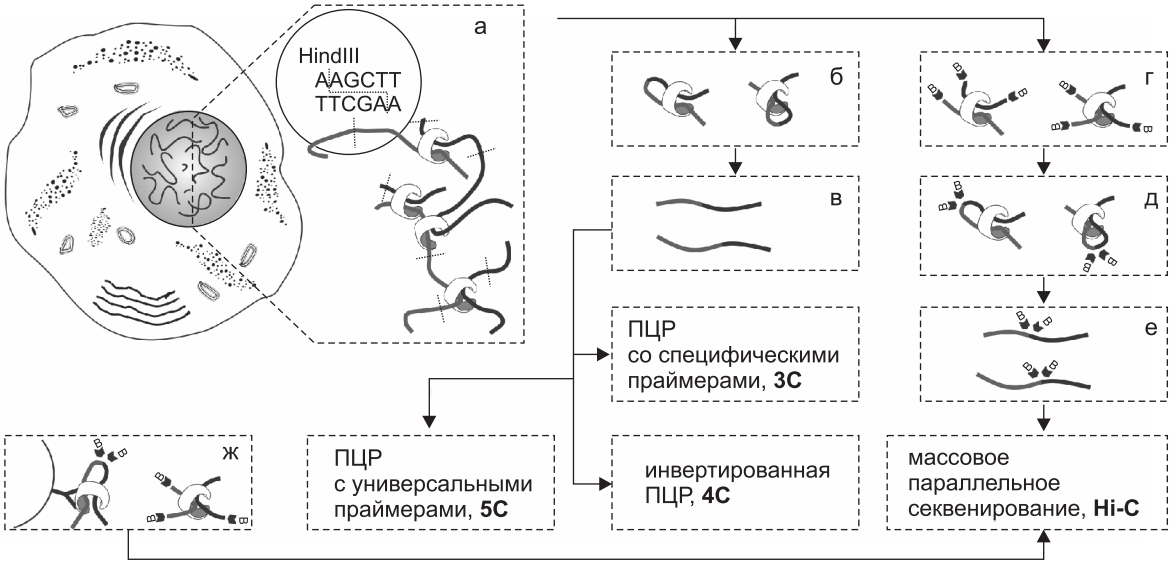


Рис. Методы, основанные на технологии 3С.

а – общая для всех методов 3С стадия фиксации клеток формальдегидом и обработки рестриктазой; б – лигирование сближенных в пространстве молекул ДНК; в – выделение ДНК и последующий анализ библиотеки методами ПЦР; г – заполнение липких концов ДНК биотинилированными нуклеотидами; д – лигирование сближенных в пространстве молекул ДНК; е – обогащение библиотеки продуктами лигирования и массовое параллельное секвенирование библиотеки; ж – иммунопреципитация хроматиновых комплексов и массовое параллельное секвенирование, метод ChiA-PET.

сильного разбавления (рис., б). В таких условиях лигируются только концы молекул ДНК, сближенных в пространстве. Далее химерные молекулы ДНК выделяются и очищаются. Таким образом, создается библиотека попарно взаимодействующих молекул ДНК. Причем относительное обогащение в библиотеке специфических районов генома, лигированных друг с другом, отражает вероятность взаимодействия этих районов в трехмерном пространстве ядра в популяции клеток. Стоит подчеркнуть, что типичная 3C библиотека содержит огромное (до 10^{11}) количество уникальных пар взаимодействующих районов, и выбор дальнейшего метода анализа библиотеки зависит от задач исследования (Belton *et al.*, 2012).

Так, если необходимо оценить взаимодействие двух конкретных районов генома, достаточно воспользоваться методом количественной ПЦР, подобрав один из праймеров, гомологичный одному району, а второй – другому (Splinter *et al.*, 2006; Würtele, Chartrand, 2006). Получение продуктов амплификации такой пары праймеров при анализе 3C-библиотеки будет свидетельствовать о близком пространственном расположении выбранных районов генома в ядре клетки (рис., в).

Для поиска последовательностей ДНК, контактирующих с выбранным участком генома, можно воспользоваться методами 4C и 5C (рис., в). 4C (circularized chromosome conformation capture – замкнутый захват конформации хромосом) представляет собой объединение метода 3C и метода инвертированной ПЦР (Zhao *et al.*, 2006; Fullwood *et al.*, 2009). 5C (carbon-copy chromosome conformation capture – захват конформации хромосом «под копирку») – объединение методов 3C и мультиплексной ПЦР с предварительным лигированием адаптерных последовательностей (Dostie *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2011). 5C позволяет проводить одновременный поиск районов, контактирующих с несколькими выбранными участками генома.

Также стоит упомянуть о методах ChIP-loop (Horike *et al.*, 2005) и ChIA-PET, которые позволяют выявить участки генома, контактирующие с помощью специфических белков, например, транскрипционных факторов или белков инсуляторов. Эти методы основаны на принципах иммунопреципитации и лигирования сближенных в пространстве молекул ДНК (Fullwood *et al.*, 2009) (рис., ж). Подробное описание 3C методов приведено в обзоре De Wit и De Laat (2012).

Особенно перспективным на сегодняшний день является метод Hi-C, который позволяет определять пространственную структуру хроматина в масштабе всего генома с очень высоким разрешением в большом количестве клеток (Lieberman-Aiden *et al.*, 2009). Метод Hi-C представляет собой объединение технологии 3C и технологий массового параллельного секвенирования. Полное секвенирование 3C-библиотеки теоретически позволяет установить все хроматиновые контакты, существующие в геноме. На практике количество установленных контактов сильно зависит от глубины секвенирования библиотеки (Shaw, 2010). Основной технической особенностью создания Hi-C библиотеки является этап обогащения библиотеки продуктами межмолекулярного лигирования. Такое обогащение достигается за счет заполнения липких концов, возникших при обработке рестриктазой фиксированного хроматина, биотинилированными нуклеотидами (рис., г). На следующем этапе проводится лигирование по тупым концам (рис., д). Таким образом, продукты межмолекулярного лигирования, собственно молекулы, несущие информацию о контактах ДНК, оказываются меченными биотинилированными нуклеотидами. Использование на следующем этапе магнитных частиц, покрытых стрептавидином, позволяет сконцентрировать продукты лигирования (рис., е) и подготовить их для массового параллельного секвенирования (Lieberman-Aiden *et al.*, 2009).

МОДЕЛИ КОМПАКТИЗАЦИИ ДНК В ЯДРЕ

Одним из наиболее интересных результатов применения метода Hi-C является разрешение вопроса о модели компактизации молекул ДНК в ядре. Известно, что линейный размер молекул ДНК многократно превышает размеры интерфазного ядра, поэтому ДНК должна эффективно компактизоваться, для того чтобы поместиться в малом объеме ядра. Однако принцип подобной укладки не был известен, были предложены две основные модели укладки: стохастическая (Munkel, Langowski, 1998; Mateos-Langerak *et*

al., 2009) и фрактальной глобулы (Grosberg *et al.*, 1988, 1993). Hi-C исследование, проведенное на лимфоидных клетках, показало, что укладка молекул ДНК в ядре достигается за счет упаковки по модели «фрактальной глобулы». При таком способе упаковки близко расположенные участки молекулы ДНК предпочтительно взаимодействуют друг с другом, формируя глобулу первого порядка. В свою очередь, близко расположенные глобулы первого порядка также с большей вероятностью взаимодействуют друг с другом, формируя глобулу второго порядка и т. д. Модель «фрактальной глобулы» позволяет компактизовать длинную молекулу ДНК и при этом избежать образования большого количества нераспутываемых узлов, которые неизбежно возникают при случайной, стохастической компактизации длинного полимера. Кроме того, фрактальная модель организации хроматина позволяет быстро компактизовывать и декомпактизовывать отдельные участки молекулы ДНК, без изменения укладки соседних районов, тем самым обеспечивается выполнение ее функции (Lieberman-Aiden *et al.*, 2009).

ОРГАНИЗАЦИЯ ВНУТРИХРОМОСОМНЫХ КОНТАКТОВ

Использование метода Hi-C позволило выявить ряд важных особенностей пространственной организации хромосом соматических клеток. Так, было показано что близлежащие районы хромосом лимфоидных клеток организованы в домены характерного размера в 1 млн пар нуклеотидов (м.п.н.), причем активные и неактивные районы генома оказываются функционально разделены (Lieberman-Aiden *et al.*, 2009). Карта распределения открытых доменов очень напоминает карту рано- и поздно-реплицирующихся районов генома. Причем репликативные домены имеют схожий размер с Hi-C доменами (Ryba *et al.*, 2010).

Помимо Hi-C существует ряд других методов для анализа пространственной организации хроматина и структуры ядра. Одними из наиболее давно известных пространственных структур ядра являются ламин-ассоциированные домены (ЛАД) – определенные участки хромосом, взаимодействующие с ядерной мембраной (Misteli, 2007; Guelen *et al.*, 2008; Peric-Hupkes *et al.*, 2010). Впервые выделить такие домены позволили данные о структуре эукариотического ядра, полученные при помощи электронной микроскопии (Beams *et al.*, 1957; Misteli, 2007). Считается, что взаимодействие хромосом и ядерной ламины представляет собой особый механизм регуляции экспрессии генов (Taddei *et al.*, 2004; Akhtar, Gasser, 2007). Так, например, хорошо изучена связь подавления транскрипции в теломерном локусе дрожжей и его контактов с ядерной мембраной или отдаление от ядерной мембраны Ig-локуса B-лимфоцитов перед его активацией и реаранжировкой (Andrulis *et al.*, 1998; Kosak *et al.*, 2002). Использование метода DamID для идентификации ЛАД позволило составить широкомасштабные карты этих доменов в клетках дрозофилы и млекопитающих (Pickersgill *et al.*, 2006). Сопоставление ЛАД- и Hi-C-доменов в клетках человека выявило, что они связаны, хотя и не всегда совпадают друг с другом (Dixon *et al.*, 2012). Так, средний размер ЛАД-домена составляет около 454 т.п.н., в то время как домены Hi-C приблизительно в два раза больше (около 880 т.п.н.). Важно, что некоторые из найденных Hi-C-доменов полностью совпадают с обнаруженными ранее ЛАД-доменами. Это подчеркивает наличие определенных закономерностей в образовании таких доменов. Еще одним косвенным доказательством сходства двух этих типов доменов является их высокая консервативность среди различных типов клеток. Так, ЛАД разных типов клеток перекрываются на 70–90 %, и при сравнении Hi-C-доменов эмбриональных стволовых клеток и коры головного мозга мыши также было обнаружено высокое сходство. С другой стороны, наличие доменов Hi-C, не соответствующих ЛАД-доменам, позволяет предположить, что эти структуры формируются независимо друг от друга и выполняют различные функции в организации ядра (Kalhor *et al.*, 2012).

В целом характер распределения внутрихромосомных контактов, выявленных методом Hi-C, подтверждает наличие в ядре хромосомных территорий, существование которых ранее было показано методом FISH (Lieberman-Aiden *et al.*, 2009).

ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЖХРОМОСОМНЫХ КОНТАКТОВ

Стоит отметить, что изначально предложенный метод Hi-C (Lieberman-Aiden *et al.*, 2009) не был лишен недостатков. Наиболее сложной стадией является лигирование сближенных в пространстве концов ДНК. На этой стадии возможно образование артефактов, т. е. лигирование молекул, которые не взаимодействуют *in vivo*, а случайно оказались сближенными во время приготовления библиотеки. Хотя проведение лигирования в условиях сильного разбавления отчасти решает данную проблему, наличие артефактных взаимодействий сильно осложняет анализ относительно редких межхромосомных контактов. Kalhor с соавт. предложили способ избежать появления артефактных последовательностей в библиотеке Hi-C (Kalhor *et al.*, 2012). Улучшение заключается в закреплении хроматина перед стадией лигирования на поверхности магнитных частиц. Таким образом, вероятность артефактного взаимодействия фрагментов хроматина при лигировании резко уменьшается. С использованием улучшенной методики Hi-C удалось показать, что до половины всех межхромосомных контактов, выявленных с использованием традиционного протокола Hi-C, являются артефактами (Kalhor *et al.*, 2012). Важно отметить, что достоверность выявления внутрихромосомных контактов традиционным протоколом не вызывает сомнения, поскольку вероятность артефактного контакта молекул с одной хромосомы гораздо ниже вероятности артефактного контакта молекул с разных хромосом. Таким образом, улучшенная методика Hi-C, названная TCC (tethered conformation capture – связанный конформационный захват), позволила детально исследовать характер межхромосомных взаимодействий (Kalhor *et al.*, 2012).

Принципиальным открытием стало то, что межхромосомные контакты очень динамичны, т. е. в различных клетках одной и той же клеточной популяции распределение контактов может значительно отличаться. Авторы показывают, что из всего пула межхромосомных контактов лишь 20 % являются общими для любых двух клеток, взятых из популяции (Kalhor *et al.*, 2012). Кроме того, было показано, что районы активно транскрибируемых генов чаще участвуют в межхромосомных контактах. По-видимому, этот факт объясняется выпетливанием таких районов из хромосомной территории в область концентрации белков транскрипционного аппарата (так называемые «фабрики транскрипции»), где становится возможным контакт с другим активным районом. Предсказанные на основе данных Hi-C частоты межхромосомных контактов хорошо согласовывались с данными, полученными на основе 3D-FISH-анализа. Таким образом подтвердилась адекватность информации о пространственной организации генома, полученной не в прямых экспериментах по микроскопированию, а с помощью молекулярно-биологических подходов (Kalhor *et al.*, 2012).

Тем не менее Bian и Belmont считают, что необходимо с осторожностью интерпретировать результаты 3C-экспериментов, поскольку имеется ряд проблем, связанных с 3C-технологией, которые еще не до конца ясны. Поскольку формальдегид фиксирует существующую в данный момент пространственную конфигурацию ядер в большой популяции клеток, неизвестно, какая доля зафиксированных событий взаимодействия является временными флуктуациями структуры, а какая представляет собой редкие, но относительно стабильные варианты контактов (Bian, Belmont, 2012).

ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ ДОМЕНЫ

Метод Hi-C позволяет реконструировать карту пространственных взаимодействий ДНК в ядре клетки, однако разрешение подобной карты в значительной степени зависит от глубины секвенирования ДНК библиотеки (Shaw, 2010). В работах Lieberman-Aiden с соавт. и Kalhor с соавт. глубина секвенирования была относительно небольшой, и карта взаимодействующих районов имела разрешение порядка 1 м.п.н. (Lieberman-Aiden *et al.*, 2009; Kalhor *et al.*, 2012). В проведенном недавно исследовании пространственной структуры генома эмбриональных стволовых клеток, фибробластов и нейронов коры головного мозга у мыши и человека методом Hi-C удалось достичь разрешения карты порядка 100 т.п.н. (Dixon *et al.*, 2012). Десятикратное увеличение разрешения метода позволило авторам предложить модель фундаментальной органи-

зации генома соматических клеток – модель «топологических доменов». Авторы показали, что «элементарной частицей» генома является топологический домен – протяженный участок хромосомы порядка 0,8–1 м.п.н., большая часть внутрихромосомных контактов которого происходит внутри участка. Таким образом, топологический домен представляет собой плотно упакованный автономный участок хромосомы. По длине хромосомы топологические домены разделены районами «границ», для которых характерно малое количество внутрихромосомных контактов. Также было показано, что в районах границ часто локализуются сайты посадки инсуляторных белков, таких, как CTCF, активно транскрибирующиеся гены домашнего хозяйства и SINE-элементы (Dixon *et al.*, 2012). Важным открытием стало то, что организация с помощью топологических доменов является эволюционно консервативной, т. е. гомологичные последовательности генома человека и мыши организованы в топологические домены одинаково. Кроме того, структура топологических доменов устойчиво сохраняется в таких разных типах клеток, как эмбриональные стволовые клетки, фибробласты и клетки коры головного мозга. На сегодняшний день остаются неизвестны механизмы, поддерживающие и устанавливающие структуру топологических доменов.

Таким образом, 3С-методы, и в особенности метод Hi-C, являются уникальными инструментами изучения пространственной организации ядра и архитектуры хромосом, позволяющими получить глобальную карту взаимодействующих районов генома. Однако метод Hi-C имеет и свои ограничения. Hi-C не позволяет увидеть тонкие детали организации компартментов ядра, как это может делать электронная микроскопия, или фиксировать динамику взаимодействия специфических локусов, как флюоресцентная микроскопия. Поэтому Hi-C не заменяет, а скорее дополняет существующие подходы к исследованиям пространственной организации ядра.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, соглашение № 8095.

ЛИТЕРАТУРА

Akhtar A., Gasser S.M. The nuclear envelope and transcriptional control // Nat. Rev. Genet. 2007. V. 8. P. 507–517.

Andrulis E.D., Neiman A.M., Zappulla D.C. *et al.* Perinuclear localization of chromatin facilitates transcriptional silencing // Nature. 1998. V. 394. P. 592–595.

Beams H.W., Tahmisian T.T., Devine R. *et al.* Ultrastructure of the nuclear membrane of a gregarine parasitic in grasshoppers // Exp. Cell Res. 1957. V. 13. P. 200–204.

Belton J.M., McCord R.P., Gibcus J.H. *et al.* Hi-C: A comprehensive technique to capture the conformation of genomes // Methods. 2012. V. 58. P. 268–76.

Bian Q., Belmont A.S. Revisiting higher-order and large-scale chromatin organization // Curr. Opin. Cell Biol. 2012. V. 24. P. 359–366.

Cremer C., Cremer T., Gray J.W. Induction of chromosome damage by ultraviolet light and caffeine: correlation of cytogenetic evaluation and flow karyotype // Cytometry. 1982. V. 2. P. 287–290.

de Wit E., de Laat W. A decade of 3C technologies: insights into nuclear organization // Genes Dev. 2012. V. 26. P. 11–24.

Dekker J., Rippe K., Dekker M. *et al.* Capturing chromosome conformation // Science. 2002. V. 295. P. 1306–1311.

Dixon J.R., Selvaraj S., Yue F. *et al.* Topological domains in mammalian genomes identified by analysis of chromatin interactions // Nature. 2012. V. 485. P. 376–380.

Dostie J., Richmond T.A., Arnaout R.A. *et al.* Chromosome conformation capture carbon copy (5C): a massively parallel solution for mapping interactions between genomic elements // Genome Res. 2006. V. 16. P. 1299–1309.

Fujita N., Wade P.A. Use of bifunctional cross-linking reagents in mapping genomic distribution of chromatin remodeling complexes // Methods. 2004. V. 33. P. 81–85.

Fullwood M.J., Wei C.L., Liu E.T. *et al.* Next-generation DNA sequencing of paired-end tags (PET) for transcriptome and genome analyses // Genome Res. 2009. V. 19. P. 521–532.

Gilbert N., Boyle S., Fiegler H. *et al.* Chromatin architecture of the human genome: gene-rich domains are enriched in open chromatin fibers // Cell. 2004. V. 118. P. 555–566.

Grosberg A., Nechaev S., Shakhnovich E. The role of topological constraints in the kinetics of collapse of macromolecules // J. Physique. 1988. V. 49. P. 2095–2100.

Grosberg A., Rabin Y., Havlin S. *et al.* Crumpled globule model of the 3-dimensional structure of DNA // Europhys. Lett. 1993. V. 23. P. 373-378.

Guelen L., Pagie L., Brasset E. *et al.* Domain organization of human chromosomes revealed by mapping of nuclear lamina interactions // Nature. 2008. V. 453. P. 948–951.

Horike S., Cai S., Miyano M. *et al.* Loss of silent-chromatin looping and impaired imprinting of DLX5 in Rett syndrome // Nat. Genet. 2005. V. 37. P. 31–40.

Jackson V. Formaldehyde cross-linking for studying nucleosomal dynamics // Methods. 1999. V. 17. P. 125–139.

Kalhor R., Tjong H., Jayathilaka N. *et al.* Genome architectures revealed by tethered chromosome conformation capture and population-based modeling // Nat. Biotechnol. 2012. V. 30. P. 90–98.

Kosak S.T., Skok J.A., Medina K.L. *et al.* Subnuclear compartmentalization of immunoglobulin loci during lymphocyte development // Science. 2002. V. 296. P. 158–162.

Lieberman-Aiden E., van Berkum N.L., Williams L. *et al.* Comprehensive mapping of long-range interactions reveals folding principles of the human genome // Science. 2009. V. 326. P. 289–293.

Mateos-Langerak J., Bohn M., de Leeuw W. *et al.* Spatially confined folding of chromatin in the interphase nucleus // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2009. V. 106. P. 3812–3817.

Misteli T. Beyond the sequence: cellular organization of genome function // Cell. 2007. V. 128. P. 787–800.

Morey C., Da Silva N.R., Perry P. *et al.* Nuclear reorganisation and chromatin decondensation are conserved, but distinct, mechanisms linked to *Hox* gene activation // Development. 2007. V. 134. P. 909–919.

Munkel C., Langowski J. Chromosome structure predicted by a polymer model // Phys. Rev. E. 1998. V. 57. P. 5888–5896.

Orlando V., Strutt H., Paro R. Analysis of chromatin structure by *in vivo* formaldehyde cross-linking // Methods. 1997. V. 11. P. 205–214.

Peric-Hupkes D., Meuleman W., Pagie L. *et al.* Molecular maps of the reorganization of genome-nuclear lamina interactions during differentiation // Mol. Cell. 2010. V. 38. P. 603–613.

Pickersgill H., Kalverda B., de Wit E. *et al.* Characterization of the *Drosophila melanogaster* genome at the nuclear lamina // Nat. Genet. 2006. V. 38. P. 1005–1014.

Ryba T., Hiratani I., Lu J. *et al.* Evolutionarily conserved replication timing profiles predict long-range chromatin interactions and distinguish closely related cell types // Genome Res. 2010. V. 20. P. 761–770.

Shaw P.J. Mapping chromatin conformation // F1000 Biol. Rep. 2010. V. 2.

Shopland L.S., Lynch C.R., Peterson K.A. *et al.* Folding and organization of a contiguous chromosome region according to the gene distribution pattern in primary genomic sequence // J. Cell Biol. 2006. V. 174. P. 27–38.

Simonis M., Klous P., Splinter E. *et al.* Nuclear organization of active and inactive chromatin domains uncovered by chromosome conformation capture-on-chip (4C) // Nat. Genet. 2006. V. 38. P. 1348–1354.

Solovei I., Kreysing M., Lanctôt C. *et al*. Nuclear architecture of rod photoreceptor cells adapts to vision in mammalian evolution // Cell. 2009. V. 137. P. 356–368.

Splinter E., Heath H., Kooren J. *et al.* CTCF mediates long-range chromatin looping and local histone modification in the beta-globin locus // Genes Dev. 2006. V. 20. P. 2349–2354.

Taddei A., Hediger F., Neumann F. R. *et al.* The function of nuclear architecture: a genetic approach // Annu. Rev. Genet. 2004. V. 38. P. 305–345.

Wang K.C., Yang Y.W., Liu B. *et al.* A long noncoding RNA maintains active chromatin to coordinate homeotic gene expression // Nature. 2011. V. 472. P. 120–124.

Würtele H., Chartrand P. Genome-wide scanning of HoxB1-associated loci in mouse ES cells using an open-ended Chromosome Conformation Capture methodology // Chromosome Res. 2006. V. 14. P. 477–495.

Zhao Z., Tavoosidana G., Sjцlinder M. *et al.* Circular chromosome conformation capture (4C) uncovers extensive networks of epigenetically regulated intra- and interchromosomal interactions // Nat. Genet. 2006. V. 38. P. 1341–1347.

3C-BASED METHODS FOR 3D GENOME ORGANIZATION ANALYSIS

N.R. Battulin[1, 2], V.S. Fishman[1, 2], Yu.L. Orlov[1, 2], A.G. Menzorov[1, 2], D.A. Afonnikov[1, 2], O.L. Serov[1, 2]

[1] Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: battulin@bionet.nsc.ru;
[2] Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

The 3D organization of an eukaryotic genome plays an important role in nuclear gene expression. Until recently, studies of this organization were limited by light microscopy and electron microscopy methods. The development of chromosome conformation capture (3C) methods allowed studying genome-wide chromosomal contacts by using only molecular methods. Nowadays, numerous 3C-based methods have been developed to reconstruct the 3D organization of eukaryotic genomes.

Key words: 3D genome organization, 3C, Hi-C, topological domains.

УДК 633.352:575.222.75:631.527.42

ИЗУЧЕНИЕ КОНТРОЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ СИМБИОЗА У РАЗНЫХ СИМБИОТИЧЕСКИХ МУТАНТОВ ГОРОХА (*PISUM SATIVUM* L.) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПРИВИВОК

© 2012 г. **Е.Ю. Власова, К.К. Сидорова, М.Н. Гляненко, Т.М. Мищенко**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: sidorova@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 26 марта 2012 г. Принята к публикации 25 апреля 2012 г.

С использованием метода вегетативных прививок по типу «стебель/корень» изучено 8 индуцированных химическими мутагенами симбиотических мутантов гороха (*Pisum sativum* L.). Установлено, что у бесклубеньковых мутантов К20а и К1005м, мутантов с неэффективными клубеньками К287 и К1а, а также суперклубеньковых мутантов К10а и К12а симбиотические признаки определяются корнем. Напротив, у суперклубеньковых мутантов К301 и К22а этот признак контролируется стеблем. Сделан вывод о том, что у суперклубеньковых мутантов К10а и К12а, с одной стороны, и К301 и К22а – с другой, реализуются разные механизмы формирования признака супернодуляции.

Ключевые слова: горох, *Pisum sativum*, симбиотические мутанты, нодуляция, азотфиксация, вегетативные прививки.

ВВЕДЕНИЕ

Процесс фиксации молекулярного азота воздуха бобовыми растениями является результатом их симбиотического взаимодействия с бактериями родов *Rhizobium*, *Sinorhizobium* и *Bradyrhizobium*. У макро- и микросимбионтов имеются свои системы генов, контролирующих формирование симбиоза и его функционирование, которые находятся в сложном взаимодействии друг с другом. В течение последних трех десятилетий много внимания было уделено исследованиям симбиотического процесса со стороны макросимбионта. При помощи создания и изучения коллекций спонтанных и индуцированных симбиотических мутантов к настоящему времени у разных видов бобовых растений выявлено свыше 100 генов, мутации которых влияют на разные стадии становления и функционирования симбиоза. Самое большое число симбиотических генов, свыше 30, идентифицировано у гороха посевного (*Pisum sativum* L.), традиционного модельного объекта генетических исследований. Большинство из них определяют моногенный рецессивный характер наследования мутантных симбиотических признаков, для многих из них установлена хромосомная локализация (LaRue, Weeden, 1992; Сидорова, Ужинцева, 1992, 1994; Kneen *et al*., 1994; Sagan *et al*., 1994; LaRue *et al*., 1996; Сидорова, Шумный, 1997). Очевидно, что процесс нодуляции находится под контролем растения-хозяина, именно генотип растения определяет число формирующихся клубеньков, их размеры, морфологию и ультраструктуру бактероидной ткани. Способность формировать азотустойчивый симбиоз также зависит от генотипа макросимбионта.

Спектр симбиотических мутантов растений включает несколько основных типов: бесклубеньковые (nod^-), с ограниченной неустойчивой нодуляцией ($nod^{+/-}$), с неэффективными клубеньками (nod^+fix^-), с гипернодуляцией (повышенным количеством клубеньков, в 2–4 раза выше нормы, высокой азотфиксацией и умеренной устойчивостью к нитратам (Nod^+fix^+),

суперклубеньковые (с избыточным количеством клубеньков, в 10–15 раз выше нормы, высокой азотфиксацией и высокой устойчивостью к нитратам, $nod^{+++}fix^{++}nts$).

Последний тип мутантов представляет собой особый интерес, так как у него, очевидно, нарушен авторегуляционный контроль нодуляции, описанный у люцерны (Caetano-Anolles, Bauer, 1988), затем изученный у суперклубенькового мутанта сои (Caetano-Anolles, Gresshoff, 1991; Gresshoff, 1993) и позднее в симбиотической системе горох – клубеньковые бактерии (Sagan, Gresshoff, 1995; Li *et al*., 2009). Суть его заключается в том, что в норме сформировавшиеся ранее клубеньки, когда их количество достигает определенного критического числа, сигналом в стебель, а затем ответным – из стебля в корень системно подавляют образование новых клубеньков в более молодых частях корневой системы, тем самым препятствуя избыточной нодуляции.

Факторы, влияющие на нодуляцию, могут продуцироваться в различных частях растений. При изучении симбиотических мутантов для установления места экспрессии генов, контролирующих нодуляцию, метод прививок по типу «корень/стебель» одним из первых использовал Натман (Nutman, 1949, 1956). Он изучал взаимодействие с ризобиями химерных растений клевера лугового, надземная часть которых имела генотип мутантного типа, а корень – дикого типа и наоборот. Было установлено, что у этого вида отсутствие нодуляции (фенотип nod^{-}), реализуемое при гомозиготности по аллелю *r*, определяется корнем. То есть химерные растения, имевшие корень дикого типа, формировали нормальные клубеньки, а растения, имевшие мутантный корень, были неспособны к нодуляции.

В последующем такие работы были проведены на целом ряде культур. Было установлено, что фенотип nod^{-} у изученных мутантов бобов, сои, фасоли и гороха в большинстве случаев определялся корнем, однако для гороха описан также контроль одновременно со стороны корня и стебля (Postma *et al*., 1988). Фенотип $nod^{+/-}$ в разных случаях определялся как корнем, так и стеблем. Фенотип fix^{-} у разных культур во всех изученных случаях зависел от корня. Суперклубеньковый фенотип nod^{+++} у первых исследованных мутантов сои зависел от стебля (Delves *et al*., 1986; Lee *et al*., 1991), затем был описан контроль этого признака со стороны корня, а также стебля и корня одновременно (Abd-Alla, 2001; Ikeda, 2001). Точно так же у большинства изученных мутантов гороха признак супернодуляции находится под контролем стебля (Sagan, Duc, 1996), однако для него отмечен и контроль этого признака со стороны корня (Postma *et al*., 1988). У гороха описан случай, когда факторы, влияющие на нодуляцию, поступали в корень из семядолей (Phillips, 1971).

Таким образом, оказывается, что большинство симбиотических генов бобовых экспрессируются в корне и лишь немногие – в стебле, т. е. в данном случае контроль формирования симбиоза имеет системный характер. Как правило, такой контроль обнаруживается при изучении мутаций, вызывающих избыточную нодуляцию или, иначе, суперклубеньковость (фенотип nod^{+++}).

В Институте цитологии и генетики СО РАН создана и поддерживается коллекция из 40 константных симбиотических линий гороха М10–М12 поколений, представляющих все основные типы симбиотических мутаций (Сидорова, Шумный, 2003). Каждая линия создана на основе одного исходного мутантного события. Кроме 40 мутантов, изолированных непосредственно по симбиотическим признакам в М2–М3 поколениях, в коллекции представлены мутанты М12–М17 поколений, которые были выделены по морфологическим признакам, а изменения в нодуляции и азотфиксации у них были обнаружены при дальнейшем изучении.

Целью настоящей работы было установить, со стороны какого органа растения, корня или стебля осуществляется контроль нодуляции и азотфиксации разных типов симбиотических мутаций. Для этого были проведены эксперименты с использованием реципрокных прививок по типу «корень/стебель» или «стебель/корень» мутантов с их исходными формами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В опыты были включены 8 симбиотических мутантов М10–М12 поколений: бесклубеньковые (nod^{-}) – К1005м, К20а; с отсутствием азотфиксирующей активности ($nod^{+}fix^{-}$) – К287,

К1а; суперклубеньковые ($nod^{+++}fix^{++}nts$) – К301, К10а, К12а, К22а, а также их исходные формы – сорта гороха Рамонский 77, Рондо и морфологический мутант К511, обладающие нормальной нодуляцией и азотфиксацией ($nod^{+}fix^{+}$).

Все мутанты были получены с использованием метода химического мутагенеза. Суперклубеньковый мутант К301 ($nod^{+++}fix^{+}nts$) и мутант с неэффективными белыми клубеньками К287 ($nod^{+}fix^{-}$) были индуцированы из сорта гороха Рамонский 77 с использованием нитрозоэтилмочевины (НЭМ).

Бесклубеньковый мутант К20а (nod^{-}) также индуцирован из сорта Рамонский 77, но с использованием в качестве мутагена этилметансульфоната (ЭМС).

Бесклубеньковый мутант К1005м (nod^{-}) выделен из низкорослого мутанта К511, обладающего нормальной нодуляцией (nod^{+}), который ранее был получен из сорта Торсдаг при обработке семян ЭМС.

Мутант с неактивными клубеньками К1а ($nod^{+}fix^{-}$), а также суперклубеньковые мутанты К10а, К12а и К22а ($nod^{+++}fix^{++}nts$) индуцированы из сорта Рондо с использованием ЭМС. Вид корневой системы сорта Рондо и суперклубеньковых мутантов К10а и К22а представлен на рис. 1.

Все включенные в данную работу мутанты представляют собой по отношению к их исходным формам моногенные рецессивные мутации. Мутанты К301 и К287 – с плейотропным эффектом. У суперклубенькового мутанта К301 в плейотропный комплекс входит признак фасциации стебля, у мутанта с неэффективными клубеньками К287 стебель с укороченными междоузлиями. Признак формы стебля наследуется у них вместе с симбиотическими признаками. С использованием суперклубенькового мутанта К301 идентифицирован и локализован на хромосомной карте гороха в V группе сцепления ген *Nod4-nod4*, рецессивный

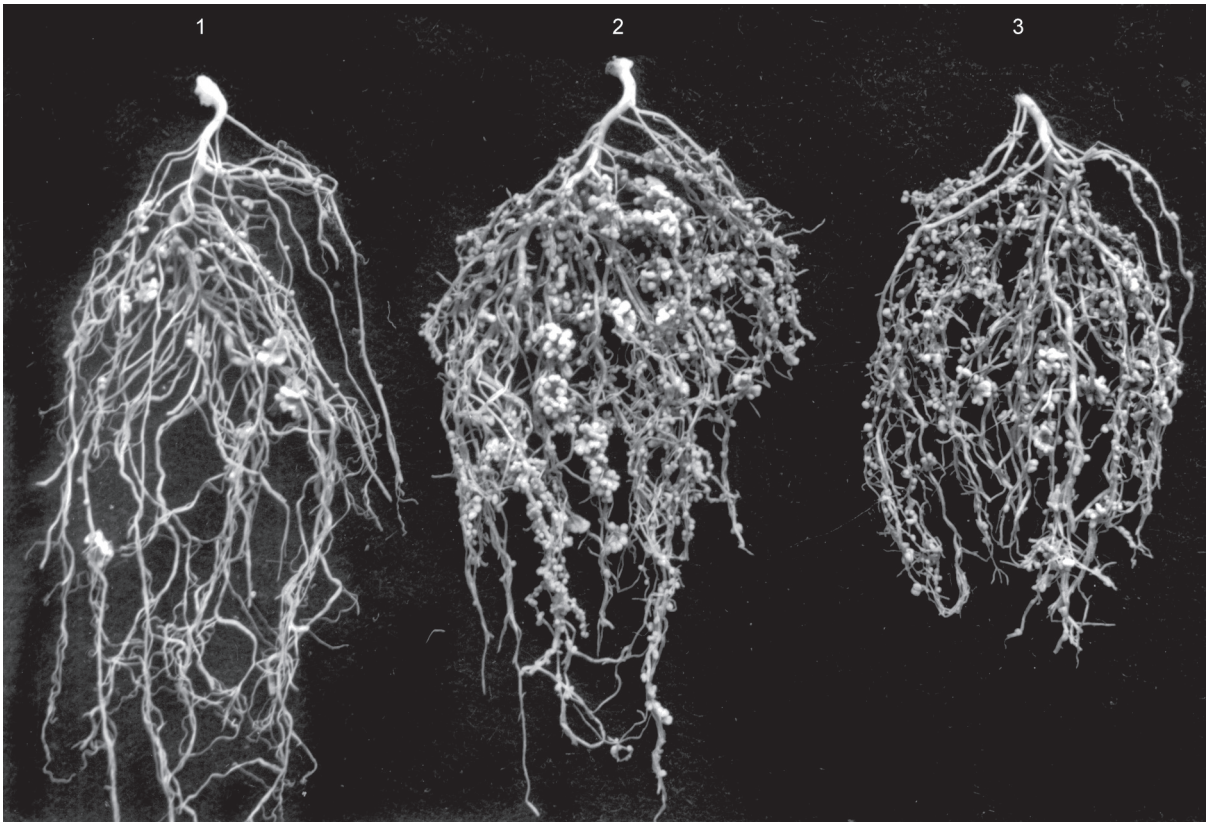


Рис. 1. Корни растений гороха.

1 – сорт Рондо, 2 – суперклубеньковый мутант К10а (*nod3*), 3 – суперклубеньковый мутант К22а (*nod6*).

аллель которого контролирует супернодуляцию (Сидорова, Ужинцева, 1992, 1994).

При проведении прививок за основу была принята методика, подробно описанная исследователями из Нидерландов (Postma *et al*., 1988). Семена мутантов и их исходных форм проращивали в предварительно прокаленном кварцевом песке, увлажняя его прокипяченной водопроводной водой. Операции прививок проводили, когда проростки достигали 4–5 см в высоту методом клиновидной прививки с разрезом в области эпикотиля. Подвой и привой удерживали вместе с помощью пластиковых трубочек длиной до 1 см, аккуратно надвигаемых на область прививки со стороны подвоя (рис. 2). После проведения прививок растения, обвернутые влажной фильтровальной бумагой, несколько дней выдерживали в условиях 100 %-й влажности в пластиковых контейнерах.

Для определения влияния самой операции прививки на нодуляцию и азотфиксацию в качестве контроля использовали привитые растения, для получения которых в качестве привоя и подвоя использовали разные растения одного мутанта или сорта, т. е. прошедшие через прививки «сам на себя».

Инокуляцию клубеньковыми бактериями проводили перед высадкой химерных растений на постоянное место выращивания, используя штамм 250а *Rhizobium leguminosarum*, любезно предоставленный нам Всероссийским научно-исследовательским институтом сельскохозяйственной микробиологии (Санкт-Петербург).

Растения выращивали в теплице на субстрате из смеси керамзита с вермикулитом, в стеллажах и в сосудах. В стеллажах использовали стандартный для гидропонных теплиц питательный раствор (Чесноков, Базырина, 1957). При выращивании в сосудах вносили стартовую дозу азота только в начальный период роста в количестве 20 % от полной нормы. Режим освещения

Рис. 2. Химерные растения гороха в первые сутки после прививки.

день/ночь – соответственно 16/8 ч. Температура 20–22 °С днем и 15–17 °С ночью.

Анализ нодуляции и оценку азотфиксирующей способности проводили в стадии начала цветения растений. Активность нитрогеназы определяли ацетиленовым методом (Hardy *et al*., 1968) на газовом хроматографе «Цвет-500».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение нодуляции и азотфиксации у химерных растений, полученных в результате реципрокных прививок симбиотических мутантов с их исходными формами, а также растений, прошедших через прививки «сам на себя» (табл. 1),

Таблица 1

Характер нодуляции и азотфиксации у химерных растений, полученных в результате реципрокных прививок между симбиотическими мутантами и их исходными формами, а также прививок «сам на себя» и орган, контролирующий их формирование

Стебель/корень	Изучено растений	Тип нодуляции и азотфиксации	Контроль формирования симбиотических признаков
Бесклубеньковые мутанты (nod^-)			
К20а/К20а	13	К20а	
Рамонский 77/К20а	17	К20а	корень
К20а/Рамонский 77	19	Рамонский 77	корень
К1005м/К1005м	7	К1005м	
К511/К1005м	12	К1005м	корень
К1005м/К511	11	К511	корень
Мутанты с неэффективными клубеньками (nod^+fix^-)			
К287/К287	18	К287	
Рамонский 77/ К287	15	К287	корень
К287/Рамонский 77	16	Рамонский 77	корень
К1а/К1а	9	К1а	
Рондо/К1а	19	К1а	корень
К1а/Рондо	19	Рондо	корень
Суперклубеньковые мутанты ($nod^{+++}fix^{++}nts$)			
К10а/К10а	4	К10а	
Рондо/К10а	12	К10а	корень
К10а/Рондо	7	Рондо	корень
К12а/К12а	13	К12а	
Рондо/К12а	13	К12а	корень
К12а/Рондо	16	Рондо	корень
К22а/К22а	5	К22а	
Рондо/К22а	10	Рондо	стебель
К22а/Рондо	18	К22а	стебель
К301/К301	18	К301	
Рамонский 77/К301	20	Рамонский 77	стебель
К301/Рамонский 77	17	К301	стебель
Исходные формы (nod^+fix^+)			
Рамонский 77/Рамонский 77	15	Рамонский 77	
Рондо/Рондо	16	Рондо	
К511/К511	14	К511	

показало, что у бесклубеньковых мутантов К1005м и К20а (nod^{-}), а также у мутантов с неактивными клубеньками К287 и К1а (nod^{+}fix^{-}) симбиотические признаки контролируются корнем. На основании этого можно предположить, что гены, мутации которых определяют эти симбиотические признаки в данных случаях, экспрессируются в корне. Эти результаты согласуются с многочисленными литературными данными, в которых у гороха и других бобовых культур отмечен контроль формирования этих симбиотических признаков со стороны корня.

У суперклубеньковых мутантов К301 и К22а (nod^{+++}fix^{++}nts) проявление признака супернодуляции зависит от стебля. Таким образом, гены, мутации которых приводят к супернодуляции в этом случае, предположительно экспрессируются в стебле, а контроль признака имеет системный характер и, скорее всего, связан с нарушением механизма авторегуляции нодуляции.

У суперклубеньковых мутантов К10а и К12а, напротив, характер нодуляции зависит от корня. Можно предположить, что у них мутации, определяющие признак супернодуляции, экспрессируются в корне, а не в стебле.

Сама операция прививки не оказывала влияния на характер нодуляции, а также наличие или отсутствие азотфиксирующей активности клубеньков у растений мутантов и сортов, хотя и приводила к некоторому снижению их числа по сравнению с обычно наблюдаемым у растений того же мутанта или сорта при тех же условиях выращивания, что можно объяснить ослаблением растений после операции и затратами ассимилятов на восстановление поврежденных тканей.

В рамках программы по выявлению симбиотических генов нами ранее были проведены скрещивания изучаемых в данной работе мутантов как с исходными сортами, так и фенотипически сходных мутантов между собой на аллелизм с привлечением в исследования симбиотических мутантов из американской коллекции, маркированных разными *sym*-генами, а также скрещивания между мутантами разных типов. Было установлено, что мутанты К10а и К12а аллельны по мутантному гену, определяющему супернодуляцию. Эти же мутанты оказались аллельными с суперклубеньковым мутантом *nod3* из американской коллекции. Следует отметить, что наши суперклубеньковые мутанты были индуцированы на четыре года раньше, чем мы получили мутант *nod3* из США. Было сделано заключение, что мутанты К10а и К12а, контролирующие супернодуляцию, представляют собой новый аллель гена *nod3*. Для мутанта *nod3* в опытах с вегетативными прививками по типу «корень/стебель» исследователями из Нидерландов был установлен контроль нодуляции со стороны корня (Postma *et al*., 1988). Таким образом, наши данные поддерживают сделанные ими выводы.

Другой суперклубеньковый мутант, К22а, также полученный из сорта Рондо, у которого признак супернодуляции оказался под контролем стебля, как и у суперклубенькового мутанта К301, полученного из сорта Рамонский 77, по нашим данным, является неаллельным с мутантами *nod3* (К10а, К12а) и *nod4* (К301). Мутация у него была обозначена символом *nod6*, ген локализован в VII группе сцепления (Sidorova *et al*., 2003). Очевидно, что гены *nod4* (К301) и *nod6* (К22а), с одной стороны, и ген *nod3* (К10а, К12а), с другой стороны, контролируют разные механизмы и/или этапы формирования признака супернодуляции у гороха.

Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что фитогормоны участвуют в формировании и развитии клубеньков, а инокуляция бобовых клубеньковыми бактериями меняет их гормональный статус (Hirsch, Fang, 1994; Павлова, Лутова, 2000; Stougaard, 2000). В частности предполагается, что ауксин играет особую роль в механизме авторегуляции клубенькообразования и формировании признака супернодуляции у бобовых (Gresshoff, 1993). Эти выводы подтверждаются и данными по изучению уровней фитогормонов у разных типов симбиотических мутантов из нашей коллекции (Холодарь и др., 2001). По нашим данным, мутант К301 (*nod4*), у которого признак супернодуляции находится под контролем стебля, в фазу цветения по содержанию ауксина в корнях превышал исходный сорт Рамонский 77 в 10 раз (154,5 ± 35,0 и 15,0 ± 2,0 нг/г сырой вегетативной массы корня соответственно). Содержание ауксина в корнях в ту же фазу цветения у мутанта К10а (*nod3*), у которого признак супернодуляции определяется корнем, было практически на уровне его исходного сорта

Рондо (900 ± 100 и 950 ± 250 нг/г сырой массы корня соответственно). Следует отметить, что у мутантов К301 и К10а существенно отличались и сами величины этого показателя.

Наличие плейотропного эффекта у мутантов, у которых кроме нодуляции изменена форма стебля, а также особенностей мутантов, установленных при реципрокных прививках их с исходными сортами, объясняет появление в F_2 при скрещивании между собой мутантов разного типа, представляющих интерес в генетическом отношении – двойных рецессивов. Так, в результате скрещивания суперклубенькового мутанта К301, имеющего фасциированный стебель, с мутантом К287 с неэффективными белыми клубеньками и компактным стеблем в F_2 выщеплялись растения, которые имели фасциированный стебель, такой же, как у мутанта К301, и белые неэффективные клубеньки, как у мутанта К287. При скрещивании суперклубенькового мутанта К301 с бесклубеньковым мутантом К1005м двойные рецессивы в F_2 имели следующий фенотип – фасциированный стебель и отсутствие клубеньков (табл. 2).

Реципрокные прививки и скрещивания симбиотических мутантов разных типов позволяют изучать контроль формирования симбиотических признаков и взаимодействие разных симбиотических генов в одном генотипе.

Работа частично финансировалась по программе Президиума РАН № 25 подпрограммы 11.9. «Биоразнообразие и динамика генофондов», проект № 26.27.3

Таблица 2

Дигибридное расщепление в F_2 по двум симбиотическим генам

Гибрид	Расщепление при 9 : 3 : 3 : 1	χ^2	P
Мутант К301(*nod4*) × мутант К287(*fix*)	$\frac{Nod4-\ Fix-}{255} : \frac{nod4\ \ nod4\ \ Fix-}{93} : \frac{Nod4-\ fix\ \ fix}{89} : \frac{nod4\ \ nod4\ \ fix\ \ fix}{22}$	2,21	$0{,}60 > P > 0{,}50$
Мутант К301(*nod4*) × мутант К1005М (*sym*)	$\frac{Nod4-\ Sym-}{131} : \frac{nod4\ \ nod4\ \ Sym-}{37} : \frac{Nod4-\ sym\ \ sym}{34} : \frac{nod4\ \ nod4\ \ sym\ \ sym}{11}$	2,55	$0{,}50 > P > 0{,}40$
Мутант К287(*fix*) × мутант К1005М (*sym*)	$\frac{Fix-\ Sym-}{213} : \frac{fix\ \ fix\ \ Sym-}{73} : \frac{Fix-\ sym\ \ sym}{95} : \frac{fix\ \ fix\ \ sym\ \ sym}{27}$	5,9	$0{,}20 > P > 0{,}10$

Примечание. Мутанты: К301 – суперклубеньковый; К287 – с неэффективными белыми клубеньками; К1005м – бесклубеньковый.

ЛИТЕРАТУРА

Павлова З.Б., Лутова Л.А. Клубенькообразование как модель для изучения дифференцировки у высших растений // Генетика. 2000. Т. 36. № 6. С. 1173–1188.

Сидорова К.К., Ужинцева Л.П. Использование мутантов для выявления генов, контролирующих симбиотические признаки у гороха // Генетика. 1992. Т. 28. № 4. С. 144–151.

Сидорова К.К., Ужинцева Л.П. Локализация мутантного гена *nod4*, контролирующего супернодуляцию у гороха // Докл. РАН. 1994. Т. 336. № 6. С. 847–849.

Сидорова К.К., Шумный В.К. Новый ген гороха (*Pisum sativum* L.) *Nod5-nod5*, контролирующий нодуляцию // Докл. РАН. 1997. Т. 353. № 5. С. 703–704.

Сидорова К.К., Шумный В.К. Создание и генетическое изучение коллекции симбиотических мутантов гороха (*Pisum sativum* L.) // Генетика. 2003. Т. 39. № 4. С. 501–509.

Холодарь А.В., Сидорова К.К., Шумный В.К. Изучение уровня фитогормонов у разных типов симбиотических мутантов гороха // Генетика. 2001. Т. 37. № 11. С. 1517–1521.

Чесноков В.А., Базырина Е.Н. Выращивание растений без почвы на искусственных средах // Вестн. с.-х. науки. 1957. № 4. С. 121–128.

Abd-Alla M.H. Regulation of nodule formation in soybean-Bradyrhizobium symbiosis is controlled by shoot or/and root signals // Plant Growth Regulation. 2001. V. 34. No. 2. P. 241–250.

Caetano-Anolles G., Bauer W.D. Feedback regulation of nodule formation in alfalfa // Planta. 1988. V. 175. P. 546–557.

Caetano-Anolles G., Gresshoff P.M. Plant genetic control of nodulation // Annu. Rev. Microbiol. 1991. V. 45. P. 345–382.

Delves A.C., Mathews A., Day D.A. *et al*. Regulation of the soybean-Rhizobium nodule symbiosis by shoot and root factors // Plant Physiol. 1986. V. 82. P. 588–590.

Gresshoff P.M. Molecular genetic analysis of nodulation genes in soybean // Plant Breed. Rev. 1993. V. 11. P. 275–318.

Hardy R.W.F., Holsten R.D., Jackson E.K. *et al*. The acetylene-ethylene assay for N2-fixation: laboratory and field evaluation // Plant Physiol. 1968. V. 43. No. 8. P. 1185–1207.

Hirsch A.M., Fang Y. Plant hormones and nodulation: what's the connection? // Plant Mol. Biol. 1994. V. 26. P. 5–9.

Ikeda J. Analysis of regulation site and manner of abundant nodulation in a soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivar, Kitamusume, using grafting techniques // Soil Sci. Plant Nutr. 2001. V. 47. No. 4. P. 703–710.

Kneen B.E., Weeden N.F., LaRue T.A. Nonnodulating mutants of *Pisum sativum* (L.) cv. Sparkle // J. Hered. 1994. V. 85. No. 2. P. 129–133.

LaRue T.A., Weeden N.F. The symbiosis genes of pea // Pisum Genet. 1992. V. 24. P. 5–12.

LaRue T.A., Temnykh S., Weeden N.F. *Sym18*, a novel gene conditioning altered strain specificity in *Pisum sativum* cv. Sparkle // Plant and Soil. 1996. V. 180. No. 2. P. 191–195.

Lee S.H., Ashley D.A., Boerma H.R. Regulation of nodule development in supernodulating mutants and wild-type soybean // Crop Sci. 1991. V. 31. No. 3. P. 688–693.

Li D.X., Kinkema M., Gresshoff P.M. Autoregulation of nodulation (AON) in *Pisum sativum* (pea) involves signaling events associated with both nodule primordia development and nitrogen fixation // J. Plant Physiol. 2009. V. 166. No. 9. P. 955–967.

Nutman P.S. Nuclear and cytoplasmic inheritance of resistance to infection by nodule bacteria in red clover // Heredity. 1949. V. 3. P. 263–291.

Nutman P.S. The influence of the legume in root-nodule symbiosis: a comparative study of host determinants and functions // Biol. Rev. 1956. V. 31. P. 109–151.

Postma J.G., Jacobsen E., Feenstra W.J. Three pea mutants with an altered nodulation studied by genetic analysis and grafting // J. Plant Physiol. 1988. V. 132. P. 424–430.

Sagan M., Huguet T., Duc G. Phenotypic characterization and classification of nodulation mutants of pea (*Pisum sativum* L.) // Plant Sci. 1994. V. 100. P. 59–70.

Sagan M., Gresshoff P.M. Kinetics of nodule development in pea cv. Frisson and in two supernodulating mutants // Abstr. of the 10th Intern. Congr. on Nitrogen Fixation. St-Petersburg. Russia. 1995. P. 289.

Sagan M., Duc G. *Sym28* and *sym29*, two new genes involved in regulation of nodulation in pea (*Pisum sativum* L.) // Symbiosis. 1996. V. 20. No. 3. P. 229–245.

Sidorova K.K., Shumny V.K., Vlasova E.Yu. *et al*. A new gene for supernodulation in pea *nod6* // Pisum Genet. 2003. V. 35. P. 28–29.

Stougaard J. Regulators and regulation of legume root nodule development // Plant Physiol. 2000. V. 124. P. 531–540.

Phillips D.A. A cotyledonous inhibitor of root nodulation in *Pisum sativum* // Physiol. Plant. 1971. V. 25. P. 482–487.

STUDY OF SYMBIOSIS FORMATION CONTROL IN PEA MUTANTS BY THE VEGETATIVE GRAFT METHOD

E.Yu. Vlasova, K.K. Sidorova, M.N. Glyanenko, T.M. Mishchenko

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: sidorova@bionet.nsc.ru

Summary

Eight symbiotic mutants of pea (*Pisum sativum* L.) induced by chemical mutagenesis have been studied by the vegetative graft method in a «stem/root» manner. It has been found that symbiotic traits are controlled by the root in nonnodulating mutants K20a and K1005m, mutants with ineffective nodules K287 and K1a and supernodulating mutants K10a and K12a. In contrast, in supernodulating mutants K301 and K22a these traits are controlled by the stem. It is concluded that different mechanisms control supernodulation in supernodulating mutants K10a and K12a, on the one hand, and K301 and K22a, on the other hand.

Key words: pea, *Pisum sativum*, symbiotic mutants, nodulation, nitrogen fixation, vegetative grafts.

УДК 635.267:633.358:581.138.1:631.461.5

ИЗУЧЕНИЕ НОДУЛЯЦИИ И АЗОТФИКСАЦИИ У РАЗНЫХ ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ И СОРТОВ ЧИНЫ, РОД *LATHYRUS*

© 2012 г. **К.К. Сидорова[1], Г.Д. Левко[2], В.К. Шумный[1]**

[1] Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия, e-mail: sidorova@bionet.nsc.ru;
[2] Всероссийский научно-исследовательский институт селекции и семеноводства овощных культур РАСХН, Московская область, Россия

Поступила в редакцию 6 февраля 2012 г. Принята к публикации 16 марта 2012 г.

Изучены симбиотические признаки – количество корневых клубеньков и активность азотфиксации (по активности нитрогеназы) у 5 однолетних видов чины: *Lathyrus sativus*, *L. tingitanus*, *L. chlorantus*, *L. ochrus* и *L. odoratus*, включающих 9 сортов. Установлено, что все сорта чины существенно уступают гороху *Pisum sativum* по активности азотфиксации. Выявлены видовые и сортовые различия по характеру нодуляции (число, размеры клубеньков и расположение их на корне) и активности азотфиксации. По активности азотфиксации внимания заслуживают сорта чины душистой (*L. odoratus*) – Алиса и Ноктюрн, а также два сорта – Анна и Розовый фламинго – чины танжерской (*L. tingitanus*).

Ключевые слова: чина, *Lathyrus*, нодуляция, азотфиксация, видовые и сортовые различия.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Lathyrus* – один из самых больших в трибе Viciae семейства бобовых. Известно более 100, а некоторые авторы считают, что их около 200, однолетних и многолетних видов чины.

Чина посевная (*Lathyrus sativus*) – ценная зернобобовая культура. Ее используют на зерно, сено, и зеленую массу. По содержанию основных питательных веществ растения чины превосходят многие другие зернобобовые культуры. Содержание белка, незаменимых аминокислот и каротина в зеленой массе у чины посевной выше, чем у других однолетних зернобобовых культур. В семенах чины посевной содержится большое количество калия, кальция, магния, железа, меди, цинка, марганца, фосфора, кобальта и никеля. Чина посевная уступает самой распространенной в нашей стране зернобобовой культуре – гороху – только по развариваемости и вкусовым качествам (Вавилов, Посыпанов, 1983).

По сравнению с другими зернобобовыми культурами растения чины более устойчивы к целому ряду болезней и насекомым-вредителям, в том числе гороховой зерновке.

Благодаря высокой засухоустойчивости чину посевную успешно выращивают в районах Среднего и Нижнего Поволжья, в Башкирии, Челябинской и Воронежской областях, в левобережье Украины, в Закавказье и Средней Азии.

В Российской Федерации допущено к использованию только 2 вида чины кормового назначения – чина посевная *L. sativus* и чина лесная *L. sylvestris*; а также 4 вида декоративного назначения: *L. odoratus* (чина душистая), *L. tingitanus* (чина танжерская), *L. chlorantus* (желто-зеленая) и 2 сорта чины посевной – Ривьера и Подарок маме (Вишнякова, Бурляева, 2006). В последние годы садоводы активно используют сорта чины душистой (душистый горошек) в декоративных целях. Главным селекционным центром по этой культуре является Всероссийский научно-исследовательский институт селекции и семеноводства овощных культур РАСХН (ВНИИССОК).

Растения чины, как и других бобовых культур, способны вступать в симбиоз с клубень-

ковыми бактериями *Rhizobium* и фиксировать азот воздуха. Установлено, что у однолетних бобовых культур – соя, горох, фасоль и др. – уровень азотфиксации составляет от 70 до 100 кг N_2/га/год (Симаров, Ароншtам, 1987).

Симбиогенетика бобовых растений как наука стала активно развиваться с 1980-х гг. Большие успехи достигнуты по таким культурам, как горох и соя (Биологическая фиксация азота, 1991; Gresshoff, 1993; Генетика симбиотической азотфиксации, 1998; Сидорова, Шумный, 2003; Сидорова и др., 2006). Чину как объект для изучения симбиогенетики до сих пор не использовали.

Цель исследования – изучить симбиотические признаки – нодуляцию и азотфиксацию – у разных форм чины, сравнить симбиотические показатели у чины с аналогичными у гороха *Pisum sativum* – самого близкого к чине вида в систематическом отношении. У гороха и чины одинаковое число хромосом. Оба вида вступают в симбиоз с одним и тем же видом клубеньковых бактерий *Rhizobium leguminosarum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В опыт были включены пять видов чины: посевная – *L. sativus*; танжерская – *L. tingitanus*; желтая – *L. ochrus*; зеленоцветковая – *L. chlorantus* и душистая – *L. odoratus.* Большинство форм чины получены из Всероссийского научно-исследовательского института селекции и семеноводства овощных культур РАСХН (ВНИИССОК). Для сравнения в опыте изучали два сорта гороха *Pisum sativum* – Торсдаг и Рондо.

Опыты проводили в теплице Института цитологии и генетики СО РАН (ИЦиГ СО РАН), где контролируются основные факторы, влияющие на рост и развитие растений – температура, питание, свет. Растения выращивали в сосудах объемом 10 л каждый. Субстрат – керамзит. Повторность 2-кратная. Анализировали по 10 растений в каждом варианте.

Применяли стандартное минеральное питание для бобовых культур: $Ca(NO_3)$, K_2SO_4, KH_2PO_4, $MgSO_4$; микроэлементы: H_3BO_3, $MnSO_4$, $CuSO_4$, $ZnSO_4$, $(NH_4)_2MoO_4$, $FeSO_4$. (Чесноков, Базырина, 1957; Справочник агрохимика, 1980). В начальный период роста азот вносили в количестве 20 % от полной нормы с целью создания благоприятных условий для формирования клубеньков. Режим освещения 16 : 8 ч (день : ночь), температура 22–24 °С днем и 13–15 °С ночью.

Семена чины имеют очень твердую оболочку, поэтому перед посевом их скарифицировали.

Количество клубеньков и активность азотфиксации определяли в фазу начала цветения по активности нитрогеназы ацетиленовым методом на газовом хроматографе «Цвет 500» (Hardy *et al.*, 1968).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сорта гороха Торсдаг и Рондо характеризуются хорошей нодуляцией и активной азотфиксацией. В наших многолетних исследованиях по симбиогенетике гороха их использовали как эталоны для сравнения сортов (табл. 1).

У всех форм чины симбиотические показатели были существенно ниже, чем у гороха. По характеру нодуляции и активности азотфиксации у чины выявлены межвидовые и сортовые различия (рис. 1).

Чина посевная (*L. sativus*) (рис. 2, б) по показателю «число клубеньков» превысила сорт Торсдаг (рис. 2, а). У нее было 250 ± 20 клубеньков на одно растение, но клубеньки были очень мелкие, расположенные по всему корню. По активности азотфиксации чина посевная уступала сорту Торсдаг во много раз. Этот показатель у нее был равен 227 ± 18 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1).

Таблица 1

Количество клубеньков и активность азотфиксации у гороха

Сорт	Высота, см	Число клубеньков/растение	Активность нитрогеназы, нмоль C_2H_4/растение/ч
Торсдаг	86,8 ± 3,3	194,8 ± 22,4	10633 ± 948
Рондо	40,4 ± 0,7	114,6 ± 10,1	9290 ± 1032

Два сорта чины танжерской (*L. tingitanus*) – Анна (рис. 2, в) и Розовый фламинго (рис. 2, г) – по нодуляции и активности азотфиксации показали сходные результаты. Корневая система обоих сортов чины была развита слабее, чем у гороха сорта Торсдаг. Клубеньки крупнее, чем у гороха, и образуют небольшие кораллы. По активности азотфиксации эти сорта уступали гороху, но значительно превышали по этому показателю большинство сортов чины. Активность азотфиксации у сорта Анна составила 1682 ± 265 нмоль C_2H_4/растение/ч; у сорта Розовый фламинго – 1364 ± 371 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1). Такая азотфиксация была при небольшом количестве клубеньков соответственно по сортам – 6,3 ± 0,6 и 7,6 ± 0,5/растение.

Сильно развитая корневая система отмечена у чины зеленоцветковой (*L. chloranthus*) (рис. 3, б). Клубеньки расположены в верхней части корня в виде кораллов в количестве 35,6 ± 5,7 на одно растение. Активность азотфиксации составила 1102 ± 191 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1).

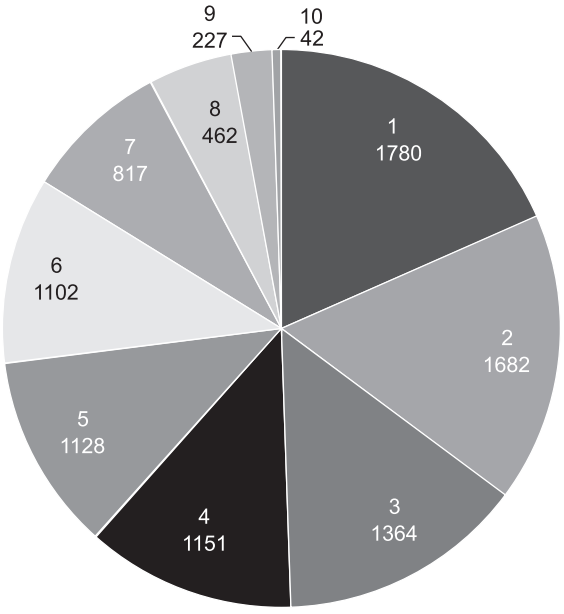


Рис. 1. Активность нитрогеназы у разных форм чины, нмоль C_2H_4/растение/ч.

1 – душистая (*L. odoratus*) сорт Алиса; 2 – танжерская (*L. tingitanus*) сорт Анна; 3 – танжерская (*L. tingitanus*) сорт Розовый фламинго; 4 – душистая (*L. odoratus*) сорт Ноктюрн; 5 – душистая (*L. odoratus*) сорт Смесь окрасок (высокорослые); 6 – зеленоцветковая (*L. chloranthus*) сорт Маленький принц; 7 – душистая (*L. odoratus*) сорт Zig Zag; 8 – душистая (*L. odoratus*) сорт Смесь окрасок (низкорослые); 9 – посевная (*L. sativus*); 10 – желтая (*L. ochrus*).

У чины желтой (*L. ochrus*) (рис. 2, д) корневая система была менее развита. Особенно она выделялась отсутствием мелких и тонких корневых веточек. Клубеньки мелкие, расположены в верхней и средней частях корня в количестве 29,4 ± 4,0 на одно растение. Активность азотфиксации у этого вида чины самая низкая из исследованных нами форм и составила 42 ± 6 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1).

У сорта Ноктюрн (*L. odoratus*) (рис. 3, в) клубеньки в виде кораллов, в количестве 5,4 ± 0,7 на одно растение. Активность азотфиксации – 1151 ± 98 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1).

В образце чины Смесь окрасок (*L. odoratus*) наблюдали расщепление по высоте стебля. Выделены высокорослые растения 176 ± 18 см и низкорослые – 22 ± 2 см. У всех растений корневая система очень хорошо развита (рис. 3, д, е). Клубеньки крупные в виде кораллов, расположены в основном в верхней части главного корня в количестве: у высокорослых 6,5 ± 0,5, у низкорослых – 2,0 ± 0,3 на одно растение. Активность азотфиксации – у высокорослых 1257 ± 55, у низкорослых – 462 ± 12 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1).

Из сортов чины душистой (*L. odoratus*) самая высокая азотфиксация отмечена у сорта Алиса (рис. 3, е) – 1780 ± 200 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1) при количестве клубеньков 9 ± 3/растение.

У сорта ZIG-ZAG (*L. odoratus*) (рис. 3, ж) так же, как и у сорта Алиса (*L. odoratus*) (рис. 3, е), клубеньки сформировались только в верхней части корня в количестве 1–4 на одно растение, активность азотфиксации – 817 ± 45 нмоль C_2H_4/растение/ч (рис. 1).

При сравнении симбиотических признаков у чины и гороха следует иметь в виду, что сорта гороха Торсдаг и Рондо за длительный период культивирования и отбора хорошо отселектированы. Они имеют широкий по почвенно-климатическим условиям ареал возделывания, а сорта чины, особенно вида *Lathyrus odoratus*, более молодые и имеют короткий период возделывания. Однако и среди сортов чины душистой (*L. odoratus*) можно выделить образцы с более высокой азотфиксацией, например сорта Алиса

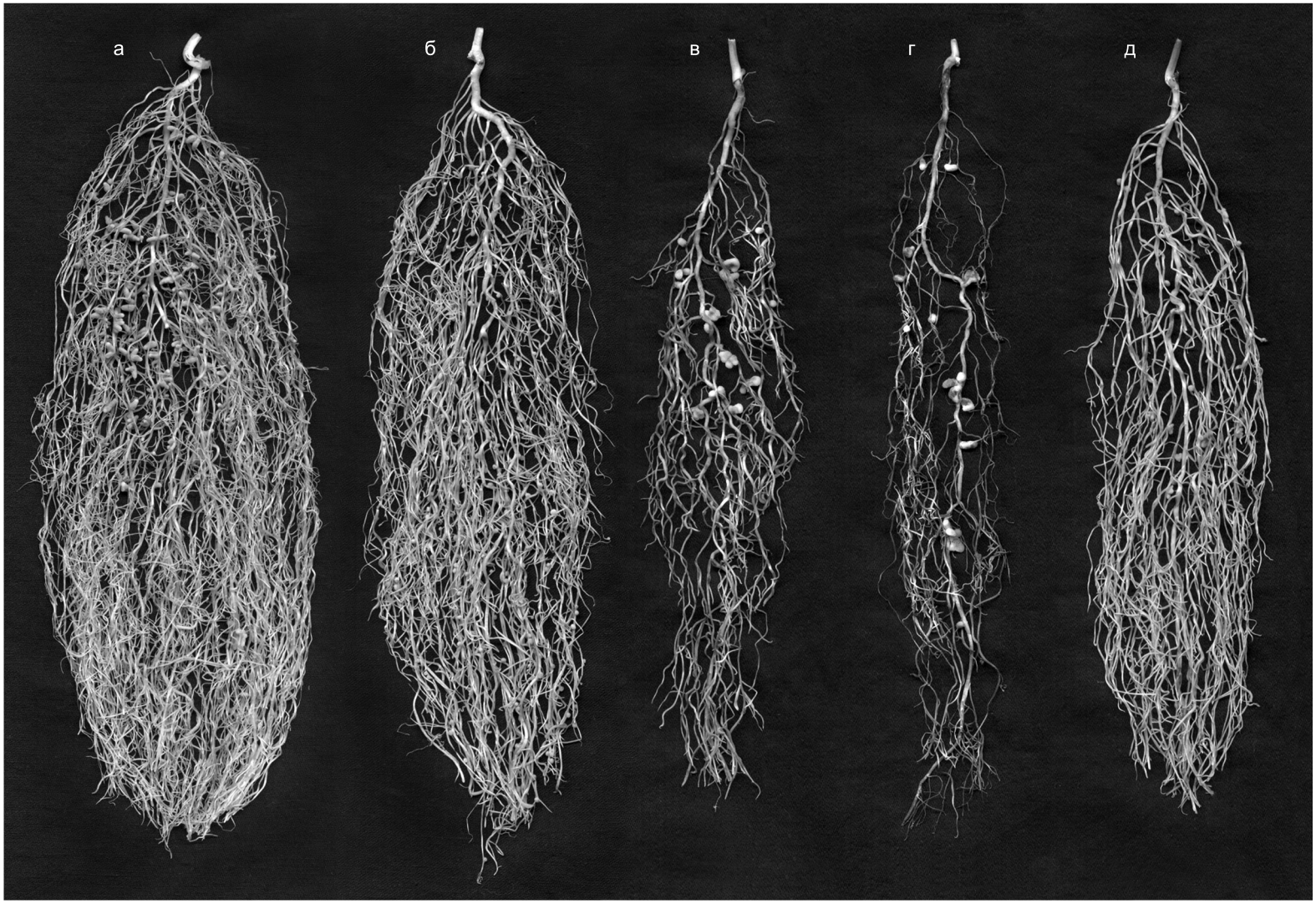


Рис. 2. Корневая система.

а – горох (*P. sativum*) сорт Торсдаг; б – чина посевная (*L. sativus*); в – чина танжерская (*L. tingitanus*) сорт Анна, г – чина танжерская (*L. tingitanus*) сорт Розовый фламинго, д – чина желтая (*L. ochrus*).

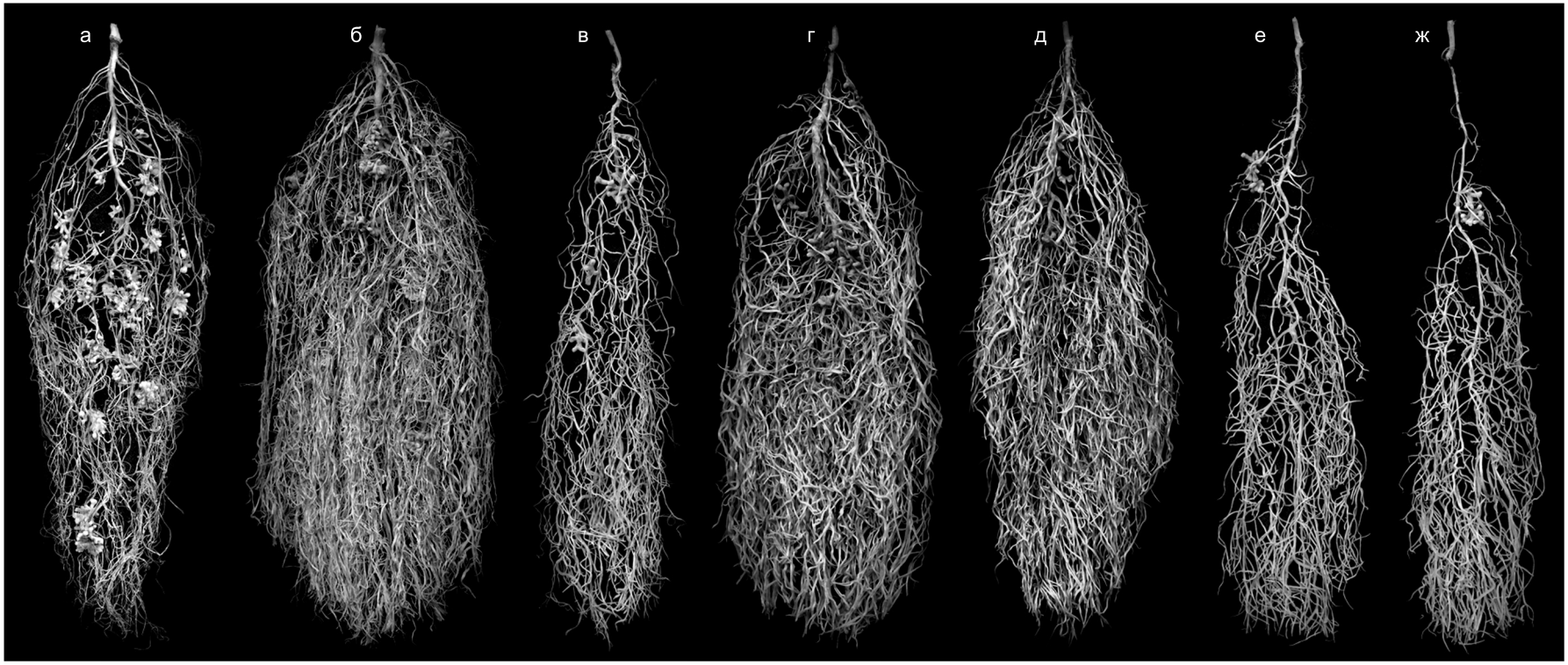


Рис. 3. Корневая система.

а – горох (*P. sativum*) сорт Рондо; б – чина зеленоцветковая (*L. chlorantus*); в – чина душистая (*L. odoratus*) сорт Ноктюрн; г – чина душистая (*L. odoratus*) сорт Смесь окрасок высокорослые; д – чина душистая (*L. odoratus*) сорт Смесь окрасок низкорослые; е – чина душистая (*L. odoratus*) сорт Алиса; ж – чина душистая (*L. odoratus*) сорт ZIG-ZAG.

и Ноктюрн. Внимания заслуживают и два сорта чины танжерской (*L. tingitanus*) – Анна и Розовый фламинго.

Характер клубенькообразования у чины сходен с таковым у гороха. У некоторых сортов гороха, например у сорта Торсдаг и чины посевной (*L. sativus*), каждый клубенек формируется отдельно. У гороха сорта Рондо и многих сортов чины душистой (*L. odoratus*): ZIG-ZAG, Алиса, Ноктюрн и другие клубеньки образуют кораллы.

Результаты опытов по изучению изменчивости по активности азотфиксации у разных видов и сортов чины позволяют выделить формы, ценные для дальнейших исследований по симбиогенетике чины.

Для расширения разнообразия форм по симбиотическим признакам и выявлению генов, их контролирующих, целесообразно использовать симбиотические мутанты, индуцированные методом экспериментального мутагенеза. Спектр симбиотических мутантов, изученный нами на горохе, довольно широкий. Для селекции на повышение активности азотфиксации особое внимание заслуживают супер- и гиперклубеньковые формы. С использованием таких мутантов, полученных на горохе, нами разработан метод селекции на повышение у бобовых азотфиксации. В основе этой технологии лежит взаимодействие доминантных и рецессивных аллелей разных симбиотических генов в одном генотипе (Сидорова и др., 2010).

Разработанные на горохе методы индуцирования симбиотических мутантов и использования их в селекции приемлемы для чины.

Работа частично финансировалась по программе Президиума РАН № 25 подпрограммы 11.9. Биоразнообразие и динамика генофондов, проект № 26.27.3.

Авторы выражают благодарность за участие в проведении экспериментов сотрудникам ИЦиГ СО РАН: М.Н. Гляненко, Т.М. Мищенко и Е.Ю. Власовой.

ЛИТЕРАТУРА

Биологическая фиксация азота / Ред. В.К. Шумный, К.К. Сидорова. Новосибирск: Наука, 1991. 270 с.

Вавилов П.П., Посыпанов Г.С. Бобовые культуры и проблема растительного белка. М.: Россельхозиздат, 1983. 255 с.

Вишнякова М.А., Бурляева М.О. Потенциал хозяйственной ценности и перспективы использования российских видов чины // С.-х. биология. 2006. № 6. С. 85–97.

Генетика симбиотической азотфиксации с основами селекции / Ред. И.А. Тихонович, Н.А. Проворов. СПб.: Наука, 1998. 194 с.

Сидорова К.К., Шумный В.К. Создание и генетическое изучение коллекции симбиотических мутантов гороха (*Pisum sativum* L.) // Генетика. 2003. Т. 39. № 4. С. 501–509.

Сидорова К.К., Шумный В.К., Назарюк В.М. Симбиотическая азотфиксация: генетические, селекционные и эколого-агрохимические аспекты // Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2006. 134 с.

Сидорова К.К., Шумный В.К., Гончарова А.В., Гончаров П.Л. Использование симбиотических мутантов гороха для повышения нодуляции и азотфиксации // Докл. АН. 2010. Т. 434. № 3. С. 427–429.

Симаров Б.В., Ароншам А.А. Биотехнология симбиотической азотфиксации // С.-х. биология. 1987. Т. 22. № 11. С. 104–110.

Справочник агрохимика. М.: Россельхозиздат, 1980. 285 с.

Чесноков В.А., Базырина Е.Н. Выращивание растений без почвы на искусственных средах // Вестн. с. -х. науки. 1957. № 4. С. 121–128.

Gresshoff P.M., Molecular genetic analyses of nodulation genes in soybean // Plant Breed. Rev. 1993. V. 11. P. 275–318.

Hardy R.W.F., Holsten R.D., Jackson E.K., Burns R.C. The acetylene–ethylene assay for N_2-fixation: laboratory and field evolution // Plant Physiol. 1968. V. 43. No. 8. P. 1185–1207.

STUDY OF NODULATION AND NITROGEN FIXATION IN ANNUAL SPECIES AND VARIETIES OF VETCHLING, GENUS *LATHYRUS*

K.K. Sidorova[1], G.D. Levko[2], V.K. Shumny[1]

[1] Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: sidorova@bionet.nsc.ru;
[2] All-Russia Research Institute of Vegetable Breeding and Seed Production, Moscow oblast, Russia

Summary

The number of root nodules and nitrogen fixation rate (judged from nitrogenase activity) have been studied in nine varieties of five annual vetchling species: *Lathyrus sativus*, *L. tingitanus*, *L. chlorantus*, *L. ochrus*, and *L. odoratus*. All vetchling varieties are inferior to pea *Pisum sativum* in nitrogen fixation rate. A variation in nodulation pattern (nodule number, size, and location on roots) and nitrogen fixation rate among species and varieties has been detected. With regard to nitrogen fixation, Alisa and Nokturn varieties of sweet pea (*L. odoratus*) and Anna and Pink Flamingo of Tangier pea (*L. tingitanus*) deserve special attention.

Key words: vetchling, *Lathyrus*, nodulation, nitrogen fixation, interspecific and intervarietal variation.

УДК 631.8

СОДЕРЖАНИЕ Fe, Zn И S В ЗЕРНЕ ПОПУЛЯЦИИ ДИГАПЛОИДНЫХ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ CHINESE SPRING × SQ1

© 2012 г. **А.И. Абугалиева[1, 5], С.И Абугалиева[2], С.А. Кворри[3], Е.К. Туруспеков[2], И. Чакмак[4], Т.В. Савин[5], В.А. Ганеев[6]**

[1] Казахский НИИ земледелия и растениеводства, пос. Алмалыбак, Республика Казахстан, e-mail: kiz_abugalieva@mail.ru;
[2] Институт биологии и биотехнологии растений, Алматы, Республика Казахстан, e-mail: absaule@yahoo.com; yerlant@yahoo.com;
[3] Джон Инесс Центр, Норвич, Великобритания;
[4] Университет Сабанчи, Стамбул, Турция;
[5] Казахский Национальный Аграрный Университет, Алматы, Республика Казахстан;
[6] НПО «Фитон», пос. Карабалык, Республика Казахстан

Поступила в редакцию 25 ноября 2011 г. Принята к публикации 23 апреля 2012 г.

Картирующая популяция, состоящая из 95 дигаплоидных линий (ДГЛ) мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., созданных с участием сорта Chinese Spring (CS) и линии SQ1, исследованных по признакам качества зерна в условиях полива и богары юго-востока Казахстана (1998–2008 гг., КазНИИЗиР), охарактеризована по содержанию Fe, Zn и S в зерне. Установлена амплитуда изменчивости этих элементов в зерне пшеницы популяции CS × SQ1, предоставляющая реальную возможность для определения локусов количественных признаков питательных свойств (Zn и Fe), в дополнение к анализу агрономических показателей и засухоустойчивости (Quarrie *et al*., 2005), технологических показателей качества зерна (Abugalieva *et al*., 2008). Выделены линии со стабильно высоким содержанием Fe и Zn на богаре и поливе, перспективные для биофортификационного сырья из зерна яровой пшеницы в условиях Казахстана. Выявлены коэффициенты корреляции между содержанием Zn и белка в зерне, имеющие агрономическое значение.

Ключевые слова: мягкая пшеница, Fe, Zn, S, дигаплоидные линии.

В середине 1990-х гг. рядом международных организаций в странах Центральной Азии и в Казахстане впервые были проведены медико-демографические исследования, которые выявили высокий уровень железодефицитной анемии среди населения (38–60 %). Казахстан ежегодно теряет до 1,2 % своего ВВП из-за проблемы дефицита железа и йода (источник: UNICEF/Micronutrient Initiative 2004).

По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), около 2 млрд населения испытывает дефицит ключевых микроэлементов, таких, как Zn и Fe, который может быть восполнен за счет ежедневного потребления полноценных продуктов (Welch, 2002). Одним из источников этих важных элементов является зерно пшеницы (Graham *et al*., 2001) определенного технологического качества. Известен статус S (содержание S и соотношение N:S) как важного фактора, влияющего на хлебопекарные качества муки, находящегося в лимите на втором месте после N. Уровень Fe и Zn в современных сортах относительно невысок (Савин и др., 2007; Morgunov *et al.,* 2007). Проблема может быть разрешима на основе использования современных молекулярно-генетических подходов по идентификации генов, контролирующих регуляцию содержания данных питательных элементов и соответственно качества зерна.

Цель данной работы – изучить дигаплоидные линии мягкой пшеницы по содержанию Fe, Zn, и S в качестве источников биофортификационного

и технологичного сырья как основы генетического анализа содержания Fe, Zn и S.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал исследований – популяция, состоящая из 95 дигаплоидных линий (ДГЛ) мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., созданных с участием сорта Chinese Spring (CS) и линии SQ1 (Quarrie, 1987), изучаемых по признакам качества зерна в условиях полива и богары юго-востока Казахстана (1998–2008 гг., КазНИИЗиР). Изучаемые линии высевали в 2007 и 2008 гг. на селекционном участке НПФ «Фитон» в Карабалыкском районе Костанайской области (селекционер В.А. Ганеев) по черному пару в оптимальный для зоны срок – 20 мая. Делянки трехрядные, длиной 1,5 м и шириной междурядий 60 см, повторность двукратная. Стандарт – сорт Любава 5 (Фитон 156).

Объем аналитического материала позволил оценить генетический потенциал качества зерна по индексу твердозерности, составу ВМС и НМС (высоко- и низкомолекулярных субъединиц) глютенина и наличию 1B/1R транслокации, как описано ранее (Abugalieva, Pena, 2010), и состояние протеинового комплекса по всем линиям популяции. Качество муки и хлеба оценены по композитным образцам для каждой линии с достаточным объемом материала для 73 из 95 ДГЛ.

Индекс твердозерности определяли на приборе SKCS 4100 *Perten Instrument*; содержание протеина, глиадина и глютенина в зерне определяли методом Кьельдаля, в том числе на ИК-анализаторе по разработанным нами уравнениям (Абугалиева А.И., Абугалиева С.И., 2006); показатель седиментации муки оценивали по коэффициенту набухания в 2 %-й уксусной кислоте. Идентификация линий осуществлена по компонентному составу глиадина и составу субъединиц глютенина (Перуанский и др., 1996; Abugalieva, Pena, 2010).

Содержание клейковины и ее качество определяли согласно ИСО 7495, 1990 и ГОСТ 13586.1-68; белизну муки – согласно ГОСТ РФ 26361-84; содержание амилозы – йодометрическим методом (Перуанский и др., 1996); физические свойства муки и теста – по данным приборов «Alveolink» (Shopen) – ГОСТ 28795-90 и фаринографа (Brabender). Хлебопекарная оценка осуществлена по данным выпечки безопарным методом. Математическая обработка данных осуществлена методом кластерного анализа, анализа ГС-взаимодействий и вычислением интегральной оценки с использованием программных средств, описанных В.Н. Савиным с соавт. (1998) по алгоритму С.П. Мартынова.

Содержание элементов в зерне и в муке определены методами атомной адсорбции и спектральным – индуктивно плазменно-атомной эмиссионной спектрометрии (ICPAES, Varian) на базе Сабанчи Университета г. Стамбул, Турция (Cakmak, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание Fe в зерне дигаплоидных линий варьировало в пределах 40–70 мг/кг в условиях полива, 42–72 мг/кг в условиях богары (КИЗ, 1998–2008) и 36–64 мг/кг богары (Костанай, 2007–2008); содержание Zn от 34 до 74 мг/кг на поливе против 35–56 мг/кг (КИЗ, богара) и 38–68 мг/кг (Костанай) соответственно. Содержание S варьировало в большей степени на поливе от 1522 до 2616 мг/кг и в очень близких значениях для богары разных регионов: от 1642 до 2160 мг/кг в условиях КИЗа и от 1612 до 2171 мг/кг в условиях Костаная (табл. 1).

В целом в условиях полива около 52 % линий характеризовались содержанием Fe в зерне от 51 до 60 мг/кг, а свыше 61 мг/кг отмечено для 19 % ДГ линий (рис. 1). Согласно результатам исследований по биофортификации пшеницы программы «Hurvest Plus», целевой уровень содержания Fe и Zn составляет 60 мг/кг (Welch, 2002).

Данные линии представляют собой ценный исходный материал для биофортификационного сырья, особенно линии, стабильно формирующие содержание Fe как в условиях полива, так и богары: ДГЛ-1 (70 и 60 мг/кг); ДГЛ-3 (63 и 60 мг/кг); ДГЛ-9 (63 и 61 мг/кг); ДГЛ-41 (61 и 69 мг/кг); ДГЛ-54 (67 и 60 мг/кг). Линии с высоким содержанием Fe в зерне, полученном в условиях полива, ДГЛ-20 (69 мг/кг); ДГЛ-40 (72 мг/кг); ДГЛ-44 (65 мг/кг); ДГЛ-64 (65 мг/кг) и ДГЛ-61 (64 мг/кг) отнесены к перспективным для интенсивного типа. Напротив, для условий богары выделены линии ДГЛ-46 и ДГЛ-41, характеризующиеся повышенным содержанием

Таблица 1

Диапазон изменчивости содержания микро- и макроэлементов линий популяции CS × SQ1 в условиях полива и богары

	Полив, КИЗ (1998–2008)			Богара, КИЗ (1998–2008)			Костанай (2007–2008)		
	min	max	среднее	min	max	среднее	min	max	среднее
S	1522	2616	1954	1642	2160	1914	1612	2171	1925
Fe	40	70	54	42	72	51	36	64	51
Zn	34	74	55	35	56	45	38	68	52

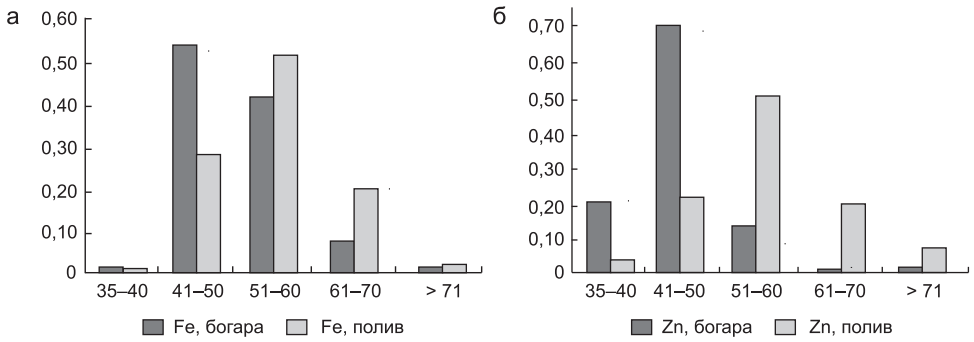


Рис. 1. Распределение ДГЛ по содержанию Fe (а) и Zn (б) в условиях богары и полива.

Fe в сравнении с данными по поливу (62 мг/кг и 69 мг/кг соответственно).

Стабильно пониженным содержанием Fe в зерне характеризовались линии ДГЛ-35 (45–47 мг/кг); ДГЛ-37 (46–47 мг/кг); ДГЛ-38 (40–45 мг/кг); ДГЛ-51 (45–44 мг/кг); ДГЛ-57 (46–48 мг/кг) и ДГЛ-70 (42–45 мг/кг).

В условиях Костанайской области диапазон изменчивости содержания Fe в зерне оказался на близком уровне с линиями, выращенными в Алматинской области – 36–64 мг/кг против 40–72 мг/кг соответственно. На уровне > 60 мг/кг Fe в зерне выявлено 4 линии: ДГЛ-16, ДГЛ-3, ДГЛ-39 и ДГЛ-35. Линия ДГЛ-3 подтверждает высокие и стабильные значения по содержанию Fe, выявленные нами ранее в условиях Алматинской области. Вся коллекция характеризовалась высоким фоном содержания Fe на уровне 46 мг/кг против 36–38 мг/кг для сорта-стандарта Любава с очень высокой долей генотипов (79 % из всех исследованных генотипов) с селективно значимым содержанием Fe > 50 мг/кг.

Содержание Zn в условиях полива также было высоким у 25 % всех линий, у которых значения этого показателя превышали 61 мг/кг (рис. 1). Среди них выделены линии с устойчиво высоким содержанием – ДГЛ-61 (72–52 мг/кг) и ДГЛ-63 (62–52 мг/кг); устойчиво низким содержанием Zn – ДГЛ-38 (34–37 мг/кг) и стабильным содержанием – ДГЛ-5 (56–54 мг/кг), ДГЛ-35 (57–51 мг/кг) и ДГЛ-46 (52–55 мг/кг).

В условиях полива по содержанию Zn доминировали линии ДГЛ-1; ДГЛ-3; ДГЛ-20; ДГЛ-44; ДГЛ-60 и ДГЛ-64 (65–70 мг/кг). Стабильно низкое содержание Zn было характерно для ДГЛ-38 (34–37 мг/кг), синхронно с низким содержанием Fe и протеина (табл. 2).

Дисперсионный анализ взаимодействий «генотип–среда» позволил выявить детерминированность содержания Fe генотипом на 46–69 % в условиях богара/регион и полив/богара в одном регионе (табл. 3) и взаимодействием генотип–среда 18–50 % соответственно.

Содержание Zn для данного растительного материала также в большей степени (на 54–64 %) определяется генотипом и изменением водного режима, чем изменением региона (28 % и 5 % соответственно). Как и в случае с содержанием

Таблица 2

Максимальные значения для первых 10 ДГЛ с самым высоким уровнем содержания Fe и Zn

Ранг	Содержание Fe						Содержание Zn					
1–10	Полив, Алматы		Богара, Алматы		Богара, Костанай		Полив, Алматы		Богара, Алматы		Богара, Костанай	
	ДГЛ	мг/кг	ДГЛ	мг/кг	ДГЛ	мг/кг	ДГЛ	мг/кг	ДГЛ	мг/кг	ДГЛ	мг/кг
1	1	70	40	72	16	64	**54**	74	**54**	56	**3**	68
2	20	69	41	69	**3**	63	**61**	72	46	55	39	64
3	54	67	46	62	39	61	52	71	5	**54**	35	62
4	64	65	9	61	35	60	44	70	105	52	16	61
5	44	65	**3**	60	19	59	20	66	**61**	52	2	59
6	61	64	**54**	60	12	58	64	66	**63**	52	87	59
7	3	63	**1**	59	2	57	1	65	**35**	51	28	58
8	9	63	**5**	57	28	55	3	65	**3**	50	19	57
9	41	61	**14**	54	128	55	60	63	**14**	50	33	54
10	56	61	**32**	54	17	52	63	62	**94**	50	12	52

Fe, по Zn значительно влияние взаимодействия генотипа и среды (16–28 %).

Линии 14, 32, 34, 46 и 94 по содержанию Zn и Fe, соответствующие 1–10-му рангу в условиях богары, характеризовались наивысшим содержанием клейковины (Абугалиева А.И., Абугалиева С.И., 2006); линии ДГЛ 34 и ДГЛ 63 – самым высоким качеством клейковины; линии ДГЛ-14, ДГЛ-32, ДГЛ-34 вошли в первую десятку по седиментации; линии ДГЛ-64 и ДГЛ-46 – по амилозе (в условиях богары и полива); линии ДГЛ-64, ДГЛ-105 и ДГЛ-9 – по белизне муки; линии ДГЛ-94, ДГЛ-32, ДГЛ-56, ДГЛ-54 – по водопоглотительной способности; ДГЛ-32, ДГЛ-34, ДГЛ-94 – по разжижению теста; линии ДГЛ-9, ДГЛ-32 – по смесительной ценности; линия ДГЛ-56 – P/L (табл. 4).

Известно, что содержание белка в зерне и его качество в значительной степени подвержены изменчивости в зависимости от условий выращивания. По данным анализа взаимодействий генотип–среда (ГС) содержание белка в зерне детерминировано генотипом на 22 %; средой – 6 % и их взаимодействием – 72 % (Абугалиева, Буць, 2010). В связи с этим селективную значимость имеют образцы не просто с максимальным проявлением признаков качества, но и их стабильностью. При этом основополагающий для качества зерна вопрос о количестве и качества белка связан также со стабильностью его формирования в различных условиях года вегетации. Ранее продемонстрировано распределение генотипов ДГЛ по зонам стабильности формирования протеина (Абугалиева А.И., Абугалиева С.И., 2006). Как и в случае с урожайностью, линии распределились по границе параболы, представляя собой весь спектр изменчивости по содержанию протеина и его стабильности. В качестве стабильно высокопластичных можно выделить лишь сорт CS и линию ДГЛ-47 без учета левой границы достоверности по λ и дополнительно линии 28, 61, 90, 96.

Известно, что качество белка зависит от содержания дисульфидных связей и в целом от содержания серы (Randall, Wrigley, 1986; Абугалиева и др., 1987). Анализ ДГЛ-линий позволил выявить повышенное содержание S (более 2000 мг/кг) в сравнении с районированными сортами яровой пшеницы в Казахстане (Абугалиева и др., 2010). Причем выявлены линии, стабильно формирующие высокий уровень S (ДГЛ-9; ДГЛ-54) во всех условиях. Линия ДГЛ-128 характеризовалась высокими значениями содержания S только в условиях богары (табл. 5). Проведенный анализ взаи-

Таблица 3

Влияние факторов генотипа, условий среды и их взаимодействий на содержание Fe и Zn в зерне ДГЛ

Статистические показатели	КИЗ		Богара	
	полив Fe	богара Zn	КИЗ Fe	Костанай Zn
Для фактора А (генотип)				
Доля участия фактора, %	68,806	54,127	46,133	63,995
Ошибка опыта, мг/кг	0,690	0,618	0,613	0,620
Относительная ошибка опыта (точность опыта), %	1,283	1,199	1,185	1,233
Ошибка разности средних, мг/кг	0,975	0,874	0,867	0,876
НСР (НСР-95 %), мг/кг	1,912	1,712	1,717	1,735
НСР (НСР-95 %), %	3,557	3,325	3,317	3,452
Для фактора В (условия)				
Доля участия фактора, %	11,0	28,274	0,804	5,455
Ошибка опыта, ц/га	0,184	0,165	0,189	0,191
Относительная ошибка опыта (точность опыта), %	0,343	0,321	0,366	0,381
Ошибка разности средних, ц/га	0,261	0,233	0,268	0,270
НСР (НСР-95 %), ц/га	0,511	0,458	0,530	0,535
НСР (НСР-95 %), %	0,951	0,889	1,024	1,065
Для взаимодействия АВ				
Доля участия взаимодействия	17,705	16,050	50,250	27,715
Ошибка опыта, ц/га	0,975	0,874	0,867	0,876
Относительная ошибка опыта (точность опыта), %	1,815	1,696	1,675	1,744
Ошибка разности средних, ц/га	1,379	1,235	1,226	1,239
НСР (НСР-95 %), ц/га	2,703	2,421	2,428	2,454
НСР (НСР-95 %), %	5,031	4,702	4,691	4,883

модействий генотип–среда показал, что вклад генетического фактора в содержание S в зерне достигал 94 % (табл. 5).

Таким образом, амплитуда изменчивости содержания Fe и Zn в зерне пшеницы популяции CS × SQ1 предоставила реальную возможность для определения локусов количественных признаков по данным показателям, в дополнение к агрономическим, засухоустойчивости (Quarrie *et al*., 2005) и качеству зерна (Abugalieva *et al*., 2008).

Генетическое картирование обнаруженных вариаций содержания Fe, Zn, S, твердозерности и др. показателей позволит осуществлять (MAS) маркерную селекцию злаковых на питательные и технологические качества.

Селекционная ценность ДГЛ по урожайности и качеству зерна детально охарактеризована в условиях Алматинской области при разных водных режимах (Абугалиева А.И., Абугалиева С.И., 2006; Abugalijeva S.I. *et al*., 2007). Основной ареал возделывания яровой пшеницы в Казахстане – Северный регион, в связи с чем изучен материал в условиях Костанайской области, ТОО «Фитон». Наиболее адаптивным при общей селекционной оценке оказался образец ДГЛ-33 (высокостебельный, с хорошим кущением и средним по крупности

Таблица 4

Максимальные значения для первых 10 ДГЛ
с самым высоким уровнем признаков качества (технологического и питательного)

1–10 ранг	Клейковина		ИДК		Седиментация		Амилоза		Белизна	
	ДГЛ	%	ДГЛ	ед.	ДГЛ	мл.	ДГЛ	%	ДГЛ	ед.
1	14	68,8	39	55	10	88	36	26,4	33	69,8
2	58	64,0	34	60	13	86	23	26,4	64	69,0
3	32	63,2	67	70	32	84	43	25,1	36	68,7
4	46	62,8	86	70	33	85	2	24,8	11	68,3
5	34	62,0	90	70	58	84	64	24,4	87	67,6
6	47	62,0	96	70	90	82	15	23,6	17	67,3
7	94	62,0	10	75	14	80	19	23,6	90	67,2
8	17	60,8	23	75	99	79	21	23,6	105	67,0
9	92	60	63	75	34	85	46	23,1	9	66,8
10	51	60	–	–	105	79	–	–	71	66,2

Таблица 5

Максимальные значения для первых 10 ДГЛ
с самым высоким уровнем содержания S в зерне

Ранг 1–10	Полив, Алматы		Богара, Алматы		Богара, Костанай	
	ДГЛ	S	ДГЛ	S	ДГЛ	S
1	56	2616	**54**	2160	*39*	2171
2	23	2590	*128*	2137	35	2123
3	**54**	2223	9	2123	128	2105
4	29	2158	SQ 1	21110	9	2059
5	62	2150	34	2083	**54**	2022
6	53	2142	94	2070	2	1972
7	*39*	2111	14	2066	16	1965
8	15	2099	41	2063	3	1961
9	44	2098	63	2042		
10			40	2038		

колосом). Далее можно выделить линии ДГЛ-2 (среднестебельная с рыхлым колосом), ДГЛ-3 (короткостебельная с хорошим кущением), ДГЛ-90 (достаточно высокая с крупным колосом, но поздняя), ДГЛ-128 (короткостебельная с тонкой соломиной, хорошим кущением, но с мелким колосом и жестким обмолотом). Кроме ДГЛ-128 они представлены разновидностью *eritrospermum*.

По результатам изучения линий в 2008 г. в НПФ ТОО «Фитон» выделены ДГЛ-3, ДГЛ-90, ДГЛ-28 и ДГЛ-33. Для линии ДГЛ-90 подтверждается главный недостаток для возделывания на севере республики – более длинный вегетационный период по сравнению с другими образцами.

Образец ДГЛ-2, один из лучших по габитусу, оказался склонным к сильному осыпанию зерна

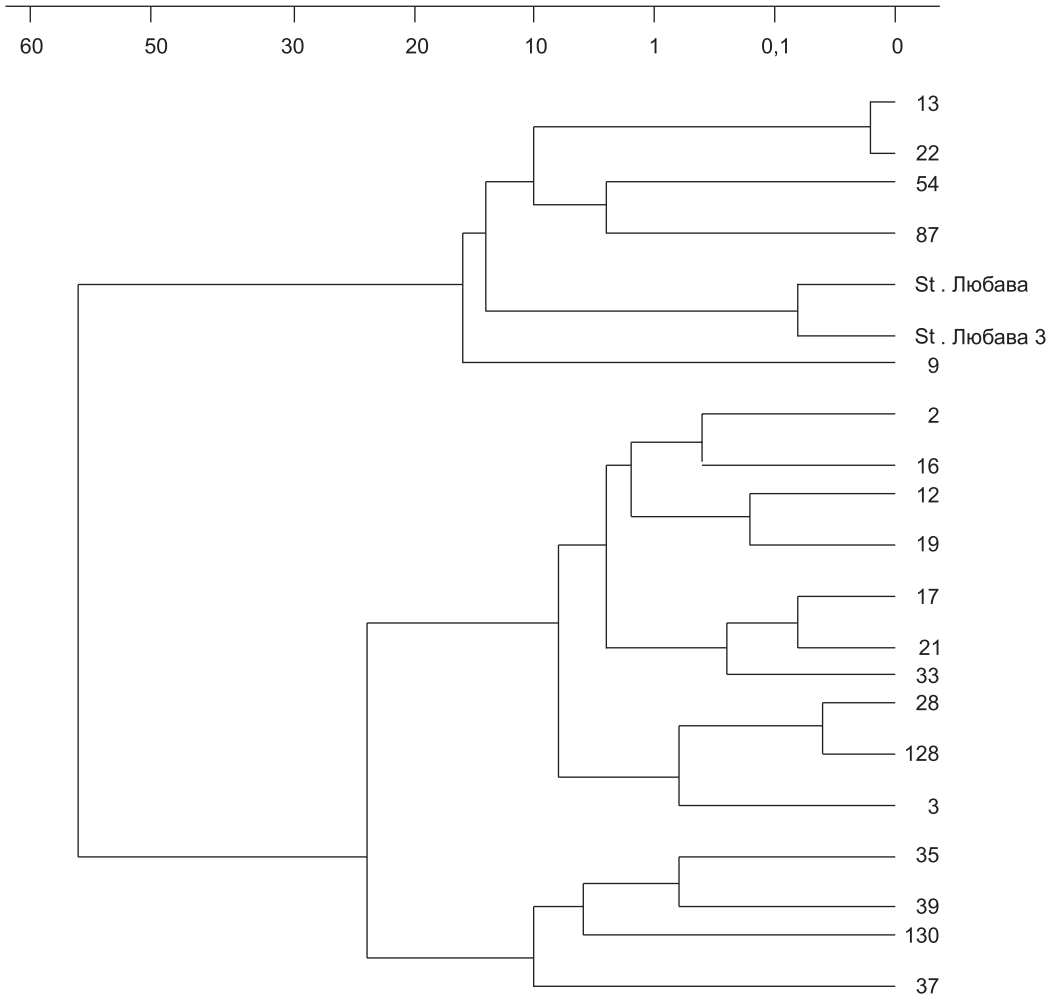


Рис. 2. Дендрограмма сходства–различий дигаплоидных линий CS × SQ1 по минеральному составу зерна (Костанай, 2008).

на корню. Учитывая установленную биофортификационную значимость данного материала (Abugalieva *et al*., 2008), важно продолжить изучение выделенных образцов, которые по минеральному составу (рис. 2) в большей степени отличаются от стандартных для данного региона сортов (кластер 1).

Таким образом, обнаруженная амплитуда вариабельности содержания Fe, Zn и S в зерне мягкой пшеницы CS × SQ1 позволяет определить локусы количественных признаков по данным показателям с учетом специфичности их формирования в различных условиях водообеспеченности.

Выделены линии со стабильно высоким содержанием Fe и Zn на богаре и поливе, перспективные для биофортификационного сырья из зерна яровой мягкой пшеницы в условиях Казахстана.

ЛИТЕРАТУРА

Абугалиева А.И., Абугалиева С.И. Качество зерна, муки и хлеба дигаплоидных линий мягкой пшеницы // Биотехнология. 2006. № 3. С. 47–58.

Абугалиева А.И., Буць А.А. Содержание протеина в зерне сортов яровой мягкой пшеницы Казахстана: процент, диапазон и класс // Вестник с.-х. наук Казахстана. 2010. № 6. С. 5–7.

Абугалиева А.И., Надиров Б.Т., Перуанский Ю.В. Сходство и различие биотипов пшеницы по содержанию дисульфидных связей в глиадине // Изв. АН КазССР. Сер. Биол. Алма-Ата, 1987. № 3. С. 35–37.

Перуанский Ю.В., Абугалиева А.И., Савин В.Н. Методы биохимической оценки коллекционного и селекционного материала / Под ред. Ю.В. Перуанского. Алматы, 1996. 123 с.

Савин В.Н., Абугалиев И.А., Абугалиева А.И. Оптимизация аналитических исследований в растениеводстве // Докл. РАСХН. 1998. № 2. С. 13–15.

Савин Т.В., Абугалиева А.И., Чакмак И. Характеристика зерна и муки озимой мягкой пшеницы по содержанию

Fe и Zn // Исследования, результаты. Алматы, 2007. № 3. С. 14–20.

Abugalieva A., Pena R.J. Grain quality of spring and winter wheat in Kazakhstan // J. Asian and Austral. Plant Sci. Biotech. V. 4. (Special Issue 1). 2010. P. 87–90.

Abugalieva A.I., Abugalieva S.I., Quarrie S.A. *et al*. The content of the microelements in DHL of CS Ч SQ1 under the two water regiments in South-East of Kazakhstan / Eds R. Apells, R. Eastwood, E. Lagudah *et al*. // Proc. of the 11th Intern. Wheat Genet. Symp. 24–29 August 2008, Brisbane QLD, Australia, 373.

Abugalijeva S.I., Quarrie S., Abugalijeva A.I., Turuspekov Ye.K. Identification of QTLs for grain quality traits in bread wheat // Plant and Anim. Genomes XV Conf., San-Diego, USA, 13–17 January 2007. P. 171.

Cakmak I. Plant nutrition research: Priorities to meet human needs for food in sustainable ways // Plant Soil. 1999. V. 247. P. 3–24.

Graham R.D., Welch R.M., Bouis H.E. Addressing micronutrient malnutrition through enhancing the nutritional quality of staple foods: principles, perspectives and knowledge gaps // Adv. Agron. 2001. V. 70. P. 77–142.

Morgunov A.I., Gomez-Becerra H.F., Abugalieva A.I. *et al.* Iron and Zinc grain density in common wheat grown in Central Asia // Euphytica. 2007. V. 155. P. 193–203.

Quarrie S.A. Use of genotypes in endogenous abscisic acid levels in studies on physiology and development // Eds G.V. Hoad, J.R. Lenton, M.B. Jackson, R.K. Atkin. A Critical Appraisal. Butterworths, London, 1987. P. 89–105.

Quarrie S.A., Steed A., Calestani C. *et al*. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross *Chinese Spring* × *SQ1* and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 110. P. 865–880.

Randall P.J., Wrigley C.W. Effects of sulfur supply on the yield, composition, and quality of grain from cereals, oilseeds, and legumes // Adv. Cereal Sci. Technol. 1986. V. 8. P. 171–206.

Welch R.M. The impact of mineral nutrients in food crops on global human health // Plant Soil. 2002. V. 247. P. 83–90.

Fe, Zn AND S CONTENT IN DOUBLED HAPLOID LINES OF CHINESE SPRING × SQ1 WHEAT POPULATION

A.I. Abugalieva[1, 5], S.I. Abugalieva[2], S.A. Quarri[3], E.K. Turuspekov[2], I. Chakmak[4], T.V. Savin[5], V.A. Ganeev[6]

[1] Kazakh Research Institute of Agriculture and Plant Industry, Almalybak, Kazakhstan, e-mail: kiz_abugalieva@mail.ru;
[2] Institute of Plant Biology and Biotechnology, Almaty, Kazakhstan, e-mail: absaule@yahoo.com, yerlant@yahoo.com;
[3] John Iness Center, Norwich, United Kingdom;
[4] Sabanchi University, Istambul, Turkey;
[5] Kazakh National Agrarian University, Almaty, Kazakhstan;
[6] NPO Fiton, Karabalyk v., Kazakhstan

Summary

A mapping population of 95 doubled haploid lines of wheat *Triticum aestivum* L., raised by crosses between cultivar Chinese Spring (CS) and line SQ1, was grown in irrigated and rainfed conditions of South-East Kazakhstan (1998–2008 years), studied for grain quality traits, and characterized for Fe, Zn, and S content in grains. In addition to previous studies associated with grain productivity and drought stress torelance (Quarrie *et al*., 2005) and grain quality traits (Abugalieva *et al*., 2008), the range of variation in micronutrient contents in wheat grains of the CS × SQ1 doubled haploid population provides an excellent opportunity for identification of quantitative trait loci that control the amounts of Fe, Zn, and S in grains. Doubled haploid lines with stable high content of Fe and Zn grown in irrigated and rainfed conditions were obtained on the base of the referred work. The lines can be used in biofortification of spring wheat in Kazakhstan. The results reveal significant correlation indices between Zn and protein contents in grains. They may be important in local breeding programs for the improvement of productivity and grain quality.

Key words: common wheat, Fe, Zn, S, doubled haploid lines.

УДК 575.117.2:576.315.42:576.316.74

ДОЗОВАЯ КОМПЕНСАЦИЯ: РЕГУЛЯЦИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ ПОЛОВЫХ ХРОМОСОМ

© 2012 г. **Е.В. Дементьева**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: dementyeva@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 19 декабря 2012 г. Принята к публикации 6 апреля 2012 г.

Дозовая компенсация генов характерна для различных таксонов, представители которых имеют гетероморфные половые хромосомы. Считается, что механизмы дозовой компенсации появились из-за необходимости устранить различия в дозе генов между полами, возникающие в ходе эволюции половых хромосом. Исследования на примере половых хромосом *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans* и млекопитающих показывают, что, несмотря на общую причину возникновения дозовой компенсации, для регуляции уровня экспрессии генов Х-хромосомы могут использоваться совершенно разные принципы. Было также обнаружено, что значение имеет не только равный уровень экспрессии генов Х-хромосомы между полами, но и транскрипционный баланс между Х-хромосомой и аутосомами. Более детальное изучение механизмов дозовой компенсации позволило установить, что гены Х-хромосомы в различной степени подвержены их влиянию. Похожая закономерность была выявлена и при изучении дозовой компенсации генов Z-хромосомы у птиц и бабочек. В обзоре суммированы имеющиеся на сегодняшний день данные о процессе дозовой компенсации и его механизмах.

Ключевые слова: дозовая компенсация, половые хромосомы, экспрессия генов, модификации хроматина.

ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВЫХ ХРОМОСОМ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ ДОЗОВОЙ КОМПЕНСАЦИИ

Явление дозовой компенсации характерно для организмов с гетероморфными половыми хромосомами. Примером хромосом такого типа являются половые хромосомы X и Y, которые значительно отличаются друг от друга по размеру, морфологии и генетическому содержанию. Несмотря на столь сильное различие, X- и Y-хромосомы ведут свое происхождение от пары гомологичных аутосом. Принято считать, что дивергенция X- и Y-хромосом началась с возникновения в популяции гермафродитных особей или особей, пол которых определялся условиями окружающей среды, генетической системы определения пола. На основании эмпирических данных и теоретического анализа было высказано предположение о том, что имели место две мутации, в результате которых сначала на будущей X-хромосоме появился рецессивный ген мужской стерильности, а затем на будущей Y-хромосоме – доминантный ген женской стерильности. Подавление рекомбинации по данным локусам между будущими X- и Y-хромосомами обеспечило сцепление генов, ответственных за развитие особи по женскому и мужскому типу. На Y-хромосоме стали накапливаться гены, дающие преимущество самцам, но при этом снижающие жизнеспособность самок. Необходимость тесного сцепления таких генов с Y-хромосомой способствовала подавлению рекомбинации между X- и Y-хромосомами в новых локусах и постепенному расширению нерекомбинирующего района. В результате в генах нерекомбинирующего района Y-хромосомы, не связанных с формированием мужских

[!] Статья написана на основе доклада, прочитанного в ИЦиГ СО РАН.

признаков, стали накапливаться мутации и делеции, что привело к их деградации. Конечным результатом данного процесса может стать потеря всей Y-хромосомы, что, по-видимому, и произошло у самцов *C. elegans*, которые имеют только X-хромосому (Charlesworth, 1991).

Одним из следствий дивергенции половых хромосом стало то, что гены X-хромосомы оказались представленными в одной копии у самцов и в двух копиях у самок. В связи с этим было высказано предположение, что именно для восстановления равного уровня экспрессии генов X-хромосомы между полами и возникли механизмы дозовой компенсации. В настоящее время известны три системы дозовой компенсации генов X-хромосомы (рис. 1). У самцов *D. melanogaster* происходит двукратное увеличение уровня транскрипции генов на X-хромосоме. У гермафродитов *C. elegans* в два раза снижается уровень экспрессии генов одновременно на обеих X-хромосомах. У самок млекопитающих полностью подавляется транскрипция генов на одной из двух X-хромосом (инактивация X-хромосомы).

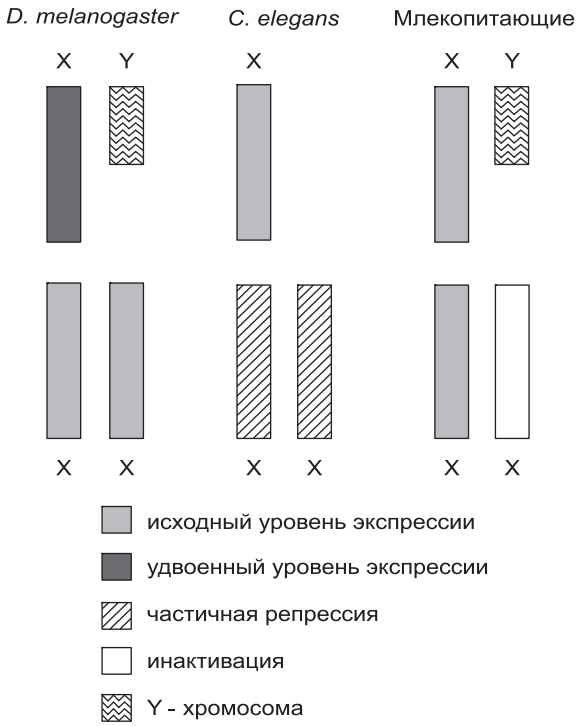


Рис. 1. Способы дозовой компенсации генов X-хромосомы между полами.

X, Y – половые хромосомы.

МЕХАНИЗМЫ ДОЗОВОЙ КОМПЕНСАЦИИ У САМЦОВ *D. MELANOGASTER*

Более высокий уровень экспрессии генов на X-хромосоме самцов *D. melanogaster* достигается за счет действия комплекса дозовой компенсации так называемого MSL-комплекса (рис. 2). Установлено, что данный комплекс состоит из 6 белков (MSL1, MSL2, MSL3, MOF, MLE и JIL1) и двух некодирующих РНК: *roX1* и *roX2* (RNA on the X). Важное значение для функционирования MSL-комплекса имеет MSL2 (male-specific lethal 2). У самок синтез MSL2 подавляется, в его отсутствие остальные участники не могут образовывать комплекс дозовой компенсации. У самцов MSL2 синтезируется и взаимодействует с MSL1, обеспечивая дальнейшую сборку MSL-комплекса (Straub, Becker, 2007). MOF (males absent on the first) и JIL1 (Janus kinase 1) отвечают непосредственно за активацию транскрипции генов X-хромосомы. MOF является гистон-ацетилтрансферазой, которая ацетилирует гистон H4 по лизину в 16-м положении (H4K16) (Akhtar, Becker, 2000; Lucchesi

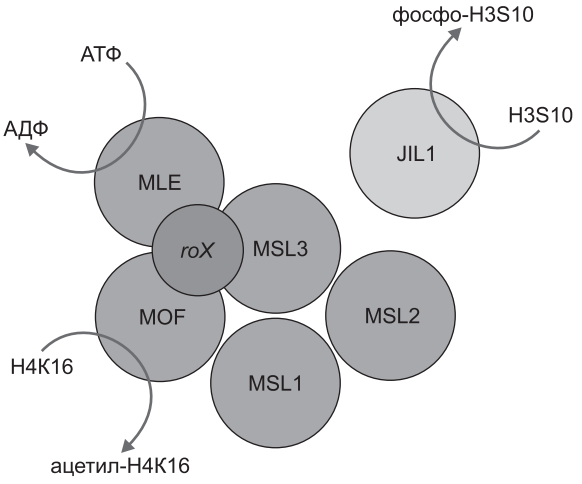


Рис. 2. Комплекс дозовой компенсации *D. melanogaster* (Straub, Becker, 2007).

et al., 2005). JIL1 – свободно ассоциированная с MSL-комплексом киназа, осуществляющая фосфорилирование гистона H3 по серину в 10-м положении (H3S10) (Jin *et al.*, 2000; Lerach *et al.*, 2005). Кроме того, фосфорилированный H3S10 способствует появлению еще одной модифика-

ции транскрипционно активного хроматина – «ацетилированного гистона H3 по лизину в 9-м положении (H3K9)» и препятствует установлению модификаций, характерных для гетерохроматина, диметилированного H3K9 и HP1 (Zhang *et al.*, 2006; Deng *et al.*, 2008). Таким образом, повышенная экспрессия генов Х-хромосомы у *D. melanogaster* достигается за счет создания «открытой», декомпактизованной, доступной для факторов транскрипции структуры хроматина (Park, Kuroda, 2001). MLE (maleless) является РНК-ДНК геликазой, которая, по-видимому, способствует интеграции *roX1* и *roX2* РНК в MSL-комплекс (Straub, Becker, 2007). Данные РНК являются взаимозаменяемыми и необходимы для связывания комплекса дозовой компенсации с Х-хромосомой (Li *et al.*, 2008).

Оказалось, что MOF входит в состав не только MSL-комплекса, но и так называемого NSL (nonspecific lethal)-комплекса, в составе которого ацетилирует H4K16 в промоторных районах генов на аутосомах у обоих полов, а также на Х-хромосоме у самок. Следовательно, MOF в составе разных комплексов принимает участие в двух процессах: дозовой компенсации генов Х-хромосомы и общей регуляции транскрипции генов (Prestel *et al.*, 2010; Raja *et al.*, 2010). У млекопитающих были обнаружены ортологи MSL- и NSL-комплексов, выполняющие ту же самую функцию – ацетилирование гистона H4 (Taipale *et al.*, 2005; Cai *et al.*, 2010). Эти факты указывают на то, что механизм дозовой компенсации у *D. melanogaster* не возник *de novo*, а под эту цель были адаптированы уже существующие белки, которые могут сохранять свою первоначальную функцию. Ортолог MSL-комплекса у млекопитающих не содержит *roX1* и *roX2* РНК. По всей видимости, именно включение некодирующих РНК в состав MSL-комплекса у *D. melanogaster* и стало ключевым событием для возникновения механизма дозовой компенсации (Vicoso, Bachtrog, 2009).

Для специфичного связывания комплекса дозовой компенсации на Х-хромосоме *D. melanogaster* существуют особые последовательности: сайты с высокой и низкой аффинностью к MSL-комплексу (рис. 3). Насчитывается около 150 сайтов с высокой аффинностью (chromatin entry sites, CES). Два из них являются генами *roX* РНК, а остальные содержат опознаваемые MSL-комплексом GA/TC богатые последовательности, MSL recognition elements (MRE) (Alekseyenko *et al.*, 2008). Данные сайты необходимы для узнавания MSL-комплексом Х-хромосомы, которое осуществляется посредством сборки комплекса в сайтах синтеза *roX* РНК и его взаимодействия с MRE. Далее происходит распространение MSL-комплекса в окружающие районы. Большинство подвергающихся дозовой компенсации генов содержит сайты с низкой аффинностью, которые могут узнавать и стабильно связывать полностью сформированный MSL-комплекс только в том случае, если гены транскрипционно активны и, как следствие, обогащены триметилированным по лизину в 36-м положении гистоном H3 (Larschan *et al.*, 2007; Bell *et al.*, 2008). Тем не менее не все транскрипционно активные гены Х-хромосомы самцов *D. melanogaster* связываются с комплексом дозовой компенсации. Более того, связывание с MSL-комплексом далеко не всегда приводит именно к двукратному увеличению уровня экспрессии генов Х-хромосомы, причем в ряде случаев уровень транскрипции практически не меняется (Hamada *et al.*, 2005; Gilfillan *et al.*, 2006; Legube *et al.*, 2006). Так что способ регуляции уровня экспрессии индивидуальных генов Х-хромосомы самцов *D. melanogaster* еще предстоит выяснить.

МЕХАНИЗМЫ ДОЗОВОЙ КОМПЕНСАЦИИ У ГЕРМАФРОДИТОВ *C. ELEGANS*

Для двукратного подавления уровня экспрессии генов Х-хромосомы у гермафродитов

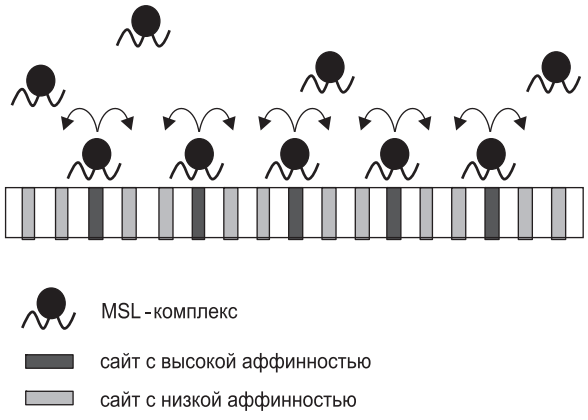


Рис. 3. Связывание комплекса дозовой компенсации с Х-хромосомой самцов *D. melanogaster*.

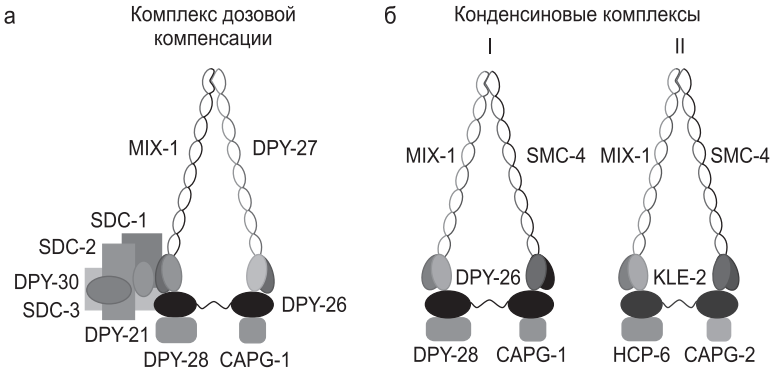


Рис. 4. Конденсиновые комплексы *C. elegans* (Meyer, 2010).

а – комплекс дозовой компенсации; б – конденсиновые комплексы I и II.

C. elegans также существует комплекс дозовой компенсации (рис. 4, а). Он включает 10 белков: три SDC (sex determination and dosage compensation) белка (SDC-1, SDC-2, SDC-3), DPY-21 (dumpy), DPY-30 и 5 белков, гомологичных белкам конденсиновых комплексов (DPY-26, DPY-27, DPY-28, MIX1, CAPG-1) (Chuang *et al.*, 1994; Lieb *et al.*, 1996, 1998; Davis, Meyer, 1997; Dawes *et al.*, 1999; Yonker, Meyer, 2003; Tsai *et al.*, 2008). Важную роль в сборке и функционировании комплекса дозовой компенсации играет SDC-2. В то время как остальные белки комплекса дозовой компенсации поступают из ооцитов и присутствуют в эмбрионах обоих полов, экспрессия SDC-2 инициируется только у гермафродитов. SDC-2 взаимодействует с SDC-3 и DPY-30, формируя основу для дальнейшей сборки комплекса дозовой компенсации. Интересно, что SDC-2 способен связываться с Х-хромосомой независимо от других участников комплекса, вероятно, обеспечивая специфичность действия данного комплекса на Х-хромосому (Chuang *et al.*, 1996; Davis, Meyer, 1997; Dawes *et al.*, 1999; Yonker, Meyer, 2003). Часть комплекса дозовой компенсации по структуре очень сходна с конденсиновыми комплексами I и II (Csankovszki *et al.*, 2009; Mets, Meyer, 2009) (рис. 4, б). Конденсиновый комплекс I отвечает за контроль числа и расположения двуцепочечных разрывов в мейозе и имеет 4 общих белка с комплексом дозовой компенсации. Конденсиновый комплекс II осуществляет компактизацию хромосом в митозе и мейозе и имеет только один общий белок с комплексом дозовой компенсации (MIX-1, mitosis and X-associated protein 1). Некоторые другие белки комплекса дозовой компенсации также могут выполнять дополнительные функции. Так, DPY-30 входит в состав комплекса COMPASS, который осуществляет триметилирование гистона H3 по лизину в 4-м положении, участвуя таким образом еще и в общей регуляции транскрипции генов (Nagy *et al.*, 2002; Meyer, 2005). По всей видимости, комплекс дозовой компенсации *C. elegans* возник на основе конденсинового комплекса за счет присоединения дополнительных белков, обеспечивающих пол- и хромосомоспецифичность его действия (Meyer, 2010).

На Х-хромосоме *C. elegans* также существуют специальные последовательности (около 1500), предназначенные для опознавания комплексом дозовой компенсации и взаимодействия с ним (рис. 5). В настоящее время выделяют два типа таких последовательностей: rex- и dox-сайты. Rex (recruitment elements on X) сайты способны связываться с комплексом дозовой компенсации независимо от того, локализуются они на Х-хромосоме или на аутосомах. На Х-хромосоме их насчитывается около 200. Rex-сайты выявляются преимущественно в межгенных районах и содержат MEX (motif enriched on X) мотив размером 12 п.н., который является ключевым для узнавания комплексом дозовой

Рис. 5. Связывание комплекса дозовой компенсации с Х-хромосомами гермафродитов *C. elegans*.

компенсации. Остальные последовательности приходятся на так называемые dox-сайты (dependent on X), которые могут взаимодействовать с комплексом дозовой компенсации, только находясь на Х-хромосоме. Они локализуются главным образом в промоторах транскрипционно активных генов и не имеют MEX-мотива. Dox-сайты способны в небольшом количестве связывать комплекс дозовой компенсации, но эффективно данный процесс осуществляется только после связывания комплексов дозовой компенсации с rex-сайтами. Предполагается, что rex-сайты играют роль в первоначальном узнавании Х-хромосомы комплексом дозовой компенсации, тогда как dox-сайты участвуют в распределении комплекса дозовой компенсации по Х-хромосоме (Jans *et al.*, 2009).

Механизм, посредством которого комплекс дозовой компенсации частично подавляет экспрессию генов на Х-хромосомах гермафродитов, до сих пор не известен. Сходство комплекса дозовой компенсации *C. elegans* с конденсиновыми комплексами позволяет предполагать, что механизм репрессии транскрипции не связан с модификациями гистонов в нуклеосомах, а, скорее, действует на относительно удаленные районы Х-хромосомы, изменяя ее конфигурацию. В результате может происходить сближение регуляторных элементов и генов, уровень экспрессии которых необходимо понизить (Meyer, 2010). Интересно, что связывание комплекса дозовой компенсации с соответствующим сайтом Х-хромосомы не всегда вызывает репрессию транскрипции близлежащих генов, более того, уровень экспрессии не всегда подавляется именно в 2 раза (Jans *et al.*, 2009). Вероятно, еще какие-то неизвестные на сегодняшний день факторы определяют степень дозовой компенсации генов Х-хромосомы.

МЕХАНИЗМЫ ДОЗОВОЙ КОМПЕНСАЦИИ У САМОК МЛЕКОПИТАЮЩИХ

У млекопитающих уровень экспрессии генов Х-хромосомы между полами выравнивается с помощью инактивации транскрипции генов на одной из двух Х-хромосом у самок (Lyon, 1961). Известны два типа инактивации Х-хромосомы: импринтированная и случайная. Импринтированная инактивация имеет место у сумчатых млекопитающих, а также на предимплантационных стадиях развития и в экстраэмбриональных тканях некоторых плацентарных. Инактивации подвергается преимущественно Х-хромосома, унаследованная от отца. В соматических тканях плацентарных млекопитающих инактивация Х-хромосомы является случайной, т. е. отцовская и материнская Х-хромосомы имеют равные шансы стать неактивными (Heard, Disteche, 2006).

На Х-хромосоме плацентарных млекопитающих существует особый локус, называемый центром инактивации. Основными участниками процесса инактивации в данном локусе являются гены *Xist* (X inactive-specific transcript) и *Tsix*. Ген *Xist* экспрессируется на будущей неактивной Х-хромосоме. С него транскрибируется некодирующая РНК, которая распространяется вдоль инактивируемой Х-хромосомы, что приводит к транскрипционному сайленсингу генов. Ген *Tsix* транскрибируется с комплементарной гену *Xist* цепи ДНК и является негативным регулятором его экспрессии (рис. 6). До начала процесса инактивации на обеих Х-хромосомах наблюдается экспрессия гена *Tsix* и на невысоком уровне экспрессия гена *Xist* (Heard, Disteche, 2006; Wutz, Gribnau, 2007; Erwin, Lee, 2008). Инициация инактивации начинается со сближения центров инактивации двух Х-хромосом. Считается, что это сближение необходимо для взаимоисключающего выбора будущих активной и неактивной Х-хромосом (Bacher *et al.*, 2006; Xu *et al.*, 2006). На активной Х-хромосоме сохраняется экспрессия гена *Tsix* и подавляется экспрессия гена *Xist*. На инактивируемой Х-хромосоме, напротив, экспрессия гена *Tsix* выключается,

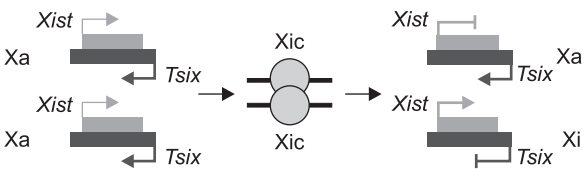


Рис. 6. Регуляция экспрессии генов *Xist* и *Tsix* в процессе инактивации Х-хромосомы у самок млекопитающих.

Xic – центр инактивации Х-хромосомы; Xa и Xi – активная и неактивная Х-хромосомы. Стрелками показана транскрипция, а линиями с тупыми окончаниями – ее отсутствие.

что вызывает активацию гена *Xist*. Далее *Xist* РНК распространяется из центра инактивации, вызывает репрессию транскрипции генов и взаимодействует с модифицирующими хроматин белками, что приводит к целой серии эпигенетических изменений на неактивной Х-хромосоме (Heard, 2005; Heard, Disteche, 2006; Шевченко и др., 2006; Wutz, Gribnau, 2007) (рис. 7). Инактивируемая Х-хромосома утрачивает ассоциацию с РНК-полимеразой II. Происходит исключение модификаций, характерных для транскрипционно активного хроматина, диметилированного по лизину в 4-м положении гистона Н3 (Н3К4) и ацетилированных форм гистонов Н3 и Н4. В то же время на неактивной Х-хромосоме устанавливаются модификации транскрипционно неактивного хроматина: триметилированный по лизину в 27-м положении гистон Н3 (Н3К27), моноубиквитинированный по лизину в 119-м положении гистон Н2А (uН2А), диметилированный по лизину в 9-м положении гистон Н3 (Н3К9) и монометилированный по лизину в 20-м положении гистон Н4 (Н4К20). Кроме того, неактивная Х-хромосома становится поздно реплицирующейся и ассоциируется с вариантом гистона Н2А (макроН2А), содержащим негистоновый домен. Последним эпигенетическим событием в процессе инактивации является метилирование ДНК промоторных областей генов, что позволяет стабильно поддерживать неактивное состояние Х-хромосомы. В отличие от *D. melanogaster* и *C. elegans* у млекопитающих не существует «комплекса дозовой компенсации», и все вышеперечисленные модификации хроматина устанавливаются с помощью различных белковых комплексов. Показано, что комплексы polycomb белков PRC1 (polycomb repressive complex 1) и PRC2 отвечают за uН2А и триметилирование Н3К27 соответственно (Silva *et al.*, 2003; Cao, Zhang, 2004; de Napoles *et al.*, 2004; Fang *et al.*, 2004) (рис. 7). Данные комплексы являются универсальными и участвуют в репрессии генов как на Х-хромосоме, так и на аутосомах у обоих полов. Как и у *D. melanogaster*, в дозовой компенсации генов Х-хромосомы у самок млекопитающих задействованы некодирующая РНК и модифицирующие хроматин комплексы, но их влияние

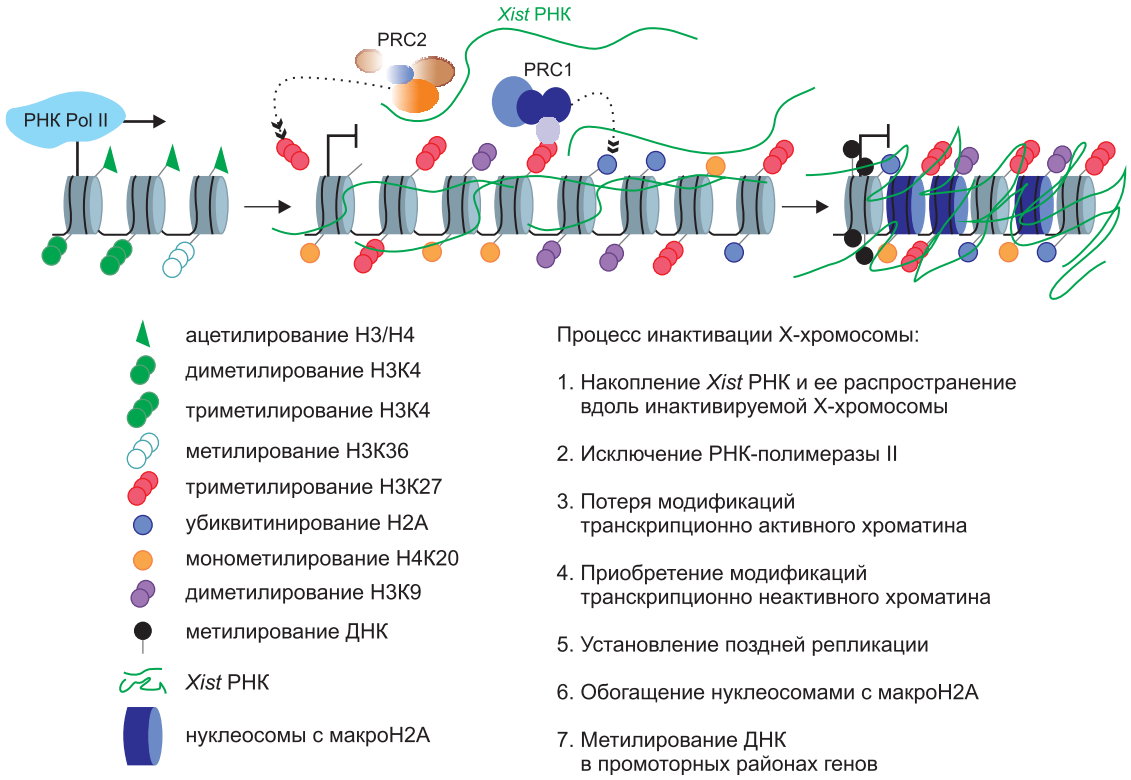


Рис. 7. Динамика эпигенетических событий в процессе инактивации Х-хромосомы у самок млекопитающих (По: Escamilla-Del-Arenal *et al.*, 2011, с модификациями).

на экспрессию генов оказывается диаметрально противоположным. Однако до сих пор остается открытым вопрос о том, взаимодействует ли *Xist* РНК с модифицирующими хроматин комплексами напрямую или посредством каких-то неизвестных на настоящий момент факторов.

Не все гены неактивной Х-хромосомы подвергаются инактивации. При изучении статуса экспрессии генов Х-хромосомы человека было обнаружено, что 15 % генов избегают инактивации и еще 10 % генов имеют гетерогенную экспрессию, т. е. подвергаются инактивации у одних женщин и избегают инактивации у других (Carrel, Willard, 2005). Избегающие инактивации гены были найдены также у мыши (3,3 %) и некоторых других плацентарных млекопитающих (Yen *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2010). В том случае, когда гены Х-хромосомы сохраняют гомологи на Y-хромосоме, избегание инактивации позволяет восстановить равный уровень экспрессии генов между полами. Однако многие избегающие инактивации гены не имеют Y-гомологов (Аноприенко, Закиян, 2004). Возможно, что более высокий уровень экспрессии этих генов у самок либо отвечает за формирование специфичных для женского пола признаков, либо не играет существенной роли (Disteche, 1995; Brown, Greally, 2003). В пользу последнего предположения свидетельствует тот факт, что уровень экспрессии большинства избегающих инактивации генов человека на неактивной Х-хромосоме не превышает 10 % от уровня экспрессии на активной Х-хромосоме (Carrel, Willard, 2005; Nguyen, Disteche, 2006; Johnston *et al.*, 2008). Не исключено также, что разница в уровне экспрессии генов Х-хромосомы между полами может устраняться на посттранскрипционных стадиях (Disteche, 1995; Brown, Greally, 2003).

Предполагается, что существуют специальные элементы (way stations), способствующие эффективному распространению *Xist* РНК и взаимодействующих с ней факторов от центра инактивации по всей Х-хромосоме (рис. 8). Однако что это за последовательности и каковы механизмы их действия – до сих пор не ясно. Наиболее вероятными кандидатами на роль таких последовательностей считают *LINE*-элементы (Lyon, 1998). В пользу данного предположения свидетельствуют два факта. Во-первых, у человека и мыши число *LINE*-элементов на Х-хромосоме в два раза выше, чем на аутосомах. Во-вторых, *LINE*-элементы распределены по Х-хромосоме неслучайным образом: наибольшая их плотность характерна для центра инактивации и районов Х-хромосомы, подвергающихся инактивации, в то время как районы Х-хромосомы, избегающие инактивации, имеют низкую плотность (Bailey *et al.*, 2000; Carrel, Willard, 2005; Ross *et al.*, 2005).

Механизм инактивации Х-хромосомы по своим принципам сходен с импринтингом аутосомных генов. В обоих процессах принимают участие некодирующие РНК, экспрессия которых приводит к утрате модификаций транскрипционно активного хроматина и приобретению модификаций транскрипционно неактивного хроматина (триметилированного H3K27, uH2A, диметилированного H3K9, метилирования ДНК) (Reik, Lewis, 2005; Zakharova *et al.*, 2009). Результатом становится моноаллельная экспрессия генов целой хромосомы (инактивация Х-хромосомы) или кластера генов (импринтинг аутосомных генов). Очевидно, что и у млекопитающих механизмы, используемые для дозовой компенсации генов Х-хромосомы, не являются уникальными и задействованы в других процессах, связанных с регуляцией транскрипции генов.

ПРИНЦИПЫ ДОЗОВОЙ КОМПЕНСАЦИИ ГЕНОВ Х-ХРОМОСОМЫ

Необходимость дозовой компенсации генов Х-хромосомы между полами была не единственным следствием эволюции половых хро-

Рис. 8. Распространение неактивного состояния в процессе инактивации Х-хромосомы у самок млекопитающих.

мосом. Постепенная деградация генов на Y-хромосоме в первую очередь стала причиной моносомии по нескольким сотням генов X-хромосомы у гетерогаметного пола (самцов). Столь значительная потеря генов не могла остаться без последствий для организма, поэтому, скорее всего, отбор благоприятствовал механизмам, увеличивающим уровень экспрессии генов на X-хромосоме самцов (Dementyeva *et al.*, 2009). Это означает, что удвоение уровня экспрессии генов на единственной X-хромосоме самцов должно было происходить не только у *D. melanogaster*, но также у *C. elegans* и млекопитающих. Гипотеза об удвоении уровня экспрессии генов X-хромосомы у самцов млекопитающих и *C. elegans* была высказана достаточно давно (Ohno, 1967). Тем не менее убедительные ее доказательства удалось получить лишь в последние годы, когда широкое распространение получил метод микрочипов, благодаря которому был измерен средний уровень экспрессии генов X-хромосомы и аутосом. Оказалось, что гены X-хромосомы и аутосом, действительно, экспрессируются на одинаковом уровне у самцов *C. elegans* и млекопитающих (Gupta *et al.*, 2006; Nguyen, Disteche, 2006; Johnston *et al.*, 2008). Механизм, лежащий в основе удвоения уровня экспрессии генов X-хромосомы у этих видов, пока что не установлен. Возможно, что возрастание уровня экспрессии генов X-хромосомы достигается так же, как и у *D. melanogaster*, за счет действия эпигенетических механизмов. С другой стороны, повышение уровня экспрессии может быть связано с эволюцией нуклеотидных последовательностей регуляторных районов генов X-хромосомы (Heard, Disteche, 2006; Nguyen, Disteche, 2006).

У *D. melanogaster* удвоения уровня экспрессии генов на X-хромосоме у самцов оказалось достаточно как для транскрипционного баланса между генами X-хромосомы и аутосом, так и для равной экспрессии генов X-хромосомы между полами, и у самок нет механизмов дозовой компенсации. У *C. elegans* и млекопитающих, по-видимому, возрастание уровня экспрессии генов на X-хромосоме затронуло не только гетерогаметный, но и гомогаметный пол. Соответственно, для того чтобы избежать избыточной экспрессии генов X-хромосомы, у гомогаметного пола должны были появиться дополнительные (вторичные) механизмы дозовой компенсации, восстанавливающие транскрипционный баланс между генами X-хромосомы и аутосом, а также равный уровень экспрессии генов X-хромосомы между полами (Charlesworth, 1991; Lin *et al.*, 2007). Такими механизмами и являются частичная репрессия генов X-хромосомы у гермафродитов *C. elegans* и инактивация X-хромосомы у самок млекопитающих (рис. 9, а).

Разные способы дозовой компенсации у *D. melanogaster*, *C. elegans* и млекопитающих, вероятно, являются следствием независимого происхождения половых хромосом и механизмов, направленных на регуляцию экспрессии их генов. Однако дозовая компенсация у *D. melanogaster*, *C. elegans* и млекопитающих, помимо удвоения уровня экспрессии генов на единственной X-хромосоме самцов, имеет еще несколько общих принципов (Vicoso, Bachtrog, 2009). Механизмы дозовой компенсации действуют на хромосомном уровне. Более того, они не возникают *de novo*, и для регуляции экспрессии генов X-хромосомы используются уже существующие белки и белковые комплексы. Необходимый уровень экспрессии генов обеспечивается посредством изменения структуры хроматина X-хромосомы с помощью модифицирующих хроматин комплексов, а также некодирующих РНК. Кроме того, X-хромосома содержит специальные последовательности, ответственные за связывание и распространение модифицирующих хроматин комплексов, осуществляющих дозовую компенсацию.

ДОЗОВАЯ КОМПЕНСАЦИЯ ГЕНОВ В СИСТЕМЕ ПОЛОВЫХ ХРОМОСОМ ZW

У птиц, бабочек, а также некоторых видов пресмыкающихся, земноводных и рыб гетерогаметным полом являются самки (Z- и W-хромосомы), самцы гомогаметны и имеют две Z-хромосомы. В то время как в системе половых хромосом XY механизмы дозовой компенсации достаточно хорошо известны, их существование в системе половых хромосом ZW долгое время было под вопросом.

Решить данный вопрос позволил метод микрочипов. Был измерен уровень экспрессии генов Z-хромосомы и аутосом у двух видов

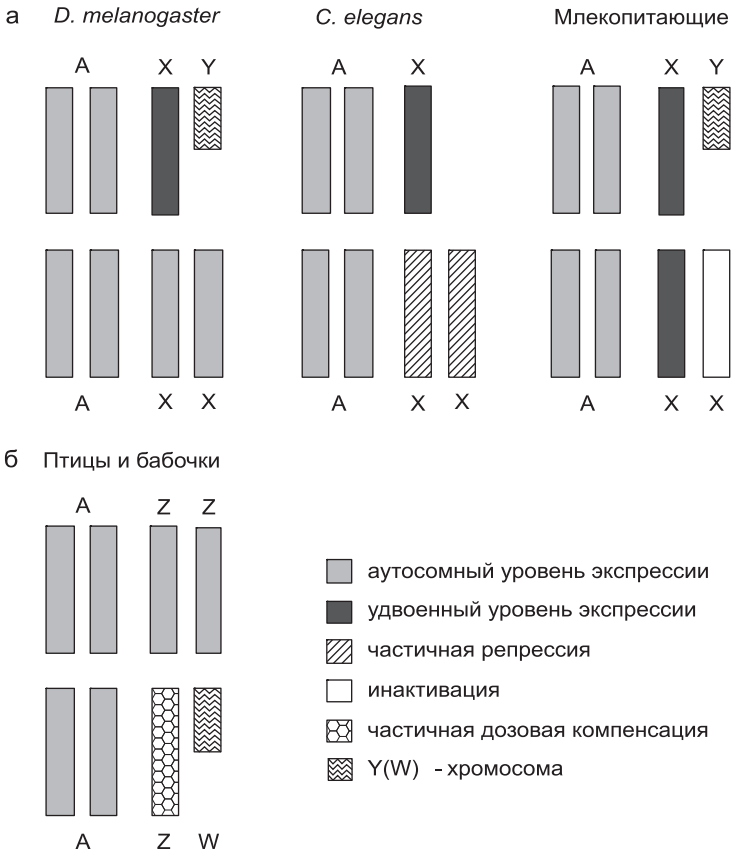


Рис. 9. Механизмы дозовой компенсации в системе половых хромосом XY (а) и ZW (б).

A – набор аутосом; X, Y, Z, W – половые хромосомы.

птиц (курицы и зебровой амадины) и тутового шелкопряда. Значения соотношений уровней экспрессии генов Z-хромосомы между самцами и самками у птиц и тутового шелкопряда варьировали между 1 и 2 (Ellegren *et al.*, 2007; Itoh *et al.*, 2007; Zha *et al.*, 2009). Таким образом, по уровню экспрессии генов Z-хромосома занимает промежуточное положение между дозовой компенсацией на хромосомном уровне и полным отсутствием дозовой компенсации. У зебровой амадины на Z-хромосоме выявлялись две группы генов: одни гены экспрессировались на одинаковых уровнях у обоих полов, тогда как остальные экспрессировались на более высоком уровне у самцов (Itoh *et al.*, 2007). Похоже, что у птиц и бабочек отсутствуют механизмы, регулирующие экспрессию генов на всей Z-хромосоме, однако часть генов Z-хромосомы самок все-таки подвергается дозовой компенсации (рис. 9, б). Механизмы этого явления пока еще не установлены. Некоторые данные позволяют предполагать, что дозовая компенсация у птиц осуществляется так же, как и у *D. melanogaster*: некодирующая РНК и ацетилирование H4K16 принимают участие в усилении уровня экспрессии генов Z-хромосомы у самок (Melamed, Arnold, 2007).

Пока очевидно лишь то, что локальная дозовая компенсация обнаружена у организмов, у которых гетерогаметным полом являются самки (ZW). Поскольку был проанализирован уровень экспрессии генов Z-хромосомы только у представителей двух таксонов, то остается неясным, является ли такой способ дозовой компенсации особенностью организмов с системой половых хромосом ZW или это просто случайное совпадение. Ответить на этот вопрос, вероятно, поможет изучение других таксонов с гетерогаметностью у самок (Mank, 2009; Vicoso, Bachtrog, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследования механизмов дозовой компенсации у *D. melanogaster*, *C. elegans*, млекопитающих, птиц и бабочек показывают, что гены половых хромосом в различной степени вовлечены в данный процесс. На X(Z)-хромосоме можно выделить три типа генов. Одни гены должны экспрессироваться на одинаковом

уровне у обоих полов и обязательно подвергаются дозовой компенсации. Гены второго типа, напротив, должны экспрессироваться на разных уровнях у самок/гермафродитов и самцов и, следовательно, избегают дозовой компенсации. Для остальных генов половых хромосом разница в уровне экспрессии между полами, вероятно, не имеет значения. Дальнейшие исследования, по всей видимости, будут направлены на выяснение того, какие гены нуждаются в дозовой компенсации и что определяет степень дозовой компенсации индивидуальных генов. Еще одним важным направлением в исследовании дозовой компенсации генов половых хромосом может стать установление механизмов, лежащих в основе удвоения уровня экспрессии генов на Х-хромосомах у *C. elegans* и млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

Аноприенко О.В., Закиян С.М. Эволюция половых хромосом млекопитающих: взаимодействие генетических и эпигенетических факторов // Генетика. 2004. Т. 40. С. 1013–1033.

Шевченко А.И., Павлова С.В., Дементьева Е.В. и др. Модификации хроматина в процессе инактивации Х-хромосомы у самок млекопитающих // Генетика. 2006. Т. 42. С. 1225–1234.

Akhtar A., Becker P.B. Activation of transcription through histone H4 acetylation by MOF, an acetyltransferase essential for dosage compensation in Drosophila // Mol. Cell. 2000. V. 5. P. 367–375.

Alekseyenko A.A., Peng S., Larschan E. *et al*. A sequence motif within chromatin entry sites directs MSL establishment on the Drosophila X chromosome // Cell. 2008. V. 134. P. 599–609.

Bacher C.P., Guggiari M., Brors B. *et al*. Transient colocalization of X-inactivation centres accompanies the initiation of X inactivation // Nat. Cell Biol. 2006. V. 8. P. 293–299.

Bailey J.A., Carrel L., Chakravarti A. *et al*. Molecular evidence for a relationship between LINE-1 elements and X chromosome inactivation: the Lyon repeat hypothesis // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 6634–6639.

Bell O., Conrad T., Kind J. *et al*. Transcription-coupled methylation of histone H3 at lysine 36 regulates dosage compensation by enhancing recruitment of the MSL complex in *Drosophila melanogaster* // Mol. Cell Biol. 2008. V. 28. P. 3401–3409.

Brown C.J., Greally J.M. A stain upon the silence: genes escaping X inactivation // Trends Genet. 2003. V. 19. P. 432–438.

Cai Y., Jin J., Swanson S.K. *et al*. Subunit composition and substrate specificity of a MOF-containing histone acetyltransferase distinct from the male-specific lethal (MSL) complex // J. Biol. Chem. 2010. V. 285. P. 4268–4272.

Cao R., Zhang Y. The functions of E(Z)/EZH2-mediated methylation of lysine 27 in histone H3 // Curr. Opin. Genet. Dev. 2004. V. 14. P. 155–164.

Carrel L., Willard H.F. X-inactivation profile reveals extensive variability in X-linked gene expression in females // Nature. 2005. V. 434. P. 400–404.

Charlesworth B. The evolution of sex chromosomes // Science. 1991. V. 251. P. 1030–1033.

Chuang P.T., Albertson D.G., Meyer B.J. DPY-27: a chromosome condensation protein homolog that regulates *C. elegans* dosage compensation through association with the X chromosome // Cell. 1994. V. 79. P. 459–474.

Chuang P.T., Lieb J.D., Meyer B.J. Sex-specific assembly of a dosage compensation complex on the nematode X chromosome // Science. 1996. V. 274. P. 1736–1739.

Csankovszki G., Petty E.L., Collette K.S. The worm solution: a chromosome-full of condensin helps gene expression go down // Chromosome Res. 2009. V. 17. P. 621–635.

Davis T.L., Meyer B.J. SDC-3 coordinates the assembly of a dosage compensation complex on the nematode X chromosome // Development. 1997. V. 124. P. 1019–1031.

Dawes H.E., Berlin D.S., Lapidus D.M. *et al*. Dosage compensation proteins targeted to X chromosomes by a determinant of hermaphrodite fate // Science. 1999. V. 284. P. 1800–1804.

de Napoles M., Mermoud J.E., Wakao R. *et al*. Polycomb group proteins Ring1A/B link ubiquitylation of histone H2A to heritable gene silencing and X inactivation // Dev. Cell. 2004. V. 7. P. 663–676.

Dementyeva E.V., Shevchenko A.I., Zakian S.M. X-chromosome upregulation and inactivation: two sides of the dosage compensation mechanism in mammals // BioEssays. 2009. V. 31. P. 21–28.

Deng H., Bao X., Cai W. *et al*. Ectopic histone H3S10 phosphorylation causes chromatin structure remodeling in Drosophila // Development. 2008. V. 135. P. 699–705.

Disteche C.M. Escape from X inactivation in human and mouse // Trends Genet. 1995. V. 11. P. 17–22.

Ellegren H., Hultin-Rosenberg L., Brunstrom B. *et al*. Faced with inequality: chicken do not have a general dosage compensation of sex-linked genes // BMC Biol. 2007. V. 5. P. 40.

Erwin J.A., Lee J.T. New twists in X-chromosome inactivation // Curr. Opin. Cell Biol. 2008. V. 20. P. 349–355.

Escamilla-Del-Arenal M., da Rocha S.T., Heard E. Evolutionary diversity and developmental regulation of X-chromosome inactivation // Hum. Genet. 2011. V. 130. P. 307–327.

Fang J., Chen T., Chadwick B. *et al*. Ring1b-mediated H2A ubiquitination associates with inactive X chromosomes and is involved in initiation of X inactivation // J. Biol. Chem. 2004. V. 279. P. 52812–52815.

Gilfillan G.D., Straub T., de Wit E. *et al*. Chromosome-wide gene-specific targeting of the Drosophila dosage compensation complex // Genes Dev. 2006. V. 20. P. 858–870.

Gupta V., Parisi M., Sturgill D. *et al*. Global analysis of X-chromosome dosage compensation // J. Biol. 2006. V. 5. P. 3.

Hamada F.N., Park P.J., Gordadze P.R. *et al*. Global regulation of X chromosomal genes by the MSL complex in *Drosophila melanogaster* // Genes Dev. 2005. V. 19. P. 2289–2294.

Heard E. Delving into the diversity of facultative heterochro-

matin: the epigenetics of the inactive X chromosome // Curr. Opin. Genet. Dev. 2005. V. 15. P. 482–489.
Heard E., Disteche C.M. Dosage compensation in mammals: fine-tuning the expression of the X chromosome // Genes Dev. 2006. V. 20. P. 1848–1867.
Itoh Y., Melamed E., Yang X. *et al*. Dosage compensation is less effective in birds than in mammals // J. Biol. 2007. V. 6. P. 2.
Jans J., Gladden J.M., Ralston E.J. *et al*. A condensin-like dosage compensation complex acts at a distance to control expression throughout the genome // Genes Dev. 2009. V. 23. P. 602–618.
Jin Y., Wang Y., Johansen J. *et al*. JIL-1, a chromosomal kinase implicated in regulation of chromatin structure, associates with the male specific lethal (MSL) dosage compensation complex // J. Cell Biol. 2000. V. 149. P. 1005–1010.
Johnston C.M., Lovell F.L., Leongamornlert D.A. *et al*. Large-scale population study of human cell lines indicates that dosage compensation is virtually complete // PLoS Genet. 2008. V. 4. e9.
Larschan E., Alekseyenko A.A., Gortchakov A.A. *et al*. MSL complex is attracted to genes marked by H3K36 trimethylation using a sequence-independent mechanism // Mol. Cell. 2007. V. 28. P. 121–133.
Legube G., McWeeney S.K., Lercher M.J. *et al*. X-chromosome-wide profiling of MSL-1 distribution and dosage compensation in Drosophila // Genes Dev. 2006. V. 20. P. 871–883.
Lerach S., Zhang W., Deng H. *et al*. JIL-1 kinase, a member of the male-specific lethal (MSL) complex, is necessary for proper dosage compensation of eye pigmentation in Drosophila // Genesis. 2005. V. 43. P. 213–215.
Li F., Schiemann A.H., Scott M.J. Incorporation of the noncoding *roX* RNAs alters the chromatin-binding specificity of the Drosophila MSL1/MSL2 complex // Mol. Cell Biol. 2008. V. 28. P. 1252–1264.
Lieb J.D., Albrecht M.R., Chuang P.T. *et al*. MIX-1: an essential component of the *C. elegans* mitotic machinery executes X chromosome dosage compensation // Cell. 1998. V. 92. P. 265–277.
Lieb J.D., Capowski E.E., Meneely P. *et al*. DPY-26, a link between dosage compensation and meiotic chromosome segregation in the nematode // Science. 1996. V. 274. P. 1732–1736.
Lin H., Gupta V., Vermilyea M.D. *et al*. Dosage compensation in the mouse balances up-regulation and silencing of X-linked genes // PLoS Biol. 2007. V. 5. e326.
Lucchesi J.C., Kelly W.G., Panning B. Chromatin remodeling in dosage compensation // Annu. Rev. Genet. 2005. V. 39. P. 615–651.
Lyon M.F. Gene action in the X-chromosome of the mouse (*Mus musculus* L.) // Nature. 1961. V. 190. P. 372–373.
Lyon M.F. X-chromosome inactivation: a repeat hypothesis // Cytogenet. Cell Genet. 1998. V. 80. P. 133–137.
Mank J.E. The W, X, Y and Z of sex-chromosome dosage compensation // Trends Genet. 2009. V. 25. P. 226–233.
Melamed E., Arnold A.P. Regional differences in dosage compensation on the chicken Z chromosome // Genome Biol. 2007. V. 8. P. R202.
Mets D.G., Meyer B.J. Condensins regulate meiotic DNA break distribution, thus crossover frequency, by controlling chromosome structure // Cell. 2009. V. 139. P. 73–86.
Meyer B.J. Targeting X chromosomes for repression // Curr. Opin. Genet. Dev. 2010. V. 20. P. 179–189.
Meyer B.J. X-chromosome dosage compensation // WormBook. 2005. V. P. 1–14.
Nagy P.L., Griesenbeck J., Kornberg R.D. *et al*. A trithorax-group complex purified from *Saccharomyces cerevisiae* is required for methylation of histone H3 // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. P. 90–94.
Nguyen D.K., Disteche C.M. Dosage compensation of the active X chromosome in mammals // Nat. Genet. 2006. V. 38. P. 47–53.
Ohno S. Sex Chromosomes and Sex-linked Genes. Berlin: Springer, 1967.
Park Y., Kuroda M.I. Epigenetic aspects of X-chromosome dosage compensation // Science. 2001. V. 293. P. 1083–1085.
Prestel M., Feller C., Straub T. *et al*. The activation potential of MOF is constrained for dosage compensation // Mol. Cell. 2010. V. 38. P. 815–826.
Raja S.J., Charapitsa I., Conrad T. *et al*. The nonspecific lethal complex is a transcriptional regulator in Drosophila // Mol. Cell. 2010. V. 38. P. 827–841.
Reik W., Lewis A. Co-evolution of X-chromosome inactivation and imprinting in mammals // Nat. Rev. Genet. 2005. V. 6. P. 403–410.
Ross M.T., Grafham D.V., Coffey A.J. *et al*. The DNA sequence of the human X chromosome // Nature. 2005. V. 434. P. 325–337.
Silva J., Mak W., Zvetkova I. *et al*. Establishment of histone H3 methylation on the inactive X chromosome requires transient recruitment of Eed-Enx1 polycomb group complexes // Dev. Cell. 2003. V. 4. P. 481–495.
Straub T., Becker P.B. Dosage compensation: the beginning and end of generalization // Nat. Rev. Genet. 2007. V. 8. P. 47–57.
Taipale M., Rea S., Richter K. *et al*. hMOF histone acetyltransferase is required for histone H4 lysine 16 acetylation in mammalian cells // Mol. Cell. Biol. 2005. V. 25. P. 6798–6810.
Tsai C.J., Mets D.G., Albrecht M.R. *et al*. Meiotic crossover number and distribution are regulated by a dosage compensation protein that resembles a condensin subunit // Genes Dev. 2008. V. 22. P. 194–211.
Vicoso B., Bachtrog D. Progress and prospects toward our understanding of the evolution of dosage compensation // Chromosome Res. 2009. V. 17. P. 585–602.
Wutz A., Gribnau J. X inactivation Xplained // Curr. Opin. Genet. Dev. 2007. V. 17. P. 387–393.
Xu N., Tsai C.L., Lee J.T. Transient homologous chromosome pairing marks the onset of X inactivation // Science. 2006. V. 311. P. 1149–1152.
Yang F., Babak T., Shendure J. *et al*. Global survey of escape from X inactivation by RNA-sequencing in mouse // Genome Res. 2010. V. 20. P. 614–622.
Yen Z.C., Meyer I.M., Karalic S. *et al*. A cross-species comparison of X-chromosome inactivation in Eutheria // Genomics. 2007. V. 90. P. 453–463.
Yonker S.A., Meyer B.J. Recruitment of *C. elegans* dosage compensation proteins for gene-specific versus chromo-

some-wide repression // Development. 2003. V. 130. P. 6519–6532.
Zakharova I.S., Shevchenko A.I., Zakian S.M. Monoallelic gene expression in mammals // Chromosoma. 2009. V. 118. P. 279–290.
Zha X., Xia Q., Duan J. *et al*. Dosage analysis of Z chromosome genes using microarray in silkworm, *Bombyx mori* // Insect. Biochem. Mol. Biol. 2009. V. 39. P. 315–321.
Zhang W., Deng H., Bao X. *et al*. The JIL-1 histone H3S10 kinase regulates dimethyl H3K9 modifications and heterochromatic spreading in Drosophila // Development. 2006. V. 133. P. 229–235.

DOSAGE COMPENSATION: REGULATION OF SEX CHROMOSOME GENE EXPRESSION

E.V. Dementyeva

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: dementyeva@bionet.nsc.ru

Summary

Dosage compensation is observed in various taxa of organisms with heteromorphic sex chromosomes. Dosage compensation mechanisms are thought to have arisen to eliminate differences in gene dosage between sexes that appeared in the course of sex chromosome evolution. Study of this process in the sex chromosomes of *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans*, and mammals has shown that, despite the common reason of dosage compensation origin, entirely different ways were elaborated to regulate X-linked gene expression level. It has also been found that not only equal levels of X-linked gene expression between sexes but also the transcription balance between the X chromosome and autosomes is important. Detailed examination of dosage compensation mechanisms demonstrates that X-linked genes are differently involved in the dosage compensation system. A similar trend is observed in studies of dosage compensation of Z-linked genes in birds and butterflies. Current data on the dosage compensation process and mechanisms governing it are summarized.

Key words: dosage compensation, sex chromosomes, gene expression, chromatin modifications.

УДК 575.174

МИГРАЦИИ КАК ПРИЧИНА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОДНОРОДНОСТИ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ (*CLUPEA PALLASII*) ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2012 г. **В.В. Горбачев**

Федеральное научное бюджетное учреждение Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия, e-mail:genetic2@yandex.ru

Поступила в редакцию 10 января 2012 г. Принята к публикации 10 февраля 2012 г.

С применением параметров молекулярной изменчивости, рассчитанных на основании сравнения последовательностей контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК), не выявлено дифференциации между выборками нерестовой сельди из различных частей Охотского моря ($p > 0,05$). Отсутствие дифференциации может быть приписано постоянному потоку генов между стадами, причем величину потока мигрантов (N_m) возможно установить только косвенным образом. Анализ суммарной молекулярной изменчивости (global AMOVA) показал, что при объединении всех исследованных выборок или при попарном их объединении на межвыборочный компонент приходится примерно от 0,1 до 0,2 % полиморфизма при высоком уровне значимости ($p > 0,1$), что может быть расценено как следствие влияния интенсивных миграций. При оценке минимальной доли мигрантов установлено, что их количество составляет 3,6–9,5 % за год на локальность.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь, *Clupea pallasii*, Охотское море, мтДНК, контрольный регион, популяционная структура, поток генов.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанская сельдь (*Clupea pallasii*, Val. 1847) – важный промысловый вид, наряду с минтаем является одним из главных звеньев пищевых цепей в морских биоценозах (Амброз, 1930; Whitehead, 1985; Науменко, 2001). Данный широкоареальный вид совершает ежегодные нагульные и нерестовые миграции, будучи при этом достаточно массовым, и может быть использован как модельный объект для оценки динамики популяции рыб. Его внутривидовая структура достаточно детально изучена с применением классических методов ихтиологии, что позволяет проводить сравнение результатов, полученных ранее, с современными молекулярно-генетическими данными.

Проводимые до настоящего времени исследования по изучению популяционной структуры сельди Охотского моря базировались в основном на анализе морфометрических признаков и изменчивости аллозимов (Аюшин, 1951; Пискунов, 1954; Правоторова, 1963; Тюрнин, 1973; Рыбникова, 1985). Оценка полиморфизма ДНК-маркеров, хотя и позволяет более точно выявлять степень генетической дифференциации локальных группировок, но для охотоморской сельди ранее не проводилась (за исключением RAPD-маркеров) (Лапинский и др., 2008). Можно заметить, что к настоящему времени большинством исследователей принята позиция, согласно которой в акватории Охотского моря выделяют два самостоятельных стада: охотское и гижигинско-камчатское (без учета озерных локальностей) (Науменко, 2001). Ряд исследователей также высказывали мнение о самостоятельности сельди Тауйской губы (Рыбникова, 1985; Смирнов и др., 2005). В настоящее время преимущественным является подход, в соответствии с которым внутривидовая структура сельди определяется на основании отличий в размерно-возрастном составе локальной группировки. Тем не менее существует мнение, что подобные отличия, скорее, являются следствием

фоновых условий обитания и/или онтогенетической изменчивости особей, нежели признаком генетической аутентичности изучаемых популяций (Калчугин, Вдовин, 2000).

Таким образом, до настоящего времени нет единого мнения о количестве и самостоятельности локальностей сельди Охотского моря. Ранее была показана возможность применения митохондриальной ДНК (далее мтДНК), особенно ее некодирующей области (контрольный регион), для верификации популяционной структуры рыб, так как последняя способна накапливать мутации вне зависимости от селективного давления (Avise, 2000).

Цель настоящего исследования – изучение внутривидовой структуры тихоокеанской сельди Охотского моря на основании изменчивости некодирующей области мтДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили три выборки сельди, собранные в 2005–2006 гг. в период нереста (географические районы схематически указаны на рис. 1).

Тотальная ДНК выделялась из образцов мышечной ткани, которые хранились при –18 °С. Выделение и очистка ДНК, а также секвенирование контрольного региона проводились по методу Горбачева с соавт. (2011). Для ПЦР применялись следующие пары праймеров, разработанных самостоятельно:
1F- (5'-CTCCCAAAGCTAGTATTCTAA-3'),
1R- (5'-TATGCTTTGATTTAAGCTACAC-3');
2F- (5'-CACCCCTCGCAGGGCTGGTGGAAAA-3'),
2R- (5'-TGAGGGCATTCTCACGGGGCTGCGG-3').
ДНК амплифицировалась 40–50 циклов: денатурация при 94 °С – 1 мин; температура отжига для первой пары праймеров ≈ 50 °С, для второй пары ≈ 60 °С; синтез при 72 °С – 1 мин. Всего проанализирован 341 образец из трех локальностей. Последовательности, максимальная длина которых составила 1047 п.о., выравнивались по алгоритму ClustalW, реализованному в программе Mega 4.0 (Tamura *et al*., 2007). Оценка молекулярной изменчивости, гаплотипический состав выборок и попарные генетические дистанции (θ-тета) (Weir, Hill, 2002), а также проверка на применимость модели пространственной экспансии проводились с использованием программы Arlequin 3.0 (Excoffier *et al*., 2005). Тест на наличие корреляции между географическими и генетическим дистанциями (тест Мантела) рассчитывался в Statistica 6.0 с использованием ранжирования по Спирмену (Mantel, 1967). Медианные сети (графы) реконструировались в программе Network 4.5 по алгоритму (MJ) (Bandelt *et al*., 1999).

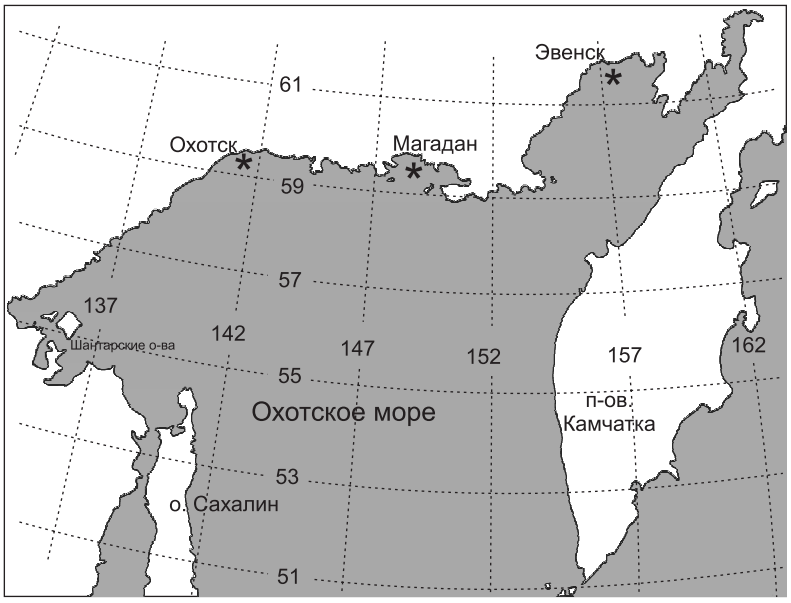


Рис. 1. Карта-схема сбора материала в акватории Охотского моря.

***** Название выборок слева направо: охотская, тауйская, гижигинско-камчатская.

Все расшифрованные последовательности были депонированы в международном банке генетических данных GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov). Присвоенные номера, а также географические координаты взятия проб и точные размеры выборок представлены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В качестве критерия дифференциации локальностей был взят θ-параметр, который является аналогом индекса фиксации по Райту F_{st} (Wright, 1951). Указанный параметр более точно оценивает генетические расстояния и их доверительный интервал, так как процедура ресемплинга в нем сопряжена с бутстреп- и джекнайф-итерациями, что делает возможным его применение даже для малых выборок (Weir, 1996). В качестве дополнительного критерия нами использовался индекс k, оценивающий соотношение численности дочерней и предковой популяций (Gaggiotti, Excoffier, 2000). В случае длительной дивергенции данное соотношение стремится к нулю, а при наличии достаточного числа одинаковых гаплотипических вариантов генетические дистанции уменьшаются, что приводит к недостоверным результатам (в том числе отрицательным). Полученные величины, а также их статистическая значимость (в скобках) приведены в табл. 2.

Все представленные в табл. 2 значения свидетельствуют об отсутствии между выборками значимой дифференциации, а некоторые из них имеют отрицательный знак. Это указывает на тот факт, что межпопуляционная составляющая генетической изменчивости намного больше, чем внутрипопуляционная. Причина подобного неоднократно объяснялась и, наряду с математическим смещением, может быть связана с более высоким уровнем генетического родства между разными выборками, нежели внутри них самих (Weir, 1996). Данные утверждения также справедливы и для второго параметра (k) в связи с большей генетической дистанцией между гаплотипами, входящими в одну выборку, нежели среднее генетическое расстояние между гаплотипами из разных выборок (Gaggiotti, Excoffier, 2000). Подобное может являться следствием постоянного обмена генами между локалитетами.

В защиту данного предположения можно привести еще несколько параметров молекулярной изменчивости, также свидетельствующих о постоянных миграционных процессах (табл. 3). Применение указанных параметров объясня-

Таблица 1

Названия, размер выборок, координаты взятия проб и реквизиты, присвоенные последовательностям

Локальность	N	Координаты сбора, год сбора	Номера в GenBank
Охотская	71	59º 19′ N 143º 24′ E (2005)	GU067331–GU067400
Тауйская	123	59º 35′ N 150º 04′ E 59º 33′ N 151º 15′ E (2005–2006)	GU066939–GU066992 GU067262–GU067330
Гижигинско-камчатская	160	61º 50′ N 159º 22′ E (2005–2006)	GU066993–GU067151

Таблица 2

Значение тестов на генетическую дифференциацию между исследованными выборками

Выборки	Тауйская	Гижигинско-камчатская	Охотская
Тауйская	–	0,75 (0,47)	–415,9 (0,99)
Гижигинско-камчатская	–0,0018 (0,6)	–	–1341,2 (0,99)
Охотская	–0,0013 (0,4)	–0,0005 (0,4)	–

Примечание. θ – параметр представлен под диагональю, k – над диагональю. В скобках указана статистическая значимость.

Таблица 3

Основные характеристики молекулярной изменчивости изученных выборок

Выборка	Молекулярные параметры						
	Tajima's D	Fu's Fs	π	θ_s	θ_k	H_{div}	P_{SSD}
Охотская	–0,92	–25,4**	5,3 ± 2,8	6,2 ± 1,2	42,3	0,96	0,46
Тауйская	–1,26*	–25,5**	6,1 ± 3,2	7,98 ± 2,1	53,0	0,95	0,36
Гижигинско-камчатская	–1,54*	–25,3**	6,01 ± 3	9,55 ± 2,4	70,7	0,96	0,82

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$. Tajima's D – значение теста Тадзимы на нейтральность (Tajima, 1989a), Fu's Fs – значение теста Фу на нейтральность (Fu, 1997), π – среднее нуклеотидное разнообразие, θ_s – оценка числа сайтов, содержащих единичные мутации, θ_k – соотношение числа аллелей к размеру выборки, H_{div} – гаплотипическое разнообразие, P_{SSD} – проверка выполнимости нулевой гипотезы о пространственной экспансии (миграции).

ется общепринятым мнением об их связи с демографическими процессами, протекающими в популяциях (Avise, 2000).

Как видно из табл. 3 (2-й и 3-й столбцы), только одно значение теста на нейтральность отклонилось от нулевой гипотезы. Общепризнанным является факт отклонения значений данных тестов в случае увеличения численности популяции, вида или их периодической флуктуации (Aris-Brosou, Excoffier, 1996). Однако существуют данные, свидетельствующие о том, что тесты на нейтральность могут отклоняться от нулевой гипотезы и при постоянном потоке генов между локальностями (при N_m более 5 % особей на поколение) (Ray *et al*., 2003) с одновременной тенденцией к уменьшению вариансы (усреднению значений) параметра среднего нуклеотидного разнообразия (π) внутри локальностей. Подобная тенденция представлена в табл. 3 (колонка 4). Указанные результаты подтверждаются также и примерно сопоставимыми значениями гаплотипического разнообразия (H_{div}) для всех выборок, и высоким уровнем значимости ($p > 0,05$) при проверке выполнимости модели пространственной экспансии (табл. 3 колонки 7 и 8 соответственно). Графы попарных нуклеотидных сравнений во всех трех выборках также имеют сходную кривизну (рис. 2), что свидетельствует о постоянно протекающих в них сходных популяционных процессах.

На данном графе результаты не имеют унимодального распределения, однако само по себе это не может служить дифференцирующим критерием. Как известно, полимодальный характер распределения может являться следствием не только демографической константности популяции, но и наличия горячих (мутабельных) сайтов в маркере (Schneider, Excoffier, 1999). Из приведенных в табл. 3 параметров оставшийся θ_s зависит от среднего гармонического и указывает на вероятность появления сайтов, содержащих единичные мутации. Другая характеристика θ_k оценивает соотношение числа аллелей к размеру выборки и также может быть использована для описания локальностей. Из табл. 3 (колонки 5 и 6) можно увидеть сходную тенденцию к возрастанию значений двух перечисленных молекулярно-генетических характеристик от охотского до гижигинско-камчатского стад, причину подобного назвать трудно. Однако известно, что при прочих равных условиях для указанных индексов справедлива зависимость $M = 2N_e\mu$, где M – молекулярное разнообразие, N_e – эффективная численность, μ – скорость мутации (Tajima, 1989a). Можно предположить, что подобное распределение их значений обус-

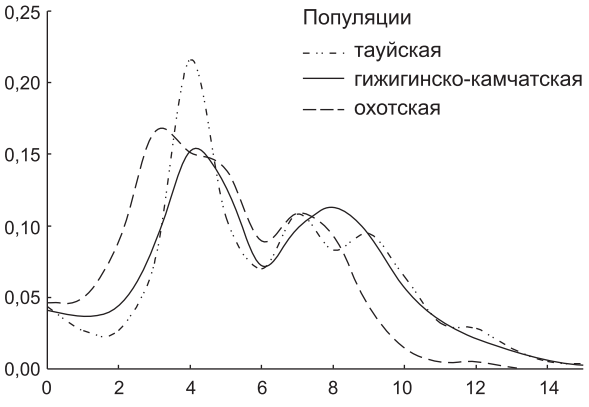


Рис. 2. Граф попарных нуклеотидных сравнений.

На оси абсцисс – число замен при попарном сравнении, на оси ординат – вероятность в долях. Проверка применимости модели приведена в табл. 3 (крайняя правая колонка).

ловлено эффективной численностью популяций. Однако такое объяснение весьма обескураживает, так как подобные результаты противоречат ихтиологическим представлениям о размерах существующих группировок. В частности, в современной ихтиологической практике считается, что наибольшим является именно охотское стадо (Науменко, 2001). Отметим, что в целом значения тестов на нейтральность и индексов молекулярной изменчивости не противоречат высказанному выше мнению о потоке генов между исследованными локальностями. Напротив, выявленный градиент молекулярной изменчивости при продвижении с запада на северо-восток Охотского моря может являться прямым следствием данного популяционного процесса, хотя мы и не исключаем влияния размера выборки. Все вышесказанное позволяет считать рассмотренные локальности единой популяцией.

Данное предположение подтверждается анализом суммарной молекулярной изменчивости (global AMOVA) и тем фактом, что при объединении всех трех выборок и/или при попарном их объединении на межвыборочный компонент приходится лишь от 0,1 до 0,2 % всей молекулярной изменчивости при высоком уровне значимости нулевой гипотезы ($p = 0{,}3$). По всей видимости, столь низкие значения также возможно объяснить процессами, препятствующими накоплению молекулярной изменчивости внутри локальностей (поток генов). Подобное утверждение должно согласовываться с высоким уровнем мигрантов, однако отрицательные генетические дистанции (F_{st}) не позволяют рассчитать их количество по методике, предложенной ранее (Slatkin, 1995). Тем не менее возможно произвести приблизительные расчеты косвенным способом. Для этого необходимо оценить процент частых гаплотипов во всех трех выборках. Всего было выявлено 10 гаплотипических вариантов, встречаемых примерно с одинаковой частотой в трех исследованных локальностях. Процент общих гаплотипов в выборках и соотношение между гаплотипическими линиями указаны на рис. 3 и 4 соответственно.

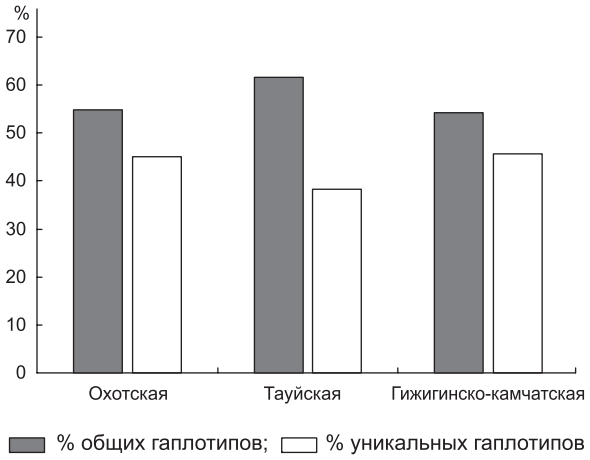


Рис. 3. Встречаемость в выборках общих и уникальных гаплотипов, %.

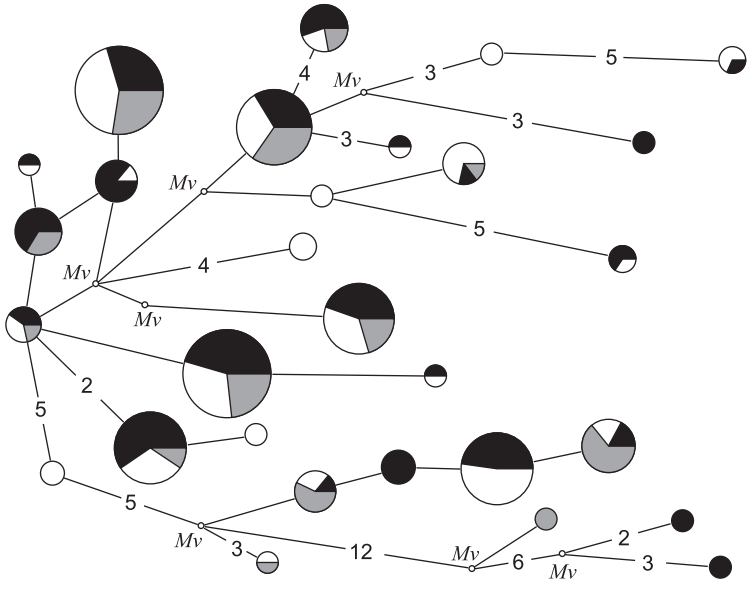


Рис. 4. Медианная сеть гаплотипических вариантов (митохондриальных линий).

Секторами отделены доли гаплотипов в выборках (гижигинско-камчатская – черный, тауйская – белый, охотская – серый). Цифры, указанные на ребрах, – количество мутаций. *Mv* – медианные векторы (гипотетические варианты, отсутствующие в выборке, но необходимые для реализации принципа экономии).

При построении медианной сети все единичные варианты были удалены, поскольку вносили филогенетический шум и не могли быть использованы для анализа. Если оценить процентное соотношение частых гаплотипов в выборках (рис. 3), в среднем оно составляет 57 % (от 54 до 61) от общего объема проанализированных образцов. По данным исследований численности сельди в прошлом веке, северо-охотоморские локальности испытывали сильную депрессию (1970-е гг. до начала 1990-х) с введением запрета на лов в течение 6 лет для охотского и 16 лет для гижигинско-камчатского стад (Науменко, 2001). Если предположить, что восстановление численности сельди происходило за счет естественной прибыли (флуктуации численности), без влияния миграций, то, можно ожидать, что в разных частях акватории частоты гаплотипов различались бы между собой. Однако наши данные свидетельствуют об обратном (рис. 4). Известно также, что при прохождении через «горлышко бутылки» разнообразие популяции резко падает (Tajima, 1989b). А так как частоты основных гаплотипических вариантов в целом для всех трех выборок сопоставимы, резонно предполагать, что основным фактором восстановления численности являлся именно поток генов.

Если принять, что чуть больше половины численности популяции восстановилось за счет мигрантов и что срок восстановления в среднем 11 лет, то количество мигрантов за год должно быть сопоставимо с 5 % (от 3,6 до 9,5 % на разные годы и локалитеты). Можно отметить, что ранее проводимые исследования по мечению сельди у берегов северо-западного Сахалина показали возможность ее миграций в отдаленные акватории Охотского моря (Андреев, 1968). Всего удалось выловить чуть более 1,9 % меченых рыб (из которых чуть менее половины выловлены в акваториях, географически удаленных от места мечения). Была установлена возможность миграций рыб от берегов острова до Тауйской губы, южной оконечности полуострова Камчатка и в Японское море всего за один год. Полученные результаты согласуются с многолетними исследованиями по мечению сельди, проводимыми в Британской Колумбии (северная Америка) в течение 44 лет (Hey *et al*., 2001). В ходе исследования удалось выловить в среднем чуть более 2,5 % меченых рыб (данное значение варьировало в разные годы от 0 до 16 %). При этом было установлено, что мигранты могут преодолевать до нескольких сотен километров за год (максимальные расстояния были сопоставимы с 1000 км). Примерно от 10 до 20 % помеченных рыб (из разных локальностей) могли встречаться в иных географических районах. С учетом литературных данных и того факта, что тихоокеанская сельдь совершает ежегодные нагульные (в мористую часть акватории) и нерестовые миграции (к берегу), произведенная нами оценка величины потока генов для охотоморской сельди представляется весьма правдоподобной.

Для проверки тезиса о связи между генетическими и географическими дистанциями был применен тест Мантела, указывающий на отсутствие значимой корреляции между матрицами их значений (p = 0,88). Более того, отрицательный аргумент корреляции (r = –0,17) свидетельствует о непропорциональном увеличении географических дистанций по сравнению с генетическими (обратная зависимость).

Исходя из изложенного можно заключить, что выделяемые в настоящее время в Охотском море стада тихоокеанской сельди на основании данных об изменчивости контрольного региона мтДНК представляются лишь локальными структурами единственной популяции, поскольку их дифференциацию нам доказать не удалось. Мы полагаем, что основной причиной, нивелирующей внутривидовую структуру сельди в Охотском море, является поток генов (обмен мигрантами).

Автор выражает благодарность А.А. Смирнову за помощь в сборе материала, а также А.Г. Лапинскому и рецензенту «Вавиловского журнала генетики и селекции» за ценные замечания к рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Амброз А.И. Характеристика уловов сельди в заливе Де-Кастри за 1929 год // Рыбное хозяйство Дальнего Востока. 1930. № 7/8. С. 38–43.

Андреев В.Л. Результаты мечения сельди в заливе Ныйво (северо-восточный Сахалин) в 1963 году // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 65. С. 257–258.

Аюшин Б.И. Некоторые данные о нагульной сельди се-

верной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 35. С. 81–86.

Горбачев В.В., Соловенчук Л.Л., Черноиванова Л.А. Внутривидовая структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 (Clupeidae: Clupeiformes) Японского и южной части Охотского морей по данным об изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК // Биология моря. 2011. Т. 37. № 6. С. 472–476.

Калчугин П.В., Вдовин А.Н. Некоторые аспекты внутривидовой дифференциации тихоокеанской сельди (*Clupea pallasi*) в водах Приморья // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 166–170.

Лапинский А.Г., Смирнов А.А., Горбачев В.В., Соловенчук Л.Л. Генетическая дифференциация североохотоморской группировки тихоокеанской сельди *Clupea pallasi* Valenciennes, 1847 (Clupeidae; Clupeiformes), по данным RAPD // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 1 (33). С. 128–137.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. 330 с.

Пискунов И.А. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 39. С. 59–72.

Правоторова Е.П. О районах нагула гижигинско-камчатского стада сельди // Рыбное хозяйство. 1963. № 12. С. 14–17.

Рыбникова И.Г. Популяционно-генетическая структура сельдей Охотского моря // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Известия ТИНРО, 1985. С. 57–62.

Смирнов А.А., Марченко С.Л., Кащенко Е.В. Оценка популяционного статуса сельди Тауйской губы Охотского моря по результатам морфометрического анализа 2001–2002 гг. // Тез. докл. VI науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2005. С. 253–255.

Тюрнин Б.В. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 86. С. 12–21.

Aris-Brosou S., Excoffier L. The impact of population expansion and mutation rate heterogeneity on DNA sequence polymorphism // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. P. 494–504.

Avise J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. 2000. 447 p.

Bandelt H., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.

Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. 2005. V. 1. P. 47–50.

Fu Y. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and backgroud selection // Genetics. 1997. V. 147. P. 915–925.

Gaggiotti O., Excoffier L. A simple method of removing the effect of a bottleneck and unequal population sizes on pairwise genetic distances // Proc. of the Royal Soc. London. 2000. V. 267. P. 81–87.

Hay D.E., McCarter P.B., Daniel K.S. Tagging of Pacific herring *Clupea pallasi* from 1936–1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying // Can. J. Fisheries Aquat. Sci. 2001. V. 58. P. 1356–1370.

Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Res. 1967. V. 27. 209–220.

Ray N., Currat M., Excoffier L. Intra – deme molecular diversity in spatially expanding populations // Mol. Biol. Evol. 2003. V. 20 (1). P. 76–86.

Slatkin M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // Genetics. 1995. V. 139. P. 457–462.

Schneider S., Excoffier L. Estimation of demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA // Genetics. 1999. No. 152. P. 1079–1089.

Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. 1989a. V. 122. P. 585–595.

Tajima F. The effect of change in population size on DNA polymorphism // Genetics 1989b. V. 123. P. 597–601.

Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Mol. Biol. Evol. 2007. V. 24. P. 1596–1599.

Weir B.S. Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data. Sinauer Assoc., Inc., Sunderland, MA, USA. 1996. 376 p.

Weir B.S., Hill W.G. Estimating F – statistics // Ann. Rev Genet. 2002. V. 36. P. 721–750.

Wright S. The genetical structure of population // Ann. Eugen. 1951. V. 15. P. 323–354.

Whitehead P. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An Annotated and Illustrated Catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-herrings. 1985. V. 125/7(1). 303 p.

MIGRATIONS AS A CAUSE OF GENETIC HOMOGENEITY IN PACIFIC HERRING (*CLUPEA PALLASII*) FROM THE SEA OF OKHOTSK

V.V. Gorbachev

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia, e-mail: genetic2@yandex.ru

Summary

Analysis of the molecular variability of mitochondrial DNA (mtDNA) control region sequences has shown no differentiation between samples of spawning herring from various parts of the Okhotsk Sea ($p > 0,05$). The lack of differentiation may be attributed to a constant gene flow between schools, while the proportion of migrants (N_m) can be calculated only indirectly. Global AMOVA for sample pairs or bulked samples shows that the intersample component comprises about 0,1–0,2 % of the total polymorphism ($p > 0,1$). This fact is considered to be a consequence of intense migration. The minimum portion of migrants for a locality per year varies within 3,6–9,5 %.

Key words: Pacific herring, *Clupea pallasii*, the Sea of Okhotsk, mtDNA control region, population structure, gene flow.

УДК 633.353; 581.16

СЕЛЕКЦИЯ БОБОВ (*VICIA FABA* L.) НА ПОВЫШЕНИЕ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

© 2012 г. **Ю.Н. Куркина**

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, Россия, e-mail: kurkina@bsu.edu.ru

Поступила в редакцию 12 января 2012 г. Принята к публикации 10 апреля 2012 г.

Репродуктивное усилие растений оценивали для 200 коллекционных образцов бобов. Выявлено, что показатель репродуктивного усилия по числу плодов варьировал по коллекции от 2,3 до 13,8 %, по числу семян – от 6,4 до 32,6 %. Деление всей коллекции на 5 кластеров по совокупности показателей репродуктивного усилия и семенной продуктивности позволило определить группу образцов бобов с максимальными значениями этих признаков, которые могут представлять интерес для селекции на повышение продуктивности семян. Были выделены представляющие интерес в селекции формы бобов, у которых максимальное репродуктивное усилие реализовалось в наибольшую продуктивность семян.

Ключевые слова: бобы, семенная продуктивность, репродуктивное усилие, кластерный анализ.

Вопросам семенной продуктивности растений и методике ее определения посвящена обширная литература (Работнов, 1945; Вайнагий, 1974; Левина, 1981; Злобин, 2000). Семенная продуктивность – это плодовитость отдельной особи или даже генеративного побега. Урожай семян – это количество или масса семян на единицу площади (Методические указания …, 1980). Начало широкому применению понятия «семенная продуктивность растений» положили исследования Т.А. Работнова (1945), в которых много внимания уделялось методике определения плодовитости растений, введено понятие о средней семенной продуктивности, т. е. среднем числе семян на особь, что может служить показателем продуктивности особи.

Позже было предложено деление семенной продуктивности на две категории: потенциальную и реальную (фактическую) семенную продуктивность (Вайнагий, 1974). Потенциальной семенной продуктивностью называют максимально возможное количество семян, которое способны производить растение, популяция или фитоценоз за определенный промежуток времени при условии, что все заложенные в цветках семязачатки смогут сформировать зрелые семена. Реальная семенная продуктивность – это количество нормально развитых семян на единицу учета (Методические указания …, 1980).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования явилась коллекция кормовых и овощных бобов, представленная селекционными и местными формами из 29 стран, сортообразцами, отобранными из оригинальных сортов, и гибридами, полученными методом поликросса: 104 сорта бобов, 51 местная и 20 отобранных форм, 25 поликросс-гибридов.

Основными методами исследований служили лабораторно-полевые опыты. Полевые испытания проводились на протяжении трех вегетационных периодов (2006–2008 гг.) на базе ботанического сада Белгородского госуниверситета. Посев проводился вручную рядовым способом с шириной междурядий 45 см. Площадь учетной делянки – 3,6 м^2 при трехкратной повторности. Предшественником был черный пар. Закладку опыта проводили по методике Б.А. Доспехова (1985). Комплекс полевых агротехнических мероприятий проводили вручную в соответствии с требованиями зональной агро-

техники. Уход за посевами включал послепосевную борьбу с коркой, междурядную обработку по мере засорения посевов. На структурный анализ брали по 12 растений с делянки.

Репродукция – это процесс формирования структур, обеспечивающих размножение. Ю.А. Злобин (1989) подразделяет репродуктивный цикл на 8 основных этапов: органогенез цветка, цветение, опыление и оплодотворение, формирование плодов и семян, диссеминацию, покой семян, прорастание семян, формирование проростков и всходов.

Репродуктивное усилие – это доля от общей фитомассы растения, приходящаяся на репродуктивные органы, являющаяся видовым признаком (но известны изменения по эколого-ценотическим градиентам). Существует несколько способов определения репродуктивного усилия: по фитомассе всей совокупности репродуктивных структур, по фитомассе семян, по фитомассе цветков, по числу семян или плодов. Для бобов в 2006–2008 гг. была проведена оценка репродуктивного усилия (РУ) по числу плодов и семян.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Связь этапов репродукции и элементов семенной продуктивности представлена в табл. 1.

Размер репродуктивного усилия имеет решающее значение для культурных растений, у которых повышение урожайности происходит за счет возрастания оттока органических веществ в плоды и семена и поэтому является основной целью селекции (Злобин, 2000). Показатель РУ по числу плодов варьировал по коллекции от 2,3 % у К-2046 (Россия) до 13,8 % у отобранных образцов из сорта Fribo (Германия). РУ по числу семян изменялось от 6,4 % у образцов, отобранных из детерминантного сорта Topless, до 32,6 % у отбора из сорта Севериновские (Киев, Украина). Деление всей коллекции на кластеры по совокупности показателей репродуктивного усилия и семенной продуктивности представлено на рис. 1. Средние данные по кластерам приведены в табл. 2.

У образцов 1-го кластера средние показатели семенной продуктивности и репродуктивного усилия максимальны. Представители данного кластера, а это отобранные формы из сортов Хмельницкие, Хоростовские и Ровенские (Украина), Skladia (Франция), а также формы Белоцветковая (Германия), К-1456, Белгородские (Россия), К-1797 (Англия), К-1418 (Югославия), К-1731, К-1767, К-1813 (Украина), и сорта Kristall (Чехия), Lippoi (Венгрия), Bonus (Польша), Хомутецкие (Украина), могут представлять интерес для селекции на повышение продуктивности семян. У растений из других кластеров при сопоставимых с предыдущим значениях репродуктивного усилия семенная продуктивность ниже в несколько раз.

Таблица 1

Соответствие элементов семенной продуктивности этапам репродукции

Этап репродукции	Элементы семенной продуктивности
Фаза бутонизации	Число бутонов
Фаза цветения	Количество репродуктивной фитомассы; число цветков; репродуктивное усилие; число семязачатков
Опыление и оплодотворение	Фертильность пыльцы; количество пыльцы на рыльце; число оплодотворенных семязачатков
Фаза семяобразования	Количество репродуктивной фитомассы диаспор; число плодов и семян; всхожесть и жизнеспособность семян; гетероспермия
Фаза дисперсии семян	Количество семян, вступающих в дисперсию
Покой семян	Глубина покоя семян
Фаза прорастания семян	Число семян, сохранившихся к началу прорастания; число семян, давших всходы
Всходы и проростки	Количество всходов и проростков

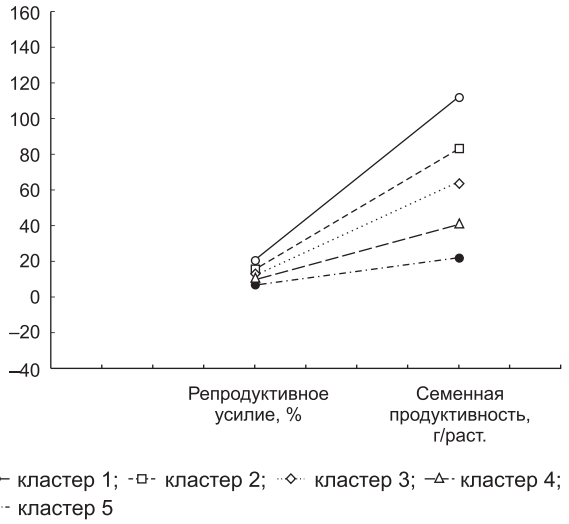


Рис. 1. Группировка образцов коллекции бобов по совокупности показателей репродуктивного усилия и семенной продуктивности (2006–2008 гг.).

При проведении группировки образцов коллекции отдельно по репродуктивному усилию растений и семенной продуктивности выделили формы бобов, у которых максимальное репродуктивное усилие реализовалось в наибольшую продуктивность семян. Это всего 5 образцов коллекции: отобранные формы из сортов Хоростовские (Украина) и Skladia (Франция), формы Белгородские (Россия), К-1456 (Дагестан) и К-1797 (Англия). Эти коллекционные образцы являются высокопродуктивными, максимально реализующими репродуктивное усилие в продуктивность семян и представляют интерес не только в селекции как доноры данного признака, но и в хозяйствах.

Знание особенностей вегетационного периода позволяет более полно использовать потенциальные возможности культурных растений в конкретных почвенно-климатических условиях (Вавилов, 1966). Изучение 200 сортообразцов бобов показало, что продолжительность вегетационного периода у них составляет 89–116 дней, коэффициент вариации этого признака не превышает 4,2 %. Следовательно, данный исходный материал является сравнительно выровненным по признаку «продолжительность вегетационного периода».

Средняя продолжительность вегетационного периода коллекционных образцов бобов составила: у самых раннеспелых – 88,6 дней и более поздних – 98,0 дней. Наиболее скороспелыми (88,6–98,0 дней) оказались: образцы Семейные, Белгородские, № 132 (Белгородская область) – отобранная форма из сорта «Русские черные», и форма К-1456 (Дагестан), а также сорт Батром (Украина). Их вегетационный период был короче среднего в опыте на 8 дней. Продолжительность вегетационного периода менее 100 дней отмечена у сортов Хоростовские (Украина), Felissa (Германия), Эр-бань-цин-ху-доу (Китай) и формы К-1559 (Индия).

Таблица 2

Группировка коллекционных образцов бобов по показателям репродуктивного усилия и семенной продуктивности (2006–2008 гг.)

Группировка по показателю	Кластер									
	1		2		3		4		5	
	x	σ	x	σ	x	σ	x	σ	x	σ
Репродуктивное усилие, %	20,9	3,4	15,8	3,6	12,8	2,5	11,0	2,4	6,9	1,9
Семенная продуктивность, г/раст.	112,3	17,7	83,5	6,8	63,9	5,4	45,1	5,6	22,5	5,7
Число образцов	24		51		63		47		15	
Репродуктивное усилие, %	23,8	1,7	17,8	1,2	14,1	0,8	11,2	0,8	7,7	1,3
Число образцов	15		38		55		60		32	
Семенная продуктивность, г/раст.	128,3	18,5	94,0	6,5	72,7	5,5	54,5	5,8	33,0	9,2
Число образцов	8		39		60		59		34	

Примечание. x – среднее арифметическое, σ – среднее квадратическое отклонение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ходе исследований были выявлены образцы бобов, представляющие интерес для селекции на повышение продуктивности семян, с максимальными значениями семенной продуктивности и репродуктивного усилия: это отборы из сортов Хмельницкие, Хоростовские и Ровенские (Украина), Skladia (Франция), формы Белоцветковая (Германия), К-1456, Белгородские (Россия), К-1797 (Англия), К-1418 (Югославия), К-1731, К-1767, К-1813 (Украина) и сорта Kristall (Чехия), Lippoi (Венгрия), Bonus (Польша), Хомутецкие (Украина). Наиболее перспективными являются отборы из сортов Хоростовские (Украина) и Skladia (Франция), формы Белгородские (Россия), К-1456 (Дагестан) и К-1797 (Англия), у которых максимальное репродуктивное усилие реализовалось в наибольшую продуктивность семян.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н.И. Избранные сочинения. Генетика и селекция. М.: Колос, 1966. 559 с.

Вайнагий В.И. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журнал. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

Злобин Ю.А. Репродукция у цветковых растений: уровень особей и уровень популяций // Биол. науки. 1989. № 7. С. 77–89.

Злобин Ю.А. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 260–262.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов / Отв. ред. акад. Н.В. Цицин. М.: Наука, 1980. 64 с.

Работнов Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа // Ботан. журнал. 1945. Т. 30. № 4. С. 167–177.

BREEDING OF BROAD BEAN FOR SEED YIELD

Yu.N. Kurkina

National Research University Belgorod State University, Belgorod, Russia,
e-mail: kurkina@bsu.edu.ru

Summary

Reproductive effort was estimated in 200 broad bean accessions. The number of pods varied from 2,3 to 13,8 %, and the number of seeds, from 6.4 to 32,6 %. Division of the whole collection into 5 clusters according to several indices of reproductive effort and seed efficiency revealed a group of accessions with maximum values of these indices, which may be of interest for breeding for seed production. Accessions in which the maximum reproductive effort was mediated by the greatest seed production were found.

Key words: broad beans, seed production, reproductive effort, cluster analysis.

УДК 633.18:631.52

ПОВЫШЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ МЕЖПОДВИДОВЫХ ГИБРИДОВ РИСА

© 2012 г. **Ю.К. Гончарова, Е.М. Харитонов**

Государственное научное учреждение Всероссийский институт риса Россельхозакадемии, Краснодар, пос. Белозерный, Россия, e-mail: serggontchar@mail.ru

Поступила в редакцию 28 марта 2012 г. Принята к публикации 23 апреля 2012 г.

Гетерозисные гибриды по продуктивности превосходят сорта традиционной селекции на 30–40 %, кроме того, они часто более адаптированы к биотическим и абиотическим стрессам, и их урожайность более стабильна. Обсуждаются вопросы возможности получения фертильных межподвидовых гибридов риса japonica и indica, локализация генов широкой совместимости (WC) в геноме риса, возможность использования молекулярных маркеров для интрогрессии генов WC в российские сорта риса. Отмечено отсутствие локусов, определяющих высокую озерненность, в изучаемых сортах отечественной селекции, по результатам оценки озерненности гибридов.

Ключевые слова: рис, гетерозис, гибриды, гены широкой совместимости, подвиды риса индийский и японский.

Повысить урожайность риса на данном этапе методами традиционной селекции не представляется возможным, так как во всем мире отмечено снижение эффективности селекционной работы. Потенциал продуктивности новых сортов, несмотря на увеличение устойчивости к стрессам и повышение качества, остается на уровне сортов, созданных еще в 1960-е гг. Только использование гетерозисного эффекта дает возможность радикально, более чем на 50 %, поднять продуктивность. На территории Российской Федерации в основном используются сорта риса подвида japonica. Изучение с помощью различных методов показало их близкородственное происхождение (Апрод, Колесников, 1971). Низкая генетическая гетерогенность сортов подвида japonica приводит к незначительному гетерозису при их гибридизации (Goncharova, Goncharov, 2003). Во многих работах показано снижение гетерозисного эффекта в ряду гибридов: japonica/indica, indica/indica, japonica/japonica (Yuan, 1987). Так, по сухой массе побегов гетерозис достигает 100 % у гибридов japonica/indica, не превышает 70 % и 50 % у гибридов indica/indica, japonica/japonica соответственно (Wang *et al*., 1992). Количество колосков на растение у межподвидовых гибридов может достигать 3200, а у внутривидовых – только 2200 (indica/indica) и 1800 (japonica/japonica). Однако на пути внедрения межподвидовых гибридов риса в производство стоит серьезная проблема: низкая озерненность. Количество выполненных колосков межподвидовых гибридов не превышает 40 %, у внутривидовых она значительно выше – до 90 % indica /indica и до 92 % japonica/japonica (Zhang, Lu, 1996; Zhang *et al*., 1996).

Вследствие высокой пустозерности межподвидовые гибриды риса до сих пор промышленно не производятся. Также не получили значительного распространения гибриды подвида japonica (посевные площади гибридов подвида не превышают 5 %) из-за незначительного гетерозисного эффекта и распространения их часто в областях с неблагоприятными погодными условиями в период цветения, что затрудняет их семеноводство (Гончаров, Гончарова, 1991). В то же время посевные площади под гибридами индийского подвида в Китае в 4 раза больше по сравнению с площадями, занимаемыми сортами того же подвида (Zhao *et al*., 1999).

Использовать сверхвысокий гетерозис межподвидовых гибридов все же можно, если использовать гены широкой совместимости (WC),

которые обеспечивают озерненность гибридов даже при межподвидовой гибридизации более 70 %. Подвид japonica несет аллель $S5^J$, indica – $S5^i$, образцы с геном широкой совместимости – аллель $S5^n$. (Ikehashi, Araki, 1984). Гетерозиготные формы $S5^J/S5^i$ стерильны, образцы, несущие гены широкой совместимости фертильны ($S5^J/S5^n$; $S5^i/S5^n$) (Ikehashi, Araki, 1984). Внедрение генов широкой совместимости в формы с высокой комбинационной способностью позволит получить фертильные межподвидовые гибриды с величиной гетерозиса до 100 % (Ikehashi, Araki, 1986; Ikehashi, Wan, 1995; Chen *et al*., 2008). Кроме того, межподвидовая гибридизация позволит расширить норму реакции создаваемого образца за счет использования генетического потенциала обоих подвидов и, следовательно, обеспечит большую стабильность получаемых урожаев риса, что важно в свете влияния изменяющихся климатических условий. Создание сортов на основе генотипа таких гибридов позволит получить новое поколение гибридов риса с более высокой урожайностью и устойчивостью к стрессам (лучшей устойчивостью к пирикуляриозу, высоким и низким температурам, засухе, засолению, затоплению и др.), с большей эффективностью использования минерального питания. Также попутно решается проблема повышения содержания амилозы (содержание ее выше 25 % обеспечивает получение «рассыпчатых» блюд). У сортов отечественной селекции ее содержание 16–20 %, у сортов подвида indica, которые планируется вовлечь в гибридизацию, ее содержание 22–27 % (Ляховкин, 1980, 1987; Гончарова и др., 2011).

Однако первый опыт создания линий с широкой совместимостью показал наличие многих определяющих ее локусов, большинство линий, выделенных как доноры признака, несут несколько генов, снижающих стерильность гибридов. Уже локализовано более 30 (*S1-S34*) генов, определяющих широкую совместимость и гибридную стерильность. Исследования показали, что данные локусы не восстанавливают фертильность при межвидовой гибридизации *O. glaberrima*/*O. sativa* (Гончарова, Гончаров, 2001; Heuer, Mizan, 2003).

Пыльцевая и колосковая фертильность определяются разными генами. Локус *S5n* является определяющим в формировании признака и отвечает за фертильность женских гамет (Wang, 2006). Однако наличие только одного гена *S5n* ведет к частичной стерильности гибрида. Минорными эффектами на колосковую фертильность гибридов характеризуются локусы *S-7*, *S-8* и *S-9*, идентифицированные Икехаши и Ван в 1996 г. (Ikehashi, Wan, 1996), в 1997–2000 гг. были локализованы другие гены, влияющие на озерненность межподвидовых гибридов риса также в 1, 2, 3, 8, 11 и 12 хромосомах (Zhang *et al*., 1998; Qiu *et al*., 2005; Taneichi *et al*., 2005). Была отмечена связь локуса *S5n* с таким морфологическим маркером, как фиолетовый апикулюс, что позволяет в какой-то мере контролировать включение гена в генотип последующих поколений при беккроссировании. Расстояние между данными локусами 14,6 сМ, физическое расстояние между генами – 500 т.п.о. (Zhang *et al*., 1998).

Ген *S5n* был картирован на 6-й хромосоме между маркерами RM 253 и RM 2249, расстояние между маркерами 2,2 сМ. В аналогичном исследовании он был локализован с интервалом в 1,6 сМ от маркера WFPM3 и 0,8 сМ от маркера WFPR1, физическое расстояние между маркерами – 70 т.п.о. (Qing *et al*., 1998). Позднее расстояние между маркерами было сокращено до 50 т.п.о., где ген *S5n* был локализован между маркерами J13 и J17 (ближайшие SSR-маркеры RM 27 – RM 5754) и, наконец, до 40 т.п.о. с использованием популяции изогенных линий 549 растений и 8000 растений гибридов первого поколения между этими линиями. Генетический анализ этого фрагмента показал наличие 5 открытых рамок считывания (Qiu *et al*., 2005; Qing *et al*., 2005). Этот регион можно назвать горячей точкой рекомбинации, так как частота рекомбинации между маркерами достаточно высокая, что говорит о том, что он вносит вклад в быструю эволюцию и создание репродуктивного барьера у представителей вида *Oryza sativa*.

Первоначально символом *S* обозначали только гены, определяющие гибридную стерильность, обусловленную обортацией женских гамет при межподвидовой гибридизации, но в более поздних работах данным символом стали обозначать и гены, обусловливающие мужскую стерильность, которую определяли по изменению соотношения гамет в потомстве (Liu *et al*., 1992; Wang *et al*., 2005).

Локус *S5* в генетическом плане наиболее изучен, но в последнее время появилось много работ, посвященных локализации минорных генов широкой совместимости. Так, в том же регионе, что и *S5*, между маркерами RM 253 и RM 276 локализован ген *f6*, вызывающий абортацию пыльцы. Ген *S31*, локализованный на 5-й хромосоме и ограниченный маркерами RM 5579 и RM 13 (ближайший маркер RM 2488) на участке 54 т.п.о., вызывает частичную абортацию женских гамет на стадии митоза мегаспоры. На 5-й же хромосоме локализован другой ген *f5*, вызывающий абортацию мужских гамет между маркерами RM 413 и RM 122 (Zhao *et al*., 2007). Другой ген, определяющий широкую совместимость, *S9*, локализован на хромосоме 4 между маркерами RM 5586 (RM 1359, RM 1155) и RM 5749 (Danting *et al*., 2007). Ген *S 32 t* локализован на хромосоме 2 и ограничен маркерами RM 12475 (ближайшие маркеры RM 12476, RM 279, RM 7581) и RM 236 (RM 211) на участке 64 т.п.о. 1,9 сМ между маркерами, вызывает частичную абортацию женских гамет на стадии митоза мегаспоры (Li, 2009). Ген *S20n*(*t*), локализованный на хромосоме 1 и ограниченный маркерами RM 581 (RM 8083) и RM292 (RM 8046) на расстоянии 0,2 сМ и 1,5 сМ соответственно, вызывает частичную абортацию женских гамет на стадии митоза мегаспоры (Wen *et al*., 2007). Ген *S33* локализован на хромосоме 3 и ограничен маркерами RM 15621 (RM 5626, RM 3513, RM 5488, RM 8208) и RM 15627 (RM 3350, RM 7097, RM 8277, RM 1350), расстояние между ближайшими маркерами 86 т.п.о.,

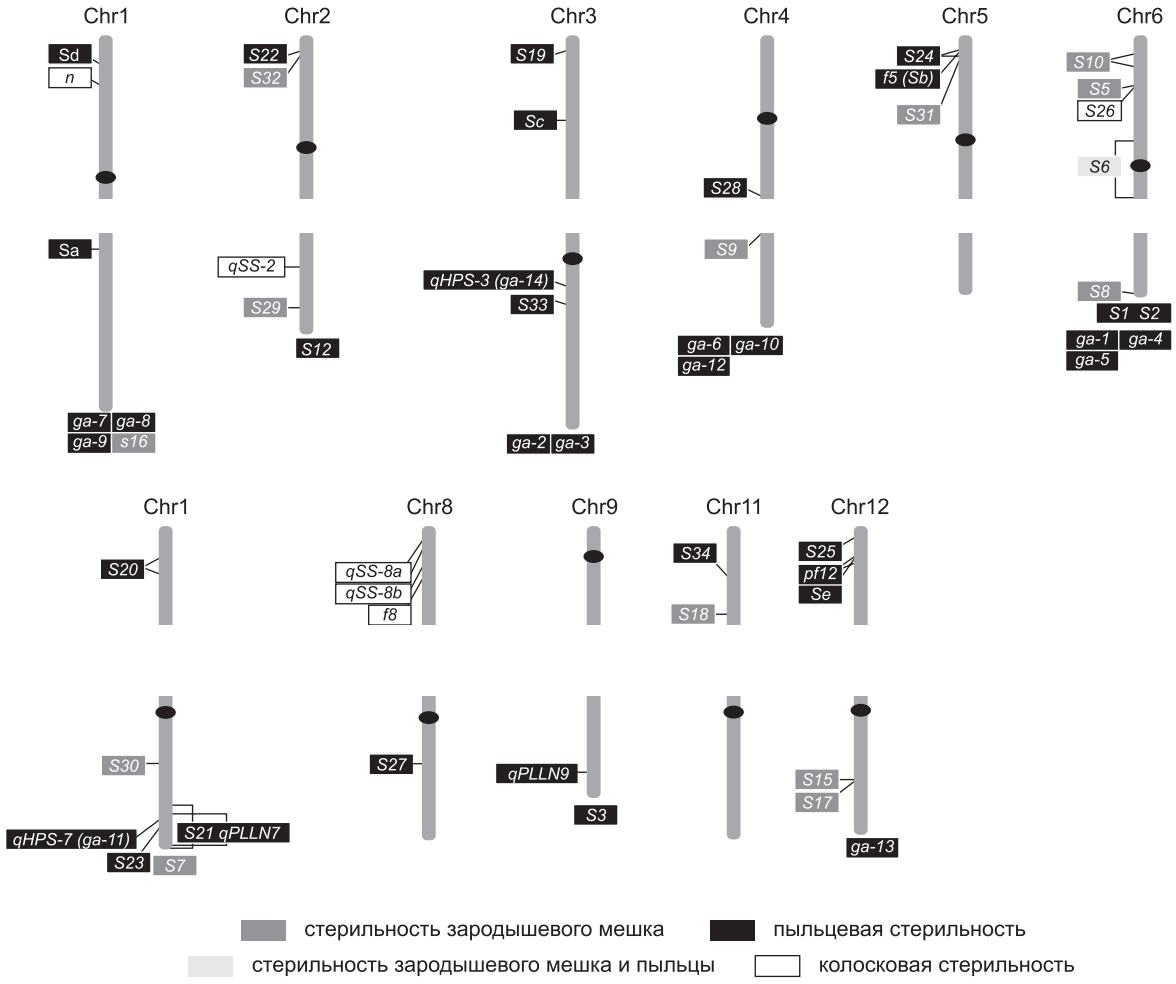


Рис. 1. Локусы, определяющие гибридную стерильность и широкую совместимость гибридов indica-japonica www.scichina.com | csb.scichina.com www.springerlink.com.

Темно-серым обозначены локусы, определяющие пыльцевую фертильность, светло-серым – стерильность женских гамет и стерильность гамет обоего пола.

анализ показал наличие в этом регионе 10 открытых рамок считывания, ген вызывает пыльцевую стерильность гибридов. Ген *S34*, локализованный на хромосоме 11, ограничен маркерами RM 552 (RM 5704, RM 6894, RM 536) и RM 167 (RM 5599), вызывает абортацию мужских гамет (Sundaram *et al*., 2010).

Выявленные гены, в том числе ген количественных локусов (QTLs), определяющие гибридную стерильность, можно разделить на серии. Первая вызывает абортацию женских гамет (*S5*, *S7*, *S8*, *S9*, *S10*, *S15*, *S16*, *S17*, *S18*, *S29*, *S30*, *S31* и *S32*), вторая – мужских гамет и в третью входят локусы, соединяющие в себе две эти функции (Wan, Ikehashi, 1995; Sawamura, Sano, 1996). На рис. 1 показаны локализованные локусы, в том числе QTLs, контролирующие пыльцевую фертильность у межподвидовых гибридов indica/japonica (Zhuang *et al.*, 1999; Su, Liu, 2003; Ouyang *et al*., 2009). При другой форме репродуктивного барьера при гибридизации *O. sativa* и *O. rufipogon* аллель гена *S6a* вызывает элиминацию как женских, так и мужских гамет в следующем поколении (Sano, 1992; Koide *et al*., 2008).

Показана возможность замены хромосомного сегмента на локусы, определяющие фертильность образца при помощи маркерной селекции с использованием нескольких SSR-маркеров (RM 276, RM 455, RM 141, RM 185) для контроля включения в генотип образцов 4 генов широкой совместимости (*S5*, *S8*, *S7*, *S9* соответственно) (Heuer, Mizan, 2003; Chen *et al*., 2011).

Гены WC найдены в нескольких сортах: Дулар, Азусена, Тайпей 309, Мороберикан, Nagina 22 (табл. 1–3). Сорта риса с генами широкой

Таблица 1

Сорта-доноры генов широкой совместимости (Malik, Khush, 1996)

Доноры генов широкой совместимости	Пыльцевая фертильность F1 с тестером		Колосковая фертильность F1 с тестером, %	
	IR36 (indica)	T65 (japonica)	IR 36 (indica)	T65 (japonica)
1. Azucena	81	59	85	78
3. Banda	70	45	70	83
4. Bomalsang	85	60	80	70
5. Buyugaw Daykat	75	65	78	78
7. Gendjah Wangkal	68	72	86	90
8. Gendjah Gampol	35	52	85	78
9. Genjah Rante	73	68	81	90
10. Goak	35	65	85	83
11. Huma Pasir-1	75	76	91	86
13. Jimbrug	85	65	79	76
14. Leci Gogo	69	42	80	85
15. Loas Gendiah	63	48	74	83
16. P.B.B. Harum	85	65	83	75
17. Pae Umbala	55	66	70	90
18. Paedai Nodowatu-2	83	70	71	80
19. Pare Bogor	66	66	70	77
21. Pring	84	53	83	77
22. P.S.	65	54	84	78
23. Sarimahi	91	83	71	78
24. Sokoni	79	45	70	73
25. Zaitum	91	78	78	78

Таблица 2

Аллели, определяющие гибридную стерильность у сортов риса (Wan, Ikehasshi, 1996)

Сорта	Гены, определяющие гибридную стерильность						
	S5	*S7*	*S8*	*S9*	*S15*	*S16*	*S17*
IR36	*i*	*n*	n	n	*n*	n	n
Akihikari	*j*	n	n	n	*n*	–	n
Dular	*n*	n	n	n	dn	*n*	n

Примечание. n – аллель, определяющий широкую совместимость, j – аллель подвида japonica, i – аллель подвида indica.

Таблица 3

Характеристика сортов-доноров генов широкой совместимости

Сорт	Высота растения, см	Соответствие морфотипа модели высокопродуктивного сорта	Подвид	Кол-во колосков на метелке	Дополнительные сведения
Мороберикан	110	3	japonica	180	Устойчив к пирикуляриозу, засолению и другим стрессам (Гвинея)
Дулар	80	5	indica (экологическая группа aus)	80	Окрашенные цветковые чешуи, фиолетовый апикулюс, связан с геном S5 (Индия)
Азусена	85	3	japonica	120	Ароматический, уникальное строение корневой системы, устойчив к пирикуляриозу (Филиппины)
Тайпей 309	95	5	japonica	150	Округлозерный (Китай)
N 22	70	7	indica (экологическая группа aus)	55	Устойчив к высоким температурам и другим стрессам (Индия)

Примечание. 1 – максимальное, 9 – минимальное соответствие.

совместимости (WCVs) позволяют получить фертильные гибриды между различными подвидами риса. Они обеспечивают нормальную как пыльцевую, так и колосковую фертильность гибридов. Однако они несут различные гены, определяющие озерненность гибрида. Это показывает более низкая, чем колосковая, пыльцевая фертильность некоторых гибридов сортов, несущих гены широкой совместимости (Malik, Khush, 1996). Одни гены влияют на стерильность женских гамет, другие – мужских, третьи приводят к невозможности объединения мужских и женских гамет. Примерами механизмов, приводящих к стерильности, могут стать нерастрескивание пыльников, несинхронное созревание гамет, несоответствующий рост пыльцевых трубок (Liu *et al*., 2004; Song *et al*., 2005; Chen *et al*., 2007; Imamura *et al*., 2007).

В табл. 4 представлена локализация 8 генов широкой совместимости, наиболее часто встречающихся и определяющих значительное фенотипическое проявление признака, а также маркеры, которые можно использовать для маркерной интрогрессии вышеперечисленных генов WC.

Сорт Дулар признан одним из наиболее перспективных доноров генов широкой совместимости, так как несет несколько генов, ее определяющих: *S5*, *S7*, *S8*, *S9*, *S16*, *S17t*, *S31*, *S32t*, *ga 11*, *ga14* (Wan, 1996; Lu, 2000). Меньшее количество локусов WC несут Ketan Nangka (*S5*, *S15*, *S17*(*t*)) и N22 (*S5*, *S7*, *S8* , *S15*,

S16). В печати есть сообщения о наличии генов широкой совместимости в современных сортах, в том числе и сортах отечественной селекции (Zhao *et al.*, 2006; Jing *et al.*, 2007). Мы провели попытку идентификации таких сортов, для чего нами проведена гибридизация между образцами отечественной селекции, относящимися к подвиду japonica (Хазар, Регул, Лиман, Славянец, Дружный, ВНИИР7679, ВНИИР7653 и т. д.), а также образцами подвида indica отечественной и зарубежной селекции. Родительские формы, гибридные комбинации которых показывали стерильность более 30 %, относили к формам, не обладающим генами широкой совместимости.

В анализ брали 20 растений гибрида и родительских форм.

Проведенный анализ озерненности гибридов между образцами российской и зарубежной селекции, относимыми к разным подвидам, показал их высокую пустозерность, что говорит об отсутствии генов широкой совместимости у изучаемых сортов (табл. 5.)

Проведено маркирование российских сортов риса и доноров генов широкой совместимости Дулар и Тайпей 309, N 22, Azusena, Моробери-

Таблица 4

Локализация 8 генов WC
и фланкирующие регион маркеры

Гены широкой совместимости	Фланкирующие SSR маркеры	Хромосома	Позиция на хромосомной карте (cM)
S_5	RM 253 (3) RM 225 RM 50 (4.2) RM 276 (2.8) RM 402 RM 121 RM 136 (7.8)	6	37 26,2 39,5 40,3 40,3 43,8 51,2
S8	RM 412 (7.6) RM 176 RM 141(4.8) RM103	6	142,4 142,4 146,7 146,7
S_{15}	RM 313 RM 519	12	65,6 62,6
S_{19}	RM 422 RM 571 RM 520 RM 416 RM 293 RM 467	3	205,4 205,4 191,6 191,6 193,4 200,3
S18	RM 536 RM 202 RM 260	11	55,1 54 61,7
S_7	RM 549 RM 70 RM 455 RM 505 RM 234 RM 351	7	51,3 64,6 65,7 78,6 88,2 105,3
S9	RM 119 RM 177 RM 273 RM 241	4	76,1 80,5 94,4 106,2
S_{17}	RM 309 RM 463	12	74,5 75,5

Таблица 5

Озерненность гибридов первого поколения
в гибридных комбинациях,
где родительские формы
принадлежат различным подвидам

Материнская форма	Опылитель	Пустозерность, %
Образец подвида		
Japonica	Indica	
Хазар	Олимпиада	50,90
Дружный	Олимпиада	65,10
ВНИИР 7679	Паритет	59,64
Донг Нонг 418	Стрелец	83,98
Vialone Nano	A/12 6205	58,27
Жемчуг	A/12 6206	54,5
Снежинка	KCL	30,59
Indica	Japonica	
A / 12 6205	Приморский	93,3
A / 12 6206	Аметист	40,0
A / 12 6205	Baldo	74,9
A / 12 6205	Атлант	41,2
A / 12 6205	Дончак	56,89
A / 12 6205	Лиман	32,04
A / 12 6205	Изумруд	89,7

Таблица 6

Маркирование российских сортов риса и доноров генов широкой совместимости с использованием SSR маркеров, связанных с признаком

SSR маркер	Ассоциация с другими признаками	WC локус	Хромосома	Ожидаемый размер продукта	Наличие полиморфизма по локусу
RM 463		*S17*	12	192	п
RM 505		*S7*	7	199	п
RM 536		*S18*	11	243	п
RM 520		*S19*	3	247	п
RM 422	Устойчивость к высоким температурам, содержание амилозы	*S19*	3	385	п
RM 276		*S5*	6	149	п
RM 141		*S8*	6	136	п
RM 241	Устойчивость к холоду	*S9*	4	138	п
RM 313		*S15*	12	111	п
RM 234	Устойчивость к засухе	*S7*	7	156	п
RM 273		*S9*	4	55	п
RM 412		*S8*	6	198	п

Примечание. п – полиморфный, м – мономорфный.

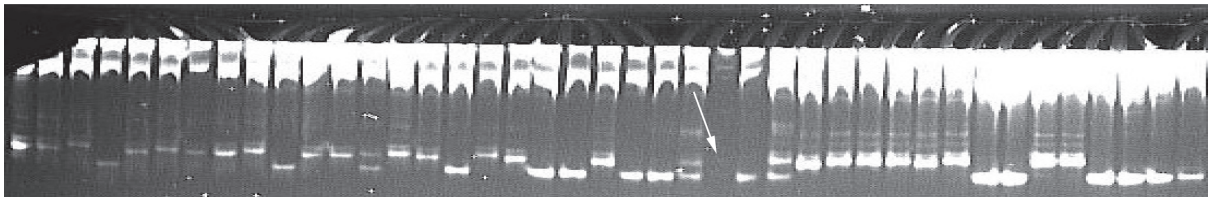


Рис. 2. Полиморфизм российских сортов и сортов доноров генов широкой совместимости выявляемый с использованием маркера RM 505, связанного с локусом *S7*.

Справа – 4 сорта донора генов WC (Мороберикан, N 22, Азусена, Дулар), далее 36 сортов российской и зарубежной селекции (слева – Ханкайский, Садко, Приморский, Лиман, Гарант, Павловский, Рапан, Новатор, Серпантин, Боярин, Регул, Янтарь, Жемчуг, Лидер, Хазар, Аметист, Нарцисс, Дружный, Спринт, Виола, Дальневосточный, Фонтан, Касун, Юпитер (стрелкой показан маркер молекулярного веса), Атлант, Курчанка, Факел, Снежинка, Анаит, Флагман, Изумруд, Нарцисс, IR 66, NSIC RC 158, IR 68897B, IR 73328B).

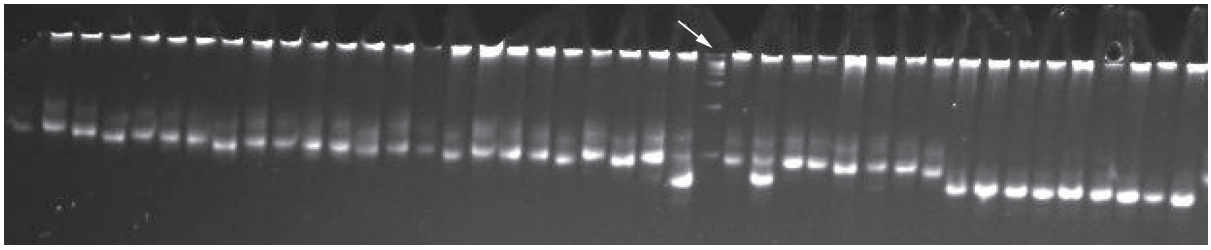


Рис. 3. Полиморфизм российских сортов и сортов доноров генов широкой совместимости, выявляемый с использованием маркера RM 412, связанного с локусом *S8*.

Справа – 5 сортов доноров генов WC (Мороберикан, N 22, Азусена, Дулар, Тайпей 309), далее 36 сортов российской и зарубежной селекции (Ханкайский, Садко, Приморский, Лиман, Гарант, Павловский, Рапан, Новатор, Серпантин, Боярин, Регул, Янтарь, Жемчуг, Лидер, Хазар, Аметист, Нарцисс, Дружный, Спринт, Виола, Дальневосточный, Фонтан, Касун, Юпитер (стрелкой показан маркер молекулярного веса), Атлант, Курчанка, Факел, Снежинка, Анаит, Флагман, Изумруд, Нарцисс, IR 66, NSIC RC 158, IR 68897B, IR 73328B).

кан с использованием SSR маркеров, связанных с признаком (табл. 6, рис. 2, 3). ДНК риса выделяли из этиолированных проростков и листьев с помощью STAB-метода в различных модификациях (Murray, Thompson, 1980). Постановку полимеразной цепной реакции (ПЦР) и визуализацию продуктов амплификации проводили по методике ИРРИ (Collard *et al.*, 2007).

С использованием маркера RM 505, связанного с локусом, определяющим гибридную стерильность *S7*, установлено, что все сорта российской селекции несут аллели (исключение 8 сортов: Лиман, Боярин, Аметист, Спринт, Виола, Фонтан, Касун, Атлант) с большим молекулярным весом, чем у сортов–доноров генов широкой совместимости.

Использование для молекулярного маркирования маркера RM 412, связанного с локусом S8, также позволило установить полиморфизм сортов российской селекции (за исключением сортов Юпитер и Курчанка, они несут аллели с большим молекулярным весом) и сортов–доноров генов широкой совместимости.

Выявленный полиморфизм изучаемых российских сортов с донорами генов, определяющих гибридную стерильность, позволяет использовать вышеперечисленные маркеры для маркерной интрогрессии генов WC в российские сорта. Сорта, несущие тот же аллель, что и доноры генов широкой совместимости по некоторым из исследуемых маркеров, в дальнейшем будут анализироваться с целью подтверждения наличия генов широкой совместимости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом РФФИ № 11-04-96534-р_юг_ц.

ЛИТЕРАТУРА

Апрод А.Я., Колесников С.А. К вопросу о причинах засорения культурного риса дикими краснозерными формами // Тр. ВНИИ риса. Краснодар, 1971. Вып. 1. С. 41–45.

Гончаров С.В., Гончарова Ю.К. Эффективность перекрестного опыления у риса с цитоплазматической мужской стерильностью // Современные проблемы генетики и селекции сельскохозяйственных растений. Одесса, 1991. С. 8–9.

Гончарова Ю.К., Гончаров С.В. Изучение и использование дикорастущего африканского *Oryza longistaminata* в качестве донора признаков аллогамии в селекции культурного риса на гетерозис // Генетические ресурсы культурных растений: Матер. междунар. науч.-практ. конф. Санкт-Петербург, 2001. С. 253–255.

Ляховкин А.Г. Происхождение и эволюция риса посевного // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л., 1987. Т. 100. С. 63–74.

Ляховкин А.Г. Эколого-географическая классификация риса посевного // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л., 1980. Т. 69. Вып. 1. С. 82–86.

Chen J.J., Ding J.H., Ouyang Y.D. *et al*. A triallelic system of S5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of indica-japonica hybrids in rice // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. P. 11436–11441.

Chen L., Zhao Z., Liu X. *et al*. Marker-assisted breeding of a photoperiod-sensitive male sterile japonica rice with high cross-compatibility with indica rice // Mol. Breed. 2011. V. 27. P. 2 47–258.

Chen R., Zhao X., Shao Z. *et al.* Rice UDP-glucose pyrophosphorylase1 is essential for pollen callose deposition and its cosuppression results in a new type of thermosensitive genic male sterility // Plant Cell. 2007. V. 19. P. 847–861.

Collard B.C., Das A., Virk P.S., Mackill D.J. Evaluation of «quick and dirty» DNA extraction methods for marker-assisted selection in rice (*Oryza sativa* L.) // Plant Breeding. 2007. V. 126. P. 47–50.

Danting L., Chen L., Jiang L. *et al*. Fine mapping of *S32(t)*, a new gene causing hybrid embryo sac sterility in a Chinese landrace rice (*Oryza sativa* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 114. P. 515–524.

Gontcharova I.K., Gontcharov S.V. Hybrid rice breeding in Russia // Hybrid rice for food security, poverty alleviation, and environmental protection / Eds S.S. Virmani, S.X. Mao, B. Hardy. Proc. 4th Intern. Symp. on Hybrid Rice. Los Banos (Philippines) P. Int. Rice Res. Inst. 2003. P. 321–328.

Heuer S., Mizan K. Assessing hybrid sterility in Oryza glaberrima *O. sativa* hybrid progenies by PCR marker analysis and crossing with wide compatibility varieties // Theor. Appl. Genet. 2003. V. 107. P. 902–909.

Ikehashi H., Araki H. Variety screening of compatibility types revealed in F1 fertility of distant cross in rice // Jpn. J. Breed. 1984. V. 34. P. 304–313.

Ikehashi H., Araki H. Genetics of F1 sterility in remote crosses of rice // Rice Genet. Proc. of the Intern. Rice Genet. Symp., 27–31 May 1985. IRRI, P.O. Box 933, Manila, Philippines. 1986. P. 119–130.

Ikehashi H., Wan J. Differentiation of alleles at seven loci for hybrid sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // Rice Genet. Proc. of the Intern. Rice Genet. Symp., 16–20 October 1995, IRRI, Manila. 1996. P. 404–408.

Imamura T., Kusano H., Kajigaya Y. *et al*. A rice dihydrosphingosine C4 hydroxylase (DSH1) gene, which is abundantly expressed in the stigmas, vascular cells and apical meristem, may be involved in fertility // Plant Cell Physiol. 2007.V. 48. P. 1108–1120.

Jing W., Zhang W., Jiang L. *et al*. Two novel loci for pollen sterility in hybrids between the weedy strain Ludao and the Japonica variety Akihikari of rice (*Oryza sativa* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 114. P. 915–925.

Koide Y., Ikenaga M., Sawamura N. *et al*. The evolution of sex-independent transmission ratio distortion involving multiple allelic interactions at a single locus in rice // Genetics. 2008. V. 180. P. 409–420.

Li D., Chen L., Jiang L. *et al*. Fine mapping of *S32*(*t*), a new gene causing hybrid embryo sac sterility in a Chinese landrace rice (*Oryza sativa* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 114. P. 515–524.

Li R., Chen Y. , Wei Y. *et al*. Mapping of a wide compatibility locus in indica rice using SSR markers // Mol. Breeding. 2009. V. 24. P. 135–140.

Liu A.M., Zhang Q.F., Li H.B. Location of a gene for wide compatibility in the RFLP linkage map // Rice Genet. News. 1992. V. 19. P. 134–136.

Liu H.Y., Xu C.G., Zhang Q. Male and female gamete abortions, and reduced affinity between the uniting gametes as the causes for sterility in an indica/japonica hybrid in rice // Sex Plant Rep. 2004. V. 17. P. 55–62.

Lu C., Takabatake K., Ikehashi H. Identification of segregation-distortion-neutral alleles to improve pollen fertility of *indica/japonica* hybrids in rice (*Oryza sativa* L.) // Euphytica. 2000. V. 113. P. 101–107.

Malik S.S., Khush G.S. Identification of wide compatibility varieties (WCV's) and tagging of WC gene with isozyme markers // Rice Genet. Newslett. 1996. V. 13. P. 121–124.

Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // Nucl. Acids Res. 1980. V. 8. P. 4321.

Ouyang Y.D., Chen J.J., Ding J.H. *et al*. Advances in the understanding of inter-subspecific hybrid sterility and wide-compatibility in rice // Chinese Sci. Bull. 2009. V. 54. P. 2332–2341.

Qing J., Jufei L., Qing C. *et al*. Delimiting a rice wide-compatibility gene S5 n to a 50 kb region // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 111. P. 1495–1503.

Qiu S., Kede L., Jiang J. *et al*. Delimitation of the rice wide compatibility gene S5n to a 40-kb DNA fragment // Theor. Appl. Genet. 2005. P. 111. P. 1080–1086.

Sano Y. Genetic comparisons of chromosome 6 between wild and cultivated rice // Jpn. J. Breed. 1992. V. 42. P. 561–572.

Sawamura N., Sano Y. Chromosomal location of gamete eliminator, *S11*(*t*), found in an Indica-Japonica hybrid // Rice Genet Newslett, 1996. V. 13. P. 70–71.

Song X., Qiu S.Q., Xu C.G. *et al*. Genetic dissection of embryo-sac fertility, pollen fertility and their contributions to spikelet fertility of an indica–japonica rice hybrid // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 110. P. 205–211.

Su J., Liu Y.G. Fine mapping and cloning of the gene *S-a* for F_1 pollen sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // Mol. Plant Breed. 2003. V. 1. P. 757–758.

Sundaram R.M., Sakthivel K., Hariprasad A.S. *et al*. Development and validation of a PCR-based functional marker system for the major wide-compatible gene locus S5 in rice // Mol. Breeding. 2010. V. 26. P. 719–727.

Taneichi T., Koide Y., Nishimoto D. *et al*. Hybrid sterility gene *S13* found in a distantly related rice species, *O. longistaminata* // Genes Genet. Syst. 2005. V. 80. P. 477.

Wan J., Ikehashi H. Identification of a new locus *S-16* causing hybrid sterility in native rice varieties (*Oryza sativa* L.) from Tai-hu lake region and Yunnan Province // China. Breed. Sci. 1995. V. 45. P. 461–470.

Wan J., Ikehashi H. List of hybrid sterility gene loci (HSGLi) in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // Rice Genet. Newslett. 1996. V. 13. P. 110–114.

Wang C.L., Zhang Z.L., Tang S.Z., Shi J.D. Exploitation of heterosis between indica and japonica by three-line method. I. Differentiation between indica–japonica sterility and cytoplasmic male sterility // Jiangsu J. Agr. Sci. 1992. V. 8. P. 1–7.

Wang G., He Q., Xu C., Zhang Q. Identification and confirmation of three neutral alleles conferring wide compatibility in inter-subspecific hybrids of rice (*Oryza sativa* L.) using near-isogenic lines // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 111. P. 702–710.

Wang G., He Q., Xu C. *et al*. Fine mapping of *f 5-Du*, a gene conferring wide-compatibility for pollen fertility in inter-subspecific hybrids of rice (*Oryza sativa* L.) // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 112. P. 382–387.

Wang J., Liu K.D., Xu C.G. *et al*. The high level of wide compatibility of variety 'Dular' has a complex genetic basis // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 97. P. 407–412.

Wen J., Zhang W., Jiang L. *et al*. Two novel loci for pollen sterility in hybrids between the weedy strain Ludao and the *Japonica* variety Akihikari of rice (*Oryza sativa* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 114. P. 915–925.

Yuan L.P. Strategic hypotheses of breeding for hybrid rice // Hybrid Rice. 1987. V. 1. P. 1–3.

Zhang G.Q., Lu Y.G. Genetics of F1 pollen sterility in *Oryza sativa* // IRRI, ed. Rice Genetics III. Manila. IRRI. 1996. P. 418–422.

Zhang Q., Zhou Z.Q., Yang G.P. *et al*. Molecular marker heterozygosity and hybrid performance in indica and japonica rice // Theor. Appl. Genet. 1996. V. 93. P. 1218–1224.

Zhang X.H., Zhu X.D., Qian Q. *et al*. Mapping a new gene for wide compatibility of rice in relation to RFLP markers // Chin. J. Rice Sci. 1998. V. 12. P. 11–16 .

Zhao M.F., Li X.H., Yang J.B. *et al*. Relationship between molecular marker heterozygosity and hybrid performance in intra- and inter-subspecific crosses in rice // Plant. Breed. 1999. V. 118. P. 139–144.

Zhao Z., Jiang L., Zhang W. et al. Fine mapping of *S31*, a gene responsible for hybrid embryo-sac abortion in rice (*Oryza sativa* L.) // Planta. 2007. V. 226. P. 1087–1096.

Zhao Z., Wang C., Jiang L. *et al*. Identification of a new hybrid sterility gene in rice (*Oryza sativa* L.) // Euphitica. 2006. V. 151. P. 331–337.

Zhuang C., Zhang G., Mei M. *et al*. Molecular mapping of the *Sa* locus for F_1 pollen sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // Acta. Genet. Sin. 1999. V. 26. P. 213–218.

PERFORMANCE IMPROVEMENT IN INTERSUBSPECIFIC HYBRIDS OF RICE

J.K. Goncharova, E.M. Kharitonov

All-Russian Rice Research Institute, Krasnodar, Russia,
e-mail: serggontchar@mail.ru

Summary

It is known that heterotic hybrids surpass traditionally bred varieties in productivity by 30–40 %; moreover, they are often more adaptive, resistant to diseases, and able to produce a stable yield. The possibility of raising intersubspecific rice hybrids is discussed. Particular attention is given to localization of wide compatibility (WC) genes in the rice genome and prospects of using molecular markers for introgression of WC genes into Russian varieties. Analysis of hybrid sterility in several Russia-bred varieties has revealed no WC genes, defining large seed sets of hybrids.

Key words: rice, heterosis, hybrid, wild compatibility genes (WC), subspecies japonica, indica.

УДК 633.521:581.169

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРОРОСТКОВ, ПЛОДА И СЕМЯН У ЛЬНА (*LINUM USITATISSIMUM* L.)

© 2012 г. **Е.А. Пороховинова**

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

Поступила в редакцию 9 июля 2012 г. Принята к публикации 2 августа 2012 г.

С использованием менделевского генетического анализа изучено наследование 14 генов. Из 6 генов, влияющих на окраску гипокотиля, 5 имеют плейотропное действие на другие морфологические признаки: *s1* – желтые или зеленые (*s1-2*) семена, цветок белый звездчатый, пыльники желтые; *sfbs1* – белый слабозвездчатый венчик, желтые пыльники; *pbc3* – белый с голубым оттенком звездчатый цветок, оранжевые пыльники; *pbc1* – белый с голубым оттенком гофрированный венчик, желтые пыльники; f^e – пятнистые семена, светло-голубой венчик, серые пыльники. Ген *sgh1* действует только в гипокотиле. Ген *pf1* (аллели *pf1* и *pf1-a*^{d}) меняет цвет семян с красно-коричневого на различные оттенки желто-коричневого, контролирует розовый цвет лепестков и оранжевые пыльники. Ген *yspf1* работает только в гомозиготе по гену *pf1-a*^{d}, меняя цвет семян на желтый. Ген *ora1* контролирует крапчатость семян и имеет плейотропный эффект на оранжевую окраску пыльников. Ген *SPS1* ингибирует крапчатость семян генотипа *ora1*/*ora1*. Неаллельные гены *YSED1* и *ysed2* определяют желтую окраску семян, а ген *rs1* – светло-желто-коричневую. Ген *CSB1* контролирует образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Изучено взаимодействие между большинством из этих генов. Обнаружено сцепление в 35сМ между генами *pf1* и *CSB1*.

Ключевые слова: *Linum usitatissimum*, лен, генетическая коллекция, генетический анализ, гены морфологических признаков, окраска семян.

ВВЕДЕНИЕ

Культурный лен имеет незначительное разнообразие по морфологическим признакам. Первым из них в онтогенезе проявляется окраска гипокотиля, которая бывает фиолетовой (дикий тип), светло-фиолетовой или зеленой. Почти всегда зеленый цвет гипокотиля бывает следствием плейотропного действия гена ингибитора антоциановой окраски. Этот признак очень удобен для селекции, так как позволяет отбирать нужные фенотипы на стадии проростков. Окраска семян – наиболее хорошо изученный морфологический признак льна. Она варьирует от различных оттенков желтого, желто- и красно-коричневого, до черного, может быть однородной, пятнистой и/или крапчатой.

Для технических и медицинских целей применяют масло с высоким содержанием линоленовой кислоты (до 70 %) из коричневосемянного льна. Оно быстро окисляется и обладает асептическими свойствами. Желтосемянный лен используется в пищевой промышленности, так как содержит меньше антипитательных веществ (Bhatty, 1995). Одно из активно развивающихся направлений селекции льна – создание низколиноленовых сортов, масло которых дольше не окисляется. Они маркированы доминантным геном желтосемянности *YSED18* (Rowland, Wilen, 1998). Другие гены желтосемянности – *b1* и *d* – влияют на повышение йодного числа (Arny, 1936; Comstock *et al*., 1969). Желтые и коричневые семена различаются соотношением полисахаридов слизи (Cui *et al*., 1996).

Самым простым морфологическим признаком, с точки зрения наследования, является наличие ресничек на ложной перегородке

коробочки. Этот признак определяется одним доминантным геном (Kejzer, Metz, 1993) и используется для контроля сортовой чистоты по требованиям Госсортоиспытания в России и Европе (Protocol ..., 2007).

Первые работы по изучению генетического контроля окраски гипокотиля и семян были опубликованы на заре развития генетики Т. Таммес (Tammes, 1928). Самое полное изучение наследования окрасок было сделано в работах F. Plonka (1956, 1971), J. Dubois с соавт. (1979). Генетический анализ 6 генов окраски семян был проведен в лаборатории Г. Ровланда (Mittapali, Rowland, 2003).

Генетическая коллекция ВИР формируется сотрудниками нашего отдела (отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР) с 1970-х годов из линий, полученных в результате индивидуального отбора с инбридингом из образцов мировой коллекции ВИР. С начала 1990-х годов она пополнилась как создаваемыми нами, так и полученными другими генетиками, 217 линиями льна, контрастными по морфологическим признакам (Брач и др., 2005; Пороховинова, 2011).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работу проводили в период с 1993 г. по 2011 г. на полях Пушкинских лабораторий ВИР в Ленинградской области. Для скрещиваний использовали 17 линий 6-го поколения инбридинга из генетической коллекции, созданной в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР (табл. 1).

Скрещивания проводили по стандартной методике ВИР. Гибриды F_1 изолировали и обмолачивали индивидуально по растениям. Семьи F_2 выращивали рядом с родительскими линиями и гибридами F_1. В качестве эталона дикого типа использовали линию льна-долгунца гк-2. Для индивидуальной оценки гибриды F_2 выращивали в луночном питомнике 2,5 × 2,5 см, где каждое растение имело свой номер. В других случаях гибриды высевали на делянки (ширина 40 см, междурядья 20 см, 50 растений на рядке). Для изучения признаков на разных стадиях развития растения контрастные фенотипы во время всходов отмечали проволокой разных цветов, в период цветения – нитками разных цветов и фактуры, а после созревания описывали коробочки и семена.

Сравнение аллелей генов, обусловливающих сходные фенотипы, проводилось с помощью классического теста на аллелизм (данные не приведены).

Обработку данных проводили методом χ^2 (Тихомирова, 1990) с применением макросов, написанных автором в среде MO Excel 2002. Различий между расщеплениями в реципрокных скрещиваниях не выявлено, что позволило объединить их результаты.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Лен «дикого типа» имеет фиолетовый гипокотиль и красно-коричневые семена, коробочки без ресничек на ложной перегородке. Цветок и пыльники голубые недеформированные. Для удобства восприятия мы разделили все изученные нами гены по стадиям онтогенеза.

Гены, влияющие на окраску гипокотиля (табл. 2)

Ген *s1* (star 1) отвечает за зеленый гипокотиль и желтые семена. Цветок белый звездчатый, пыльники желтые. Другой аллель гена *s1–s1-2* определяет зеленую, а не желтую окраску семян. Этот аллель доминантен по отношению к аллелю *s1* (*S1 > s1-2 > s1*). Гомозиготы по гену *s1* имеют пониженную жизнеспособность. Ген *s1* аллелен генам *b1* и p^{b1} по классификациям Т. Таммес и Ф. Плонка, но отличается от последних меньшим влиянием на жизнеспособность. По данным Ж. Дюбуа с соавторами, этот ген полностью ингибирует синтез антоцианов в растении (Dubois *et al.*, 1979). Действие гена *s1-2* аналогично гену $b1^{vg}$, по классификации О. Миттапали и Г. Ровланда (Mittapali, Rowland, 2003).

Ген *sfbs1* (star flower brown seeds 1) определяет зеленый гипокотиль, но цвет семян остается коричневым. Венчик белый слабозвездчатый, пыльники желтые. Ген *sfbs1* имеет действие, аналогичное гену f^{an}, по классификации Ф. Плонка.

Ген *pbc3* (pale blue crimped 3) контролирует зеленый гипокотиль. Окраска семян не меняется. Цветок белый с голубым оттенком, звездчатый, пыльники светло-оранжевые. Ген *pbc3*

Таблица 1

Характеристика линий льна, включенных в гибридизацию

Линия, родословная, гены	Фенотип
Зеленый гипокотиль	
гк-136, л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехия), *s1*	Ресничек нет, семена желтые. Белый звездчатый цветок, желтые пыльники
гк-137, л-1 из к-6645 (Modzuron, Чехия), *s1-2*	Реснички есть, семена зеленые. Белый звездчатый цветок, желтые пыльники
гк-132, л-1 из к-6608 (Currong, Австралия), *sfbs1*	Ресничек нет, семена красно-коричневые. Цветок белый, слабозвездчатый, желтые пыльники
гк-391, л-1-2 из и-606179 (Eyre, Австралия), *sfbs1*, *YSED1*, *CSB1*	Реснички есть, семена желтые. Цветок белый, слабозвездчатый, желтые пыльники
гк-392, л-1(гк-132 × гк-103) (ВИР, Россия), *sfbs1*, *s1*	Ресничек нет, семена желтые. Белый звездчатый цветок, желтые пыльники
гк-176, л-1 (гк-141 × гк-103) (ВИР, Россия), *s1*, *pf1*	Ресничек нет, семена темно-желто-коричневые. Цветок белый, желтые пыльники
гк-53, л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж), *pbc3*	Ресничек нет, семена красно-коричневые. Цветок почти белый, звездчатый, оранжевые пыльники
гк-173, л-1 из и-548145 (Ottawa 2152), *sgh1*, *CSB1*, *ysed2*	Реснички есть, семена желтые
Светло-фиолетовый гипокотиль	
гк-208, л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped,США), *pbc1*	Ресничек нет, семена красно-коричневые. Цветок почти белый, гофрированный, желтые пыльники
гк-124, л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирландия), f^e	Ресничек нет, семена красно-коричневые с желтым пятном Цветок очень светло-голубой, серые пыльники
Фиолетовый гипокотиль	
гк-2, л-1 из к-48 (сел. Альт-гаузена, Россия)	Дикий тип. Ресничек нет, семена красно-коричневые Цветок и пыльники голубые
гк-159, л-1-1 к-7659 (Bionda, Германия), *CSB1*, *YSED1*	Реснички есть, семена желтые
гк-65, л-3 из к-3178 (местный, Тверская губ.), *ora1*, *sps1*	Ресничек нет, семена красно-коричневые с желтой крапчатостью. Оранжевые пыльники
гк-121, л-1-1 из к-6272 (L. Dominion), *rs1*, *SPS1*	Ресничек нет, семена светло-желто-коричневые
гк-141, л-1 из к-6815 (К-6, Россия), *pf1*	Ресничек нет, семена темно-желто-коричневые. Розовый цветок, оранжевые пыльники
гк-255, л-3 (гк-121 × гк-141) (ВИР, Россия), *pf1*, *rs1*	Ресничек нет, семена темно-желто-коричневые. Розовый цветок, оранжевые пыльники
гк-129, л-2 из к-6392 (Bolley Golden,США), *pf1-a*^{d}, *yspf1*, *CSB1*	Реснички есть, семена желтые. Розовый цветок, оранжевые пыльники

Таблица 2

Генетический контроль окраски гипокотиля и семян

Скрещивание		**Теоретическое** / практическое расщепление и фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы				*n*	χ^2
Линии	Гены	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-2 × гк-136	***s1***	**3** / 210 (Г)* фиолетовый (С) красно-коричневые		**1** / 57 (Г) зеленый (С) желтые		**4** / 267	**3,84** / 1,90
гк-137 × гк-136	***s1-2*** ***s1***	**3**/ 53 (С) зеленые		**1** / 17 (С) желтые		**4** / 70	**3,84** / 0,02
гк-2 × гк-132	***sfbs1***	**3** / 180 (Г) фиолетовый		**1** / 61 (Г) зеленый		**4** / 241	**3,84** / 0,01
гк-132 × гк-103	***sfbs1*** ***s1***	**9** / 236 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	**3** / 63 (Г) зеленый (С) красно-коричневые	**4** / 89 (Г) зеленый (С) желтые		**16** / 388	**3,84** /3,41
гк-2 × гк-208	***pbc1***	**3** / 530 (Г) фиолетовый		**1** / 189 (Г) зеленый		**4** / 719	**3,84** / 0,63
гк-208 × гк-136	***pbc1*** ***s1***	**9** / 202 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые (Ц) голубой	**3** / 61 (Г) зеленый (С) красно-коричневые (Ц) почти белый	**4** / 73 (Г) зеленый (С) желтые (Ц) белый		**16** / 336	**5,99** / 2,40
гк-208 × гк-132	***pbc1*** ***sfbs1***	**9** / 239 (Г) фиолетовый (Ц) голубой	**3** / 72 (Г) зеленый (Ц) почти белый	**4** / 114 (Г) зеленый (Ц) белый		**16** / 425	**5,99** / 1,31
гк-2 × гк-53	***pbc3***	**3** / 71 (Г) фиолетовый		**1** / 24 (Г) зеленый		**4** / 95	**3,84** / 0,00
гк-208 × гк-53	***pbc1*** ***pbc3***	**9** / 169 (Г) фиолетовый (Ц) плоский	**4** / 82 (Г) зеленый (Ц) гофрированный	**3** / 57 (Г) зеленый (Ц) звездчатый		**16** / 308	**5,99** / 0,44
гк-2 × гк-124	***f**^{e}*	**3** / 108 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые		**1** / 48 (Г) светло-фиолетовый (С) пятнистые		**4** / 156	**3,84** / 0,00
гк-2 × гк-141	***pf1***	**3** / 429 (С) красно-коричневые		**1** / 45 (С) темно-желто-коричневые		**4** / 574	**3,84** / 0,02
гк-141 × гк-136	***pf1*** ***s1***	**9** / 373 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	**3** / 139 (Г) фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	**3** / 99 (Г) зеленый (С) желтые	**1** / 40 (Г) зеленый (С) темно-желто-коричневые	**16** / 651	**7,81** / 6,85
гк-141 × гк-132	***pf1*** ***sfbs1***	**9** / 235 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	**3** / 66 (Г) фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	**3** / 81 (Г) зеленый (С) красно-коричневые	**1**/ 25 (Г) зеленый (С) темно-желто-коричневые	**16** / 407	**7,81** / 1,85
гк-141 × гк-124	***pf1*** ***f**^{e}*	**39** / 179 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	**13** / 74 (Г) фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	**9** / 33 (Г) светло-фиолетовый (С) пятнистые	**3** / 10 (Г) светло-фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	**64** / 296	**7,81** / 6,08

Окончание таблицы 2

Скрещивание		**Теоретическое** / практическое расщепление и фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы				*n*	χ^2
Линии	Гены	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-2 × гк-65	***ora1***	**3** / 63 (С) красно-коричневые		**1** /20 (С) крапчатые		**4** / 83	**3,84** / 0,04
гк-65 × гк-136	***ora1*** ***s1***	**9** / 214 (С) красно-коричневые	**3** / 68 (С) крапчатые	**4** / 73 (С) желтые		**16** / 355	**5,99** / 3,85
гк-65 × гк-124	***ora1*** ***f^e***	**9** /147 (С) красно-коричневые	**3** / 55 (С) крапчатые	**3** / 42 (С) пятнистые	**1** / 16 (С) пятнистые и крапчатые	**16** / 260	**7,81** / 1,74
гк-141 × гк-65	***pf1*** ***ora1***	**9** / 462 (С) красно-коричневые	**4** / 177 (С) темно-желто-коричневые	**3** / 180 (С) крапчатые		**16** / 819	**5,99** / 8,32
гк-2 × гк-121	***rs1***	**3** / 334 (С) красно-коричневые		**1** / 114 (С) светло-желто-коричневые		**4** / 448	**3,84** / 0,05
гк-121 × гк-136	***rs1*** ***s1***	**9** / 428 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	**3** / 152 (Г) фиолетовый (С) светло-желто-коричневые	**4** / 168 (Г) зеленый (С) желтые		**16** / 748	**5,99** / 3,04
гк-121 × гк-132	***rs1*** ***sfbs1***	**9** / 310 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	**3** / 90 (Г) фиолетовый (С) светло-желто-коричневые	**3** / 104 (Г) зеленый (С) красно-коричневые	**1** / 34 (Г) зеленый (С) светло-желто-коричневые	**16** / 538	**7,81** / 1,45
гк-124 × гк-121	***f^e*** ***rs1***	**9** / 224 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	**3** / 74 (Г) светло-фиолетовый (С) пятнистые	**3** / 81 (Г) фиолетовый (С) светло-желто-коричневые	**1** / 24 (Г) светло-фиолетовый (С) светло-желто-коричневые	**16** / 403	**7,81** / 0,51
гк-121 × гк-141	***rs1*** ***pf1***	**9** / 612 (С) красно-коричневые	**3** / 202 (С) светло-желто-коричневые	**4** / 273 (С) темно-желто-коричневые		**16** / 1087	**5,99** / 0,02
гк-65 × гк-121	***ora1*** ***sps1, rs1***	**45** / 501 (С) красно-коричневые	**3** / 34 (С) крапчатые	**16** / 192 (С) светло-желто-коричневые		**64** / 727	**5,99** / 0,78
гк-159 × гк-173	***YSED1*** ***ysed2***	**13** / 218 (С) желтые			**3** / 57 (С) красно-коричневые	**16** / 275	**3,81** / 0,71
гк-391 × гк-392	***YSED1*** ***s1***	**9** / 127 (С) желтые (Ц) слабозвездчатый		**3** / 53 (С) желтые (Ц) звездчатый	**4** / 43 (С) красно-коричневые (Ц) слабо-звездчатый	**64** / 223	**5,99** / 5,93
гк-159 × гк-121	***YSED1*** ***rs1***	**12** / 200 (С) желтые		**1** / 9 (С) светло-желто-коричневые	**3** / 43 (С) красно-коричневые	**26** / 252	**5,99** / 3,92

* Здесь и далее: (Г) – гипокотиль, (С) – семена, (Ц) – цветок, (Р) – реснички.

имеет действие на цветок, аналогичное гену f^{dl}, по классификации Ф. Плонка, но окраска гипокотиля им не обсуждалась.

Ген *pbc1* (pale blue crimped 1) обусловливает светло-фиолетовый гипокотиль, темнеющий до фиолетового через несколько дней после всходов. Цветок белый с голубым оттенком, гофрированный, пыльники желтые. Ген *pbc1* имеет действие на цветок, аналогичное гену p^{b2}, по классификации Ф. Плонка, но окраска гипокотиля им не обсуждалась.

Ген f^{e} определяет светло-фиолетовый гипокотиль, семена красно-коричневые с желтым пятном. Цветок очень светло-голубой, пыльники серые. Образец, несущий этот ген, получен из коллекции Ф. Плонка (INRA, Франция).

Ген *sgh1* (sunburn green hypocotyle 1) определяет зеленую окраску гипокотиля, темнеющую до фиолетовой через несколько дней после всходов, не влияет на другие части растения. Этот ген был идентифицирован нами впервые.

Гены с плейотропным действием и гены модификаторы (табл. 2, 3)

Ген *pf1* (pink flower 1) определяет желтый оттенок семян, розовый венчик и оранжевые пыльники. Этот ген имеет несколько аллелей. Один из них – *pf1* – контролирует всегда только темно-желто-коричневые семена, другой – *pf1-a*^{d} (ген a^{d}, по классификации Ф. Плонка), в зависимости от гена модификатора определяет окраску семян от желтой до темно-желто-коричневой.

Ген *yspf1* (yellow seeds after pink flower) не имеет самостоятельного действия. Обусловливает желтую или темно-желтую окраску семян у рецессивных гомозигот по гену *pf1-a*^{d}. Ген имеет варьирующую экспрессивность, т. е. семена могут быть желтыми, темно-желтыми (yspf1) или пятнистыми, желто-коричневыми и темно-желто-коричневыми (YSPF1). Действие гена *yspf1* аналогично работе гена *x*, по классификации F. Shaw с соавт. (1931).

Ген *ora1* (orange anthers 1) обусловливает желтую крапчатость у красно-коричневых семян с плейотропным действием на оранжевые пыльники. Этот ген был идентифицирован нами впервые.

Ген *SPS1* (speckled seeds 1) ингибирует крапчатость семян в гомозиготе по гену *ora1*. Этот ген также был идентифицирован нами впервые.

Гены, отвечающие за окраску семян, и ген наличия ресничек (табл. 2–4)

Доминантный ген *YSED1* (Yellow Seeds 1) ответственен за желтую окраску семян. Он был идентифицирован нами в линии из сорта Bionda независимо от Ф. Попеску и И. Маринеску (ген *Y1* (Popescu, Marinescu, 1996)). Тесты на аллелизм, проведенные независимо нами и Г. Ровландом и Р. Вилленом, доказали аллельность этого гена с геном *YSED18* (Rowland, Willen, 1998; Пороховинова, 2010).

Рецессивный ген *ysed2* (yellow seeds 2) также определяет желтую окраску семян, но более темную, чем в YSED1. Ген *ysed2* имеет действие, аналогичное гену r^{m} или *ysed22*, по классификации Ф. Плонка или Ж. Ровланда и Р. Виллена.

Ген *rs1* (reduced (color of) seeds 1) определяет светло-желто-коричневую окраску семян. Ген *rs1* имеет действие, аналогичное гену r^{m}, по классификации Ф. Плонка.

Ген *CSB1* (Ciliated Septa of the Boll 1) контролирует образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Его действие аналогично гену *Ha*, по систематике П. Кейзера и П. Метц (Keijzer, Metz, 1993).

Совместное действие генов (табл. 2–4)

Гены *s1*, *sfbs1* и *pbc1* не аллельны. Они обладают кумулятивным действием на окраску гипокотиля. С учетом плейотропного эффекта на окраски других частей растения действие гена *s1* маскирует проявление генов *sfbs1* и *pbc1*, а действие гена *sfbs1* – проявление гена *pbc1* (*s1* > *sfbs1* > *pbc1*). Действие гена *pbc1* маскирует проявление гена *pbc3*.

Действие каждого из генов, *s1*, *sfbc1*, *pbc3* и f^{e}, маскирует проявление гена *sgh1*.

У гомозигот по генам *pf1* и *s1* зеленый гипокотиль и темно-желто-коричневые семена. Такой же фенотип имеют и растения *pf1sfbs1*. Ген *pf1* не действует на окраску гипокотиля у растений f^{e}, но изменяет цвет их семян на темно-желто-коричневый.

На примере генов *pf1* и *s1*, *sfbs1*, f^{e} нами был доказан неописанный ранее эффект различного

Таблица 3

Генетический анализ наследования наличия ресничек на ложной перегородке коробочки (ген *CSB1*), окраски гипокотиля (ген *sgh1*) и семян (гены *s1*, *pf1*, *yspf1*, *rs1*, *ysed2*) при сцеплении генов *CSB1* и *pf1*

Скрещивание		**Теоретическое** (**независимое** / ***сцепленное (v = 35 сМ)*** / практическое расщепление. Фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы										*n*	χ^2
Линии	Гены	F_1	P_1	P_2	новые								
гк-2 × гк-129	***pf1*** ***yspf1*** ***CSB1***	**36** / ***34,0*** / 142 (Р) есть (С) красно-коричневые	**12** / ***14,0*** / 65 (Р) нет (С) красно-коричневые	**3** / ***3,5*** / 10 (Р) есть (С) желтые (гк-129) – темно-желтые	**9** / ***10,5*** / 43 (Р) есть (С) желто-коричневые – темно-желто-коричневые		**3** / ***1,5*** / 2 (Р) нет (С) желто-коричневые – темно-желто-коричневые		**1** / ***0,5*** / 4 (Р) нет (С) желтые – темно-желтые			**64** / ***64*** / 266	**12,59** / 15,10 / *6,88*
гк-121 × гк-129	***rs1*** ***pf1-ad*** ***yspf1*** ***CSB1***	**108** / ***102*** / 109 (Р) есть (С) красно-коричневые	**12**/ ***14*** / 14 (Р) нет (С) светло-желто-коричневые	**12** / ***14*** / 18 (Р) есть (С) темно-желтые – желтые (гк-129)	**36** / ***42*** / 50 (Р) нет (С) красно-коричневые	**36** / ***34*** / 35 (Р) есть (С) светло-желто-коричневые	**36** / ***42*** / 36 (Р) есть (С) желто-коричневые – темно-желто-коричневые	**12** / ***6*** / 6 (Р) нет (С) желто-коричневые – темно-желто-коричневые	**4** / ***2*** / 1 (Р) нет (С) темно-желтые – желтые			**256** / ***256*** / 269	**14,07** / 12,76 / *3,69*
гк-159 × гк-255	***YSED1*** ***CSB1*** ***pf1-ad*** ***rs1***	**108** / ***116*** / 135 (Р) есть (С) желтые (Ц) нерозовые		**4** / ***7*** / 7 (Р) нет (С) темно-желто-коричневые (Ц) розовые	**36** / ***28*** / 29 (Р) нет (С) желтые (Ц) не розовые	**27** / ***29*** / 35 (Р) есть (С) красно-коричневые (Ц) не розовые	**9** / ***7*** / 7 (Р) нет (С) красно-коричневые (Ц) не розовые	**9** / ***10*** / 17 (Р) есть (С) светло-желто-коричневые (Ц) не розовые				**256** / ***256*** / 305	**16,92** / 31,49 / *6,69*
					3 / ***2*** / 5 (Р) нет (С) светло-жел-то-коричневые (Ц) не розовые	**36** / ***28*** / 32 (Р) есть (С) желтые (Ц) розовые	**12** / ***20*** / 29 (Р) нет (С) желтые (Ц) розовые	**108** / ***116*** / 135 (Р) есть (С) темно-желто-коричневые (Ц) розовые					

Окончание таблицы 3

<table>
<tr><td colspan="2">Скрещивание</td><td colspan="7">Теоретическое (независимое / сцепленное (ν = 35 сМ) / практическое расщепление.
Фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы</td><td rowspan="2">n</td><td rowspan="2">χ^2</td></tr>
<tr><td>Линии</td><td>Гены</td><td>F_1</td><td>P_1</td><td>P_2</td><td colspan="4">новые</td></tr>
<tr><td rowspan="3">гк-173 ×

гк-176</td><td rowspan="3">sgh1
CSB1
ysed2
s1
pf1</td><td rowspan="3">243 / 264 / 69
(Г) фиолетовый
(Р) есть
(С) красно-коричневые</td><td rowspan="3">27 / 29 / 2
(Г) зеленый
(Р) есть
(С) желтые</td><td rowspan="3">16 / 27 / 4
(Г) зеленый
(Р) нет
(С) темно-желто-коричневые</td><td>81 / 87 / 22
(Г) фиолетовый
(Р) есть
(С) желтые</td><td>81 / 62 / 9
(Г) фиолетовый
(Р) нет
(С) красно-коричневые</td><td>27 / 21 / 7
(Г) фиолетовый
(Р) нет
(С) желтые</td><td>108 / 83 / 13
(Г) фиолетовый
(Р) есть
(С) темно-желто-коричневые</td><td rowspan="3">1024 /
1024 /
229</td><td rowspan="3">25,00 /
33,74 /
17,21</td></tr>
<tr><td>36 / 61 / 16
(Г) фиолетовый
(Р) нет
(С) темно-желто-коричневые</td><td>144 / 155 / 27
(Г) зеленый
(Р) есть
(С) желтые</td><td>48 / 37 / 6
(Г) зеленый
(Р) нет
(С) желтые</td><td>81 / 87 / 26
(Г) зеленый
(Р) есть
(С) красно-коричневые</td></tr>
<tr><td>27 / 21 / 7
(Г) зеленый
(Р) нет
(С) красно-коричневые</td><td>9 / 7 / 2
(Г) зеленый
(Р) нет
(С) желтые</td><td>36 / 28 / 8
(Г) зеленый
(Р) есть
(С) темно-желто-коричневые</td><td>12 / 20 / 4
(Г) зеленый
(Р) нет
(С) темно-желто-коричневые</td><td>48 / 37 / 7
(Г) зеленый
(Р) есть
(С) темно-желто-коричневые</td></tr>
</table>

Таблица 4

Генетический контроль наличия ресничек на ложной перегородке коробочки, окраски гипокотиля и семян

Скрещивание		**Теоретическое** / практическое расщепление. Фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы										*n*	χ^2
Линии	Гены	F_1	P_1	P_2	новые								
гк-159 × гк-124	***CSB1 YSED1 f^e***	**27** / 147 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые		**1** / 8 (Г) светло-фиолетовый (Р) нет (С) пятнистые	**9** / 58 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые		**9** / 41 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые		**3** / 20 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые			**64** / 353	**14,07** / 6,04
					9 / 52 (Г) светло-фиолетовый (Р) есть (С) желтые		**3** / 13 (Г) светло-фиолетовый (Р) есть (С) пятнистые		**3** / 14 (Г) светло-фиолетовый (Р) нет (С) желтые				
гк-391 × гк-65	***sfbs1 CSB1 YSED1 ora1***	**108** / 66 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые	**36** / 30 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые	**3** / 1 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) крапчатые	**36** / 23 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые	**27** / 17 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые	**9** / 4 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые	**9** / 4 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) крапчатые	**12** / 7 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые			**256** / 178	**22,36** / 5,54
					9 / 6 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые		**3** / 2 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые		**3** / 2 (Г) зеленый (Р) есть (С) крапчатые		**1** / 0 (Г) зеленый (Р) нет (С) крапчатые		
гк-2 × гк-173	***sgh1 CSB1 ysed2***	**27** / 101 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые	**9** / 40 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые	**3** / 11 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые	**9** / 49 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые	**3** / 11 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые	**9** / 41 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые	**3** / 8 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые	**1** / 6 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые			**64** / 267	**14,07** / 7,97
гк-121 × гк-173	***rs1 CSB1 ysed2***	**27** / 90 (Р) есть (С) красно-коричневые	**3** / 9 (Р) нет (С) светло-желто-коричневые	**12** / 39 (Р) есть (С) желтые	**9** / 31 (Р) нет (С) красно-коричневые		**9** / 18 (Р) есть (С) светло-желто-коричневые		**4** / 16 (Р) нет (С) желтые			**64** / 203	**11,07** / 5,25

Окончание таблицы 4

Скрещивание		Теоретическое / практическое расщепление. Фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы										*n*	χ^2
Линии	Гены	F_1	P_1	P_2	новые								
гк-173 × гк-391	***sgh1 ysed2 sfbs1 YSED1***	**117** / 127 (Г) фиолетовый (С) желтые (Ц) окрашены	**39** / 29 (Г) зеленый (С) желтые (Ц) окрашены	**52** / 60 (Г) зеленый (С) желтые (Ц) белые	**27** / 27 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые (Ц) окрашены		**9** / 16 (Г) зеленый (С) красно-коричневые (Ц) окрашены		**12** / 10 (Г) зеленый (С) красно-коричневые (Ц) белые			**256** / 269	**11,07** / 9,30
гк-124 × гк-173	***f e sgh1 CSB1 ysed2***	**81** / 123 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые	**12** / 11 (Г) светло-фиолетовый (Р) нет (С) пятнистые	**9** / 10 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые	**27** / 45 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые	**27** / 38 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые	**9** / 12 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые	**27** / 35 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые	**9** / 9 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые			**256** / 348	**19,68** / 9,59
					3 / 1 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые	**36** / 43 (Г) светло-фиолетовый (Р) есть (С) пятнистые	**12** / 16 (Г) светло-фиолетовый (Р) есть (С) желтые	**4** / 5 (Г) светло-фиолетовый (Р) нет (С) желтые					
гк-173 × гк-53	***sgh1 ysed2 pbc3***	**81** / 123 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые (Ц) окрашены	**9** / 7 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые (Ц) окрашены	**12** / 4 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые (Ц) белые	**27** / 8 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые (Ц) окрашены	**27** / 15 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые (Ц) окрашены	**9** / 2 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые (Ц) окрашены	**27** / 14 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые (Ц) окрашены	**9** / 7 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые (Ц) окрашены			**256** / 104	**19,68** / 10,71
					3 / 2 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые (Ц) окрашены	**36** / 14 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые (Ц) белые	**12** / 3 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые (Ц) белые	**4** / 0 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые (Ц) белые					

влияния одного гена с плейотропным эффектом на проявление плейотропного эффекта другого гена. Также можно сделать вывод о том, что окраска семян *pf1* не определяется антоцианами, и ген *pf1* ингибирует (маскирует) действие этих генов в семенах.

В генотипе *s1s1* действие генов *ora1* и *rs1* не проявляется. Действие генов *s1* с *YSED1* и *ysed2* в семенах неразличимо.

Действие генов *sfbs1* и генов окраски семян *YSED1*, *ysed2* и *rs1*, а также *pbc3* с *ysed2* независимо.

Действие гена *sgh1* не зависит от генов *pf1*, *YSED1* и *ysed2*, так как они работают на разных стадиях онтогенеза.

Гены *YSED1*, *ysed2* и *rs1* не аллельны. Действие гена *YSED1* маскирует проявление генов *ora1*, *ysed2* и *rs1*, а гена *ysed2* – проявление гена *rs1*.

Ген *YSED1* маскирует проявление гена *pf1* в семенах, а тот в свою очередь – генов *ora1*, *ysed2* и *rs1*.

В семенах действие гена f^e маскируется любым из генов желтосемянности (*YSED1* > *pf1* >*ysed2* > *rs1* > f^e), гипокотиль при этом остается слабоокрашенным.

Нами было выявлено комплементарное действие генов *ora1* и f^e в семенах, которые становятся пятнистыми и крапчатыми.

В светло-желто-коричневых семенах ora1rs1 действие гена *ora1* маскируется геном *rs1*, в темно-желто-коричневых pf1ora1 – геном *pf1*, а в желтых семенах YSED1ora1 – геном *YSED1* (*YSED1* > *pf1* > *rs1* > *ora1*+f^e).

Ген *CSB1* работает независимо от генов *s1*, *sfbs1*, *pbc3*, f^e, *sgh1*, *pf1*, *yspf1*, *ora1*, *YSED1*, *ysed2* и *rs1*.

Во всех, кроме 4, скрещиваниях наследование генов было независимым. Нами было обнаружено только одно сцепление между генами *pf1* (аллели *pf1* и *pf1*-a^d) и *CSB1*, которое составляет 35 М (табл. 4). В первых двух скрещиваниях гены находились в цис-положении (избыток растений дикого типа и с семенами желтого оттенка с ресничками у коробочек), а у других двух – в транс-положении.

Всего нами было изучено наследование 14 генов. Два гена (f^e и *YSED1* = *Y1*) идентичны описанным в литературе, так как были идентифицированы в одних и тех же образцах (линиях), для двух других (*s1*, *pf1*) доказан аллелизм с аналогичными генами, описанными ранее. Семь генов имеют действие, сходное с известными ранее, но линии, несущие их, не сохранились или недоступны. Три гена (*sgh1*, *ora1* и *sps1*) идентифицированы нами впервые. Для двух генов (*s1* / *s1-2* и *pf1*/*pf1*-a^d) доказан множественный аллелизм.

ЛИТЕРАТУРА

Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н. Генетические коллекции важнейших сельскохозяйственных культур. Лен // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 303–330.

Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков льна // Сб. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 2011. Т. 167. С. 159–184

Тихомирова М.М. Генетический анализ. Л.: ЛГУ, 1990. 280 с.

Arny A.C. Breeding better flax varieties for Minnesota // Proc. of the Minnesota Academy of Science. 1936. P. 29–38.

Bhatty R. Nutrient composition of whole flaxseed and flaxseed meal // Flaxseed in Human Nutrition / Ed. S. Cunnne, L. Thompson. Champaign, Illinois. 1995. P. 22–42.

Comstock V.E., Ford J.H., Gimore E.C. Seed quality characters associated with the D-locus of flax, *Linum usitatissimum* L. // Crop Sci. 1969. V. 9. No. 4. P. 513–514.

Cui W., E.Kenaschuk E., Mazza G. Influence of genotype on chemical composition and rheological properties of flaxseed gums // Food Hydroc. 1996. V. 10. P. 221–227.

Dubois J., Harborne J., Bablom B., Plonka F. The inheritance of flower colors and anthocyanins in flax (*Linum usitatissimum* L.) // Ann. de L'amelioration de Plantes. INRA. 1979. V. 29. No. 3. P. 267−276.

Keijzer P., Metz P. Breeding of flax for Fibre Production in Western Europe // The Biol. and Process. of Flax. 1993. P. 33−66.

Mittapali O., Rowland G. Inheritance of seed color in flax // Crop. Sci. 2003.V. 43. P. 1945–1951.

Plonka F. La competition polinique ches le Lin cultive // Ann. de L'amelioration de Plantes, INRA, 1971. V. 21. No. 2. P. 179−220.

Plonka F., Anselme C. Les varietes de Lin et leur malades // Paris: INRA, 1956. P. 8−139.

Popescu F., Marinescu I. *Y1* – a dominant gene for yellow colour of oil flax seeds // Probleme de Genetica Teoretica si Aplicata. 1996. V. 28. No. 2. P. 99–106.

Rowland G.G, Wilen R. New trends in linseed breeding // Processing of the Bast Fibrous. 1998. P. 32−35.

Protocol for distinctness, uniformity and stability tests *Linum usitatissimum* L. UPOV // European Union Community Plant Variety Office. 2007. 23 p.

Shaw F.J.F., Khan A.R., Alan M. Studies in Indian oil-seeds. The Inheritance of characters in Indian linseed // Indian J. of Agricult. Sci. 1931. V. 1. P. 1−57.

Tammes T. The genetics of the genus Linum // Bull. Genet. 1928. V. 4. P. 1−36.

GENETIC CONTROL OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF SEEDLINGS, BOLLS, AND SEEDS IN FLAX (*Linum usitatissimum* L.)

E. Porokhovinova

N.I. Vavilov Reseach Institute of Plant Industry, St.-Petersburg, Russia,
e-mail: e.porohovinova@mail.ru

Summary

The inheritance of 14 genes has been studied by Mendelian genetic analysis. Five genes of six influencing hypocotyl color exert pleiotropic effects on other morphological characters: *s1*, yellow or green (*s1-2*) seeds, star-shaped white flower, and yellow anthers; *sfbs1*, white corolla of poorly pronounced star shape and yellow anthers; *pbc3*, star-shaped blue-tinged white flower and orange anthers; *pbc1*, blue-tinged white corrugated corolla and yellow anthers; f^e, spotted seeds, pale blue corolla, and gray anthers. The *sgh1* gene acts only in the hypocotyl. The *pf1* gene (alleles *pf1* and *pf1-a*^{d}) changes seed color from red-brown to various shades of yellow brown, also determining pink petals and orange anthers; *yspf1* acts only in the homozygote for allele *pf1-a*^{d}, changing seed color to yellow; *ora1* determines speckled seeds and has a pleiotropic effect on the orange color of anthers; *SPS1* inhibits seed speckles in the ora1/ora1 genotype. Nonallelic genes *YSED1* and *ysed2* determine yellow seeds, and *rs1*, light yellow-brown. *CSB1* controls the formation of cilia on boll septa. The interaction between most of these genes has been investigated. The *pf1* and *CSB1* genes demonstrate a 35-cM linkage.

Key words: *Linum usitatissimum*, flax genetic collection, genetic analysis, genes of morphological characters, seed color.

УДК 635.649:[631.524+631.524.84]:575.113.2

АНАЛИЗ СХЕМЫ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У *CAPSICUM ANNUUM* VAR. *ANNUUM* L.

© 2012 г. **О.О. Тимина**

Приднестровский государственный университет, Тирасполь,
Приднестровская Молдавская Республика, e-mail: otimina@mail.ru

Поступила в редакцию 10 января 2012 г. Принята к публикации 29 февраля 2012 г.

Представлены данные по выявленным координированным цепочкам хозяйственно ценных признаков (ХЦП) и кодирующим их доминантным аллелям, и показана структура их взаимосвязей в кластерах ХЦП по результатам эколого-генетической идентификации 16 ХЦП у *C. annuum* var. *annuum*. Методами многомерной статистики уточнен состав комплекса информативных аллельных эффектов, связанных с проявлением гетерозиса по товарному урожаю в изучаемых условиях.

Ключевые слова: *Capsicum annuum*, хозяйственно ценные признаки, регрессионно-кластерный анализ, эколого-генетическая теория полигенов, генные сети.

Селекционеру при создании новых сортов и гибридов для получения конкретных результатов нужно четко представлять при подборе пары для скрещивания насколько различаются родительские исходные формы и различаются ли вообще по составу аллелей хозяйственно ценных признаков (ХЦП). Поэтому актуальны методы, дифференцирующие комплекс ключевых аллелей растений, определяющих основные параметры ХЦП: продуктивности, качества плодов, продолжительности вегетационного периода, адаптивности к биотическим и абиотическим стрессорам и ряду других параметров. Интересные результаты в изучении генетических ресурсов в естественных и экспериментальных условиях получены в результате эвристических приемов сравнения матриц корреляции по структуре и силе связей – корреляционных плеяд (Терентьев, 1959; Ростова, 2009; Стасюк и др., 2011). Однако, уравнивая фенотипическое сходство с генетическим, метод корреляционных плеяд учитывает только значимые парные корреляции, а малые значения, также вносящие вклад в структуру связей, фактически не принимаются во внимание, хотя при изменении условий вклад их может существенно увеличиваться. Изучались и различные подходы по изучению генотипических корреляций количественных ХЦП, включая генотипические корреляции в одномерном (Жученко, Нестеров, 1976; Сизиков, 1983; Жученко, 2001) и в многомерном (Efimov *et al*., 2005) пространствах, на основе имеющихся моделей. В то же время с помощью предложенных моделей выявить отличия аллельных эффектов ХЦП у растений, использующихся для скрещивания, затруднительно. С помощью регрессионно-кластерного анализа были дифференцированы генотипы, признаки и аллели по доминантным эффектам (Timina *et al*., 2004) . Цель данного исследования – изучение в кластерах ХЦП структуры взаимосвязей доминантных аллелей и уточнение состава комплекса информативных аллельных эффектов, связанных с проявлением гетерозиса в изучаемых условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На основе 5 генотипов перца (сорта Добрыня Никитич, Колобок Прометей, линии Л 48, Л 49) выполняли диаллельные скрещивания по схеме [1/2p(p+1)] (необогреваемые пленочные теплицы, центральная часть Приднестровского региона, 2004 г.). В следующем сезоне

выращивали растения родительских форм и гибридов F_1 согласно общепринятым рекомендациям для культуры. В соответствии со схемой рендомизированных блоков 50-суточную рассаду высаживали (в двух повторностях по 10 растений в каждом варианте) в открытый грунт и необогреваемую пленочную теплицу. Проводили регрессионный анализ и определяли генетическую составляющую признака, используя показатели вариации и ковариации по параметру W_r+V_r. Кластеризация группировала идентичные показатели с остаточным доминированием, сопоставляя их у одного и того же набора гибридов F_1 и их родительских форм в различных средах. Регрессионно-кластерный анализ, оценку степени идентичности эффектов доминирования соответствующих аллелей ХЦП и коррелированности ее с эффектом гетерозиса у 16 ХЦП для каждой среды проводили, как описано ранее (Тимина, Рябова, 2010, 2011). Для большей наглядности предварительно нормализованные данные представили в корреляционной матрице и визуализировали их многомерным шкалированием, сопоставляя с кластеризацией. Все этапы обработки данных проводились согласно пакету Statistica 6,0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ схемы взаимосвязей доминантных аллелей ХЦП у *C. annuum* var. *annuum*

Проанализированные корреляции между аллелями, проявляющими доминантные эффекты и кодирующими соответствующие ХЦП в кластерах у овощного перца, показали варьирование структуры взаимосвязей в меняющихся условиях среды (табл. 1). Для 8 признаков, которые являются составляющими элементами продуктивности: высота куста, количество плодов с растения, товарный урожай, а также масса, длина, диаметр, индекс и толщина стенки плода, – в изменчивости знака показателей коэффициента корреляции обнаружилась определенная закономерность. Для подавляющего большинства изучаемых признаков изменчивость характеризовалась переопределением знака корреляции и величины параметра корреляции в заданном пределе, которые количественно совпадали (табл. 2). Например, выраженность признака «высота куста» в условиях пленочной теплицы определялась 6 межаллельными и межкластерными коэффициентами корреляции с отрицательным знаком и 2 – с положительным. В условиях открытого грунта этот же признак контролировался полигенами ХЦП, взаимодействия которых характеризовались только одной отрицательной межаллельной межкластерной корреляцией, т. е. суммарное количество такого типа корреляций уменьшилось на 5 единиц. Одновременно количество корреляций в этих же кластерах с положительными коэффициентами увеличилось также на 5 единиц. Если отобразить данную взаимосвязь графически, то она определяется как функциональная ($r = –1$, при $p = 0{,}05$) (рис. 1). Таким образом, формирование признака обуславливалось балансом между взаимодействиями разнонаправленных межаллельных, межкластерных корреляций и их параметрами, а лимитирующие факторы среды могли служить триггерными сигналами к переопределению.

При этом сравнение лимитирующих факторов необогреваемой пленочной теплицы и открытого грунта, в которых выращивались растения, выявило только частичное их перекрывание. В условиях пленочной необогреваемой теплицы основными лимитирующими факторами для продуктивности являлись высокие температуры в период цветения–плодообразования, а также гнили плодов в период 3-й фенофазы в условиях повышенной влажности и постепенного понижения температуры; в открытом грунте – высокие температуры с частичным дефицитом влаги в начале вегетации, задерживающие начало 1-й фенофазы, перепады влажности и температур, жара в период цветения, а также болезни: вертициллезное и столбурное увядание, гниль плодов, которые отмечались в период 3-й фенофазы. Таким образом, условия выращивания характеризовались как общими лимитирующими факторами (жара, болезни), так и специфичными (дефицит влаги, перепады температур и их сочетание), что, возможно, обусловливает и успешность селекции по комплексу факторов при удачном выборе ключевых признаков.

Зафиксирована также дифференцированная изменчивость суммарного показателя коэффициента корреляции для каждого признака адекватно среде по знаку и величине показателя: в

Таблица 1

Варьирование структурных связей в кластерах ХЦП
у аллелей с доминантными эффектами в зависимости от условий выращивания

Признак	Условия выращивания	Параметры корреляционных взаимосвязей доминантных аллелей у исследованных кластеров ХЦП
Высота куста	Пленочная теплица	→ (0,57) Длина – индекс плода → (–0,07) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,2) диаметр плода → (–0,14) высота куста → (0,22) гниль плода → (0,19) средняя и товарная масса плода → (–0,01) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,48) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,3) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,06) Длина – индекс плода → (0,75)* урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,44) диаметр плода → (–0,42) высота куста → (0,29) гниль плода → (0,02) средняя и товарная масса плода → (0,44) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,34) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,23) камерность – длина 1-й фенофазы
Количество плодов	Пленочная теплица	→ (0,67)* Длина – индекс плода → (–0,22) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,37) диаметр плода → (0,04) высота куста → (–0,1) гниль плода → (0,29) средняя и товарная масса плода → (0,13) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,58) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,14) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,42) Длина – индекс плода → (–0,15) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,14) диаметр плода → (0,65)* высота куста → (–0,06) гниль плода → (0,08) средняя и товарная масса плода → (–0,43) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,01) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,03) камерность – длина 1-й фенофазы
Товарный урожай	Пленочная теплица	→ (0,28) Длина – индекс плода → (0,05) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,17) диаметр плода → (0,18) высота куста → (0,23) гниль плода → (0,34) средняя и товарная масса плода → (–0,09) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,45) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,47) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,68)* Длина – индекс плода → (–0,25) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,1) диаметр плода → (–0,26) высота куста → (0,34) гниль плода → (–0,74)* средняя и товарная масса плода → (–0,49) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,28) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,21) камерность – длина 1-й фенофазы
Масса плода	Пленочная теплица	→ (–0,42) Длина – индекс плода → (0,41) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,03) диаметр плода → (0,53) высота куста → (0,61) гниль плода → (0,22) средняя и товарная масса плода → (–0,38) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,14) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,42) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (–0,08) Длина – индекс плода → (–0,30) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,01) диаметр плода → (–0,16) высота куста → (–0,83)* гниль плода → (–0,03) средняя и товарная масса плода → (–0,05) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,19) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,11) камерность – длина 1-й фенофазы
Длина плода	Пленочная теплица	→ (0,41) Длина – индекс плода → (–0,15) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,35) диаметр плода → (–0,53) высота куста → (0,22) гниль плода → (–0,4) средняя и товарная масса плода → (0,18) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,0) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,67) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,5) Длина – индекс плода → (0,1) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,02) диаметр плода → (–0,57) высота куста → (0,15) гниль плода → (–0,67)* средняя и товарная масса плода → (–0,34) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,09) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,01) камерность – длина 1-й фенофазы

Окончание таблицы 1

Признак	Условия выращивания	Параметры корреляционных взаимосвязей доминантных аллелей у исследованных кластеров ХЦП
Диаметр плода	Пленочная теплица	→ (–0,48) Длина – индекс плода → (0,37) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,20) диаметр плода → (0,44) высота куста → (0,67)* гниль плода → (0,47) средняя и товарная масса плода → (–0,34) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,24) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,27) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (–0,22) Длина – индекс плода → (–0,51) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,07) диаметр плода → (–0,07) высота куста → (–0,35) гниль плода → (–0,25) средняя и товарная масса плода → (0,09) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,79) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,23) камерность – длина 1-й фенофазы
Индекс плода	Пленочная теплица	→ (0,56) Длина – индекс плода → (–0,36) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,31) диаметр плода → (–0,6) высота куста → (–0,20) гниль плода → (–0,46) средняя и товарная масса плода → (0,37) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,08) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,3) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,52) Длина – индекс плода → (0,28) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,03) диаметр плода → (–0,42) высота куста → (0,28) гниль плода → (–0,47) средняя и товарная масса плода → (–0,35) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,39) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,08) камерность – длина 1-й фенофазы
Толщина стенки плода	Пленочная теплица	→ (–0,18) Длина – индекс плода → (0,45) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,06) диаметр плода → (0,38) высота куста → (0,42) гниль плода → (0,38) средняя и товарная масса плода → (–0,22) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,11) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,54) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (–0,19) Длина – индекс плода → (–0,25) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,42) диаметр плода → (–0,31) высота куста → (–0,19) гниль плода → (–0,03) средняя и товарная масса плода → (0,16) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,04) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,33) камерность – длина 1-й фенофазы

условиях теплицы отрицательные взаимосвязи преобладали; хотя признак «товарный урожай» и варьировал по величине показателя корреляции, но знак ее не изменялся в обеих средах; у признака «длина плода» регуляторная связь практически не варьировала по величине и знаку при смене лимитирующих факторов. Суммарные показатели корреляции в обеих средах практически совпали по знаку и величине (табл. 2).

Анализ взаимосвязи эффектов доминантных аллелей в кластерах ХЦП с эффектом гетерозиса в зависимости от условий выращивания

Структура взаимосвязи между степенью идентичности доминантных аллелей ХЦП и эффектом гетерозиса по этим признакам представлена на рис. 2 по нормализованным данным табл. 3. Согласно выполненной кластеризации для условий теплицы (рис. 2, I) получено 3 группы сгущений, где отдельным кластером выступают переменные 1, 5 и 6, среди которых эффект гетерозиса (1) и степень идентичности доминантных аллелей кластеров «высота куста» (5) и «гниль плодов» (6). Остальные переменные оказывают групповое воздействие на выраженность гетерозиса. Устойчивость полученных разбиений подтверждена диаграммой многомерного шкалирования этих же показателей (рис. 2, III). В условиях открытого грунта наблюдалась аналогичная картина: получен один кластер с тремя переменными, куда попадает и параметр гетерозиса, а остальные пере-

Таблица 2

Структура изменчивости корреляционных связей в кластерах ХЦП
в зависимости от условий выращивания (по данным табл. 1)

Признак	Изменчивость знаков и показателей коэффициентов корреляции *r* в 9 кластерах ХЦП				Количество переопределенных **r** в кластерах	Суммарный показатель **r** в среде с учетом знака корреляции	
	открытый грунт (I)		пленочные укрытия (II)				
	П	В	П	В		I	II
Высота куста	1	8	6	3	5	2,15	–0,22
Количество плодов на растении	4	5	5	4	1	0,41	–0,28
Товарный урожай	7	2	4	5	3	–1,31	–0,1
Масса плода	8	1	4	5	4	–1,54	0,44
Длина плода	3	6	3	6	0	–0,71	0,75
Диаметр плода	7	2	5	4	2	0,42	–2,26
Индекс плода	4	5	5	4	1	0,28	–0,6
Толщина стенки плода	7	2	4	5	3	–1,52	0,37
∑	41	31	36	36	19	–1,82	–1,9

Примечание. П – количество переполюсовок, изменений знака *r* на противоположный; В – количество *r* с варьирование величины в пределах $0 \le r \le 1$.

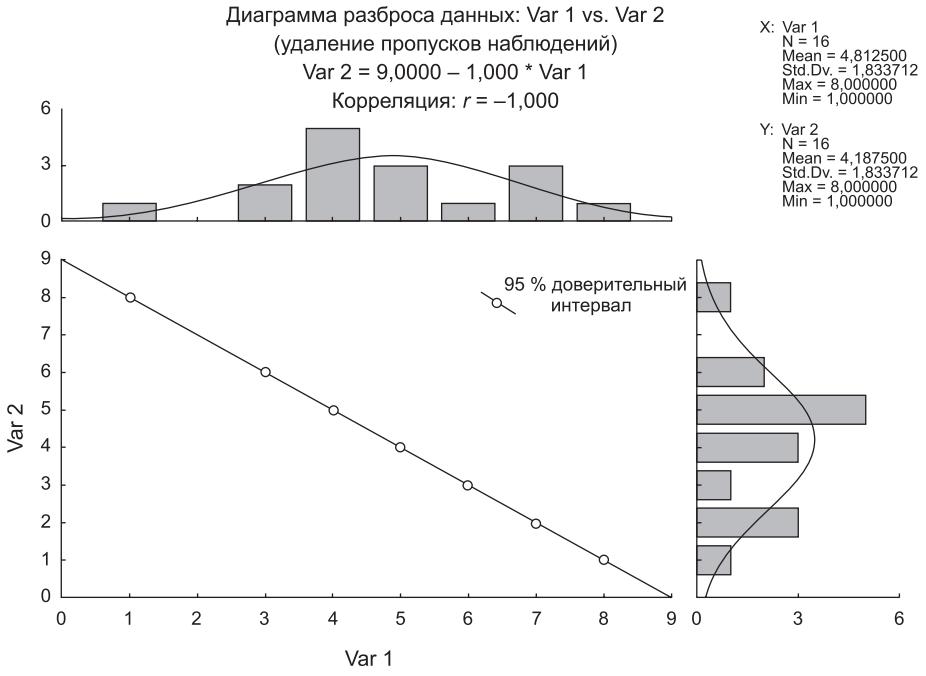


Рис. 1. Диаграмма взаимосвязи, характеризующая изменчивость знака показателей коэффициентов корреляции в кластерах ХЦП (по данным табл. 2).

менные воздействуют групповым эффектом на его выраженность. Многомерное шкалирование переменных также подтверждает результаты кластеризации для условий открытого грунта (рис. 2, IV). Но состав кластера, куда входит переменная «эффект гетерозиса», в новых условиях обновился: переменная идентичность аллелей кластера «высота куста» сменилась на

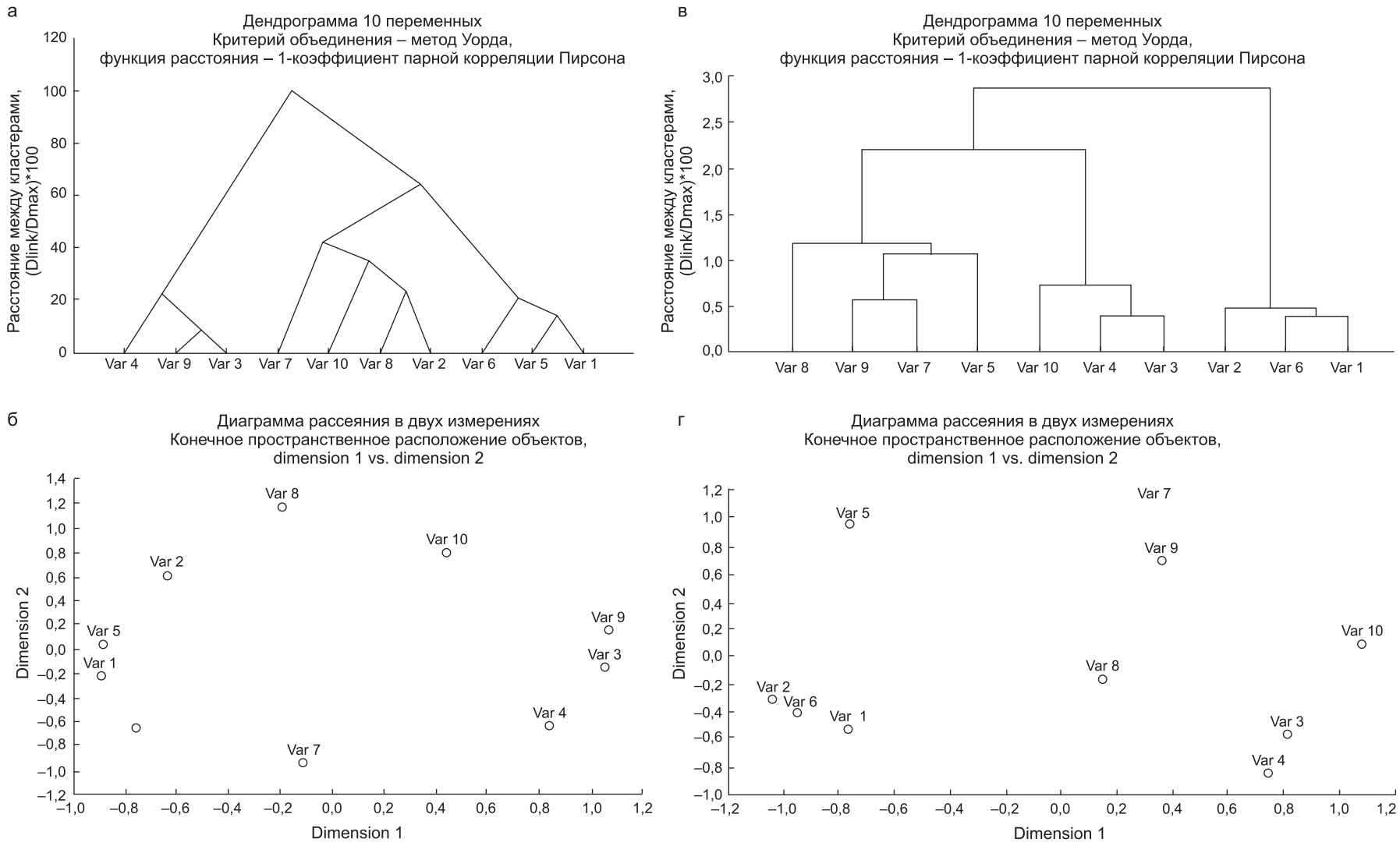


Рис. 2. Сравнительное распределение показателей взаимосвязи эффекта гетерозиса по товарному урожаю и степени идентичности доминантных аллелей ХЦП двумя методами (методом кластеризации (а и в), методом двумерного шкалирования (б и г)) в условиях пленочной теплицы (а и б) и открытого грунта (в и г).

Примечание. Кодировки переменных представлены в табл. 3.

Таблица 3

Нормированные показатели взаимосвязей эффекта гетерозиса по товарному урожаю у гибридов F_1 и степени идентичности эффекта доминантных аллелей ХЦП

Комбинация скрещивания	Эффект гетерозиса, Var 1	Показатели степени идентичности эффектов доминантных аллелей в кластерах с кодировкой Var 2–Var 10								
		Длина – индекс плода Var 2	Общий – товарный урожай – количество плодов, Var 3	Диаметр плода, Var 4	Высота куста, Var 5	Гниль плодов, Var 6	Средняя – товарная масса плода, Var 7	Продолжительность 2-й и 3-й фенофаз, Var 8	Толщина стенки плода – увядание, Var 9	Продолжительность 1-й фенофазы – камерность плодов, Var 10
а) Пленочная теплица										
Л48 × Прометей	2,04	0,47	–0,58	–0,58	–0,58	–0,58	–0,58	–0,58	–0,58	1,52
Колобок × Прометей	1,46	–0,87	0,73	–0,87	–0,87	–0,87	–0,87	0,33	0,33	1,53
Л49 × Прометей	2,27	0,29	–0,02	–0,62	–0,62	–0,62	–0,62	–0,62	–0,62	1,20
Добрыня Никитич × Прометей	1,88	–1,00	0,96	0,96	–0,95	–0,95	0,004	–0,95	0,004	0,004
Колобок × Л48	1,75	–0,69	–0,05	–0,69	–0,69	–0,69	1,23	–0,69	–0,69	1,23
Л49 × Л48	2,08	0,46	–0,02	–0,98	–0,98	–0,98	0,46	0,46	–0,98	0,46
Л49 × Колобок	2,44	–0,70	0,26	–0,70	–0,70	–0,70	–0,70	0,02	0,02	0,75
Добрыня Никитич × Колобок	2,47	–0,69	0,24	–0,69	–0,69	0,70	0,01	–0,69	–0,69	0,01
Добрыня Никитич × Л49	2,77	–0,02	–0,18	–0,51	–0,51	–0,51	–0,02	–0,51	–0,51	–0,02
Добрыня Никитич × Л48	2,25	0,15	–0,75	–0,75	–0,75	–0,75	0,15	1,04	–0,75	0,15
Б) Открытый грунт										
Л48 × Прометей	2,18	0,28	–0,66	–0,66	–0,66	1,22	–0,66	–0,66	0,28	–0,66
Колобок × Прометей	1,18	–0,74	–0,74	–0,74	1,45	–0,74	1,45	–0,74	0,36	–0,74
Л49 × Прометей	0,72	0,15	–0,90	–0,90	–0,90	–0,90	1,21	–0,90	1,21	1,21
Добрыня Никитич × Прометей	1,56	–0,75	–0,77	–0,77	–0,77	–0,77	1,01	–0,77	1,01	1,01
Колобок × Л48	1,77	–0,62	–0,62	1,27	–0,62	–0,62	–0,62	–0,62	–0,62	1,27
Л49 × Л48	2,45	1,00	–0,53	–0,53	–0,53	–0,53	–0,53	–0,53	0,24	–0,53
Л49 × Колобок	1,07	–0,74	–0,74	–0,74	1,49	–0,74	1,49	–0,74	0,38	–0,74
Добрыня Никитич × Колобок	1,59	–0,72	–0,72	–0,72	–0,72	–0,72	1,71	0,50	0,50	–0,72
Добрыня Никитич × Л49	0,52	–1,47	0,78	0,78	–1,37	–1,37	0,78	–0,30	0,78	0,78
Добрыня Никитич × Л48	2,59	–0,43	–0,43	–0,43	–0,43	–0,43	–0,43	–0,43	0,88	–0,43

переменную идентичность аллелей кластера «длина плода–индекс плода». В обоих условиях болезни плодов имели место, что обусловило стабильный вклад переменной «степень идентичности доминантных аллелей» из кластера «гниль плодов» для эффекта гетерозиса по товарному урожаю.

Полученные результаты позволяют смоделировать (рис. 3) вклад каждой переменной для случая селекции на гетерозис по товарному урожаю, если поставлена задача получения универсального гибрида для обоих условий. Представленные результаты с учетом выбранных генотипов свидетельствуют о том, что для успешного создания универсального гибрида, проявляющего эффект гетерозиса по товарному урожаю при развитии болезней плодов, первоочередным объектом отбора должна явиться

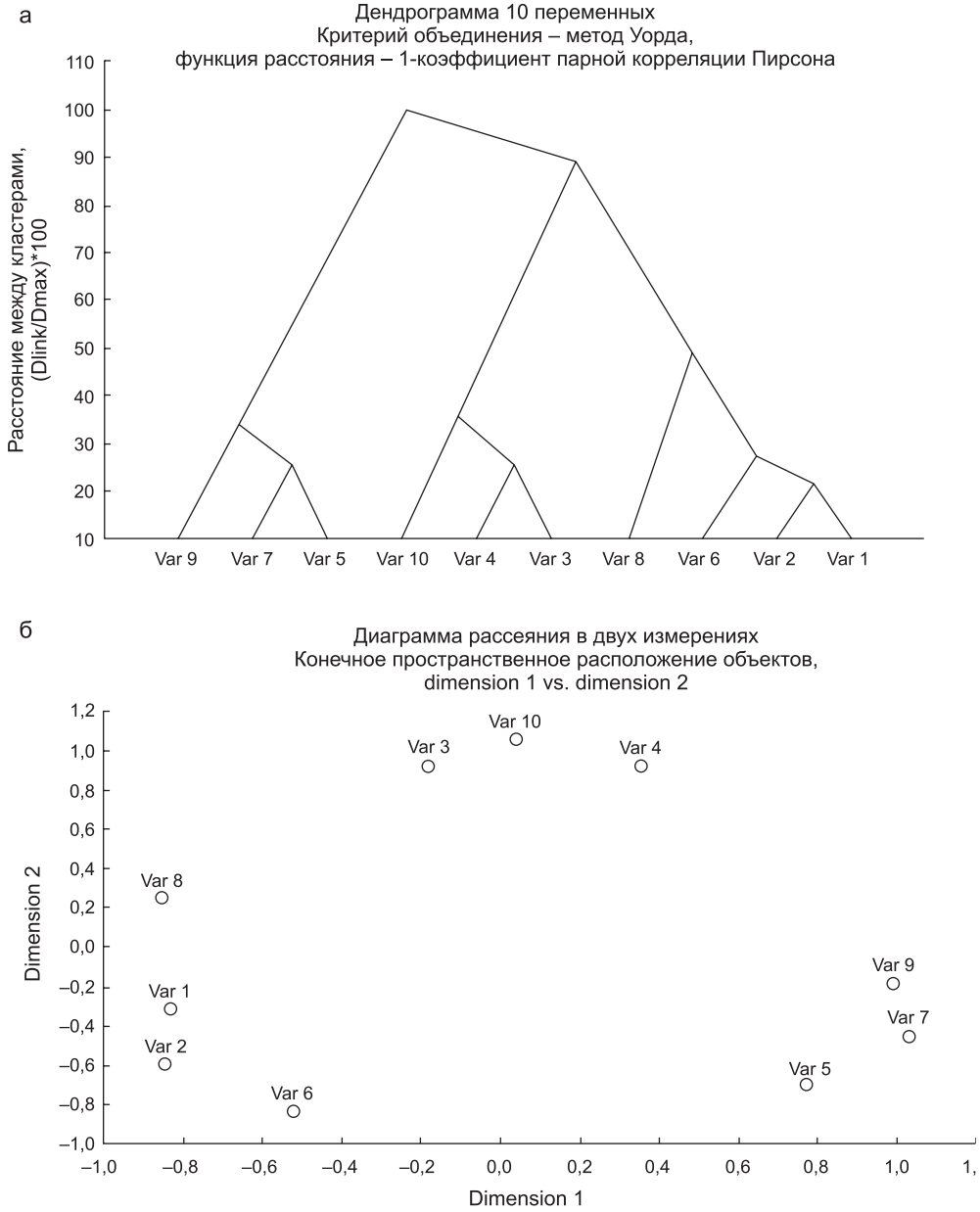


Рис. 3. Моделирование двумя методами (а, б) взаимосвязи эффекта гетерозиса по товарному урожаю и степени идентичности доминантных аллелей ХЦП для универсального гибрида перца, предназначенного для выращивания как в условиях пленочной теплицы, так и открытого грунта.

а – метод кластеризации; б – метод двумерного шкалирования.

степень идентичности доминантных аллелей в кластерах «длина – индекс плода», «продолжительность 2 и 3-й фенофаз» и «гниль плодов». Но поскольку у переменных функциональная связь между знаками корреляций, следует учесть и групповое воздействие остальных переменных на проявляемый эффект гетерозиса.

Проведенный анализ позволяет обсудить следующие вопросы: разрешающую способность регрессионно-кластерного анализа, возможную структурную организацию полигенов ХЦП и уточнение генетических механизмов проявления гетерозиса.

ОБСУЖДЕНИЕ

В работе использовался генетический параметр Wr + Vr, применяемый Хейманом (Hayman, 1954) в регрессионном анализе диаллельных скрещиваний. Этот генетический параметр коррелирует со средними значениями признака при условии определения его аддитивно-доминантной генетической системой и отображает направление доминирования, а значит и наличие самих долей доминантных аллелей, поскольку свойство (направление) не может существовать без объекта (доли доминантных аллелей), им обладающего. Применяя этот параметр при необходимости, у каждого генотипа находят теоретически возможное содержание доминантных аллелей, используемых в скрещиваниях (Федин и др., 1980). Поскольку, как показал предварительный анализ (Тимина, Рябова, 2010), имели место эпистаз и зависимое распределение генов у родительских форм, это означало, что линия регрессии наклонена к параболе Wr/Vr не под углом 45° и отличается от линии единичного наклона. Следовательно, визуализацию взаимосвязей линейно нормированных параметров $W_г + V_г$ в этом случае необходимо проводить только непараметрическим методом, отказавшись от графиков Хеймана. Для этого использованы методы многомерных анализов – кластеризация и многомерное шкалирование, которые объективно группируют и сравнивают близость объектов, согласно их реальным параметрам. Кроме того, сравнение параметров одних и тех же генотипов в разных средах, а не между собой в одной среде (т. е. не в одной плоскости), определяет не абсолютные показатели, а относительные, но устанавливаемые и характерные для изучаемых условий, что позволяет выявить отличия у генотипов по долям доминантных аллелей. Более того, такой подход позволяет избежать эффекта шкалирования, имеющего место на графиках Хеймана (Драгавцев, Драгавцева, 2011), так как группировка объектов производится по принципу близости расстояний, а не их сравнения на линии регрессии. При этом объектом кластеризации выступали генотипы, признаки и среды, а признаковым пространством – параметр Wr + Vr, аллели с доминантными эффектами. Анализ показал, что формирование полигенного признака обусловлено комплексной взаимосвязью с доминантными аллелями в соответствующих кластерах ХЦП и при уточнении структуры взаимосвязей 8 ХЦП: высота куста, количество плодов с растения, товарный урожай, масса плода, длина, диаметр, индекс плода и толщина стенки плода – подтвердил полигенный контроль признаков, зависящий от экологических факторов.

Предлагаемый регрессионно-кластерный анализ уточняет и структуру организации полигенов ХЦП. Об этом свидетельствует наличие функциональных межкластерных и межаллельных связей, действующих по принципу: сколько убудет, столько прибудет. Функциональная связь – показатель наличия группы координированно экспрессирующихся генов с общей функцией – формированием признака, т. е. свидетельствует о структуре организации полигенов ХЦП в виде генной сети (ГС) и соответствует ее определению (Колчанов и др., 2000; Ананько, 2008). При этом выявленные межкластерные и межаллельные связи, в свою очередь, представляют собой общую упрощенную схему регуляторных контуров ГС продуктивности без детальной молекулярной расшифровки, где положительные связи знаменуют переход к новой функции в новых условиях, а отрицательные взаимосвязи выступают регуляторными стабилизаторами. Об этом свидетельствует суммарный коэффициент межкластерной и межаллельной корреляции для условий теплицы и открытого грунта, который определился как отрицательный и почти одинаковый по абсолютной величине, что подтверждает стабильность ГС продуктивности и соответствует определению регуляторной отрицательной связи ГС. Возможно, в состав ГС

продуктивности могут входить кроме мобильных полигенов и более стабильные олигогены. В нашем случае такими генами-кандидатами могут оказаться аллели кластера длина – индекс плода, меняющие знак взаимосвязи, но не ее величину в зависимости от условий.

Эколого-генетическая теория (Драгавцев и др., 1984; Драгавцев, 2003; Чесноков и др., 2008) обосновывает функционирование полигенов ХЦП и переопределение компонентов при смене лимитирующих факторов среды, рассматривая организацию полигенных признаков по модульному принципу. Модуль состоит из трех взаимосвязанных признаков: результирующего и двух компонентных. В свою очередь, модули подразделяются по значимости на более высокие и низкие ранги. Следовательно, если основываться на модели ГС с позиций эколого-генетической организации полигенных признаков растений, то последние будут представлять собой глобальную ГС соответствующих модулей ХЦП и подсетей взаимосвязанных иерархически компонентных признаков. В зависимости от конкретной среды ГС полигенов компонентных признаков одновременно являются регуляторами ГС результирующего признака. Информация о лимитирующих факторах среды, нормы реакции признаков, состава ГС, определяющей признак, и эффекта переопределения доминантных аллелей ХЦП позволяет моделировать конечную функцию – формирование признака в моделируемом пространстве.

Многокомпонентная иерархическая организация ХЦП предполагает детальное изучение функционирования комплекса полигены–ХЦП–среда. Поэтому исследования этого комплекса целесообразно начинать с первичного выявления координированных цепочек ХЦП на основе генетически обусловленных корреляционных взаимосвязей, отображающих общую схему структуры регуляторных контуров ГС полигенов в конкретной среде. Полученные результаты свидетельствуют о том, что эффект гетерозиса – это адекватный ответ глобальной ГС модулей ХЦП на изменение среды. Знание общей структуры взаимосвязей облегчает понимание вклада частных составляющих элементов в проявление эффекта гетерозиса и его возможное моделирование, который, по всей видимости, представляет собой баланс между ближайшими переменными, вносящими основной вклад в эффект гетерозиса и остальными, оказывающими на него групповое разнонаправленное воздействие. С этих позиций явление гетерозиса представляется только частным случаем общей работы ГС полигенов.

ЛИТЕРАТУРА

Ананько Е.А. Разработка технологии реконструкции и компьютерного анализа генных сетей и ее применение в биологических исследованиях: Дис. … канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН, 2008. 229 с.

Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.: ВИР, 2003. С. 1–35.

Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720–723.

Драгавцев В.А., Драгавцева Е.В. Механизм сдвигов доминирования количественных признаков яровой пшеницы в разных географических точках // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 691–686.

Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М.: Изд-во РУДН, 2001. Т. 2. С. 808–823.

Жученко А.А, Нестеров В.С. и др. Использование генетических параметров в селекционном процессе для культуры томатов // Генетика и селекция количественных признаков. Киев, 1976. С. 120–130.

Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колпаков Ф.А. и др. Генные сети // Молекуляр. биология. 2000. Т. 34. С. 533–544.

Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 307 с.

Сизиков А.П. Изменчивость генотипических корреляций количественных признаков яровой пшеницы и ее роль в селекции: Автореф. … канд. с.-х. наук. Новосибирск, 1983. С. 1–24.

Стасюк А.И., Железнова Н.Б., Железнов А.В. Корреляционный анализ некоторых видов амаранта (*Amaranthus* L.) // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 1. С. 173–182.

Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. Вып. 9. № 2. С. 138–141.

Тимина О.О. Идентификация доноров раннеспелости овощного перца *Capsicum annuum* L. регрессионно-кластерным анализом // Овочівництво і баштанництво. 2005. Вип. 51. С. 264–281.

Тимина О.О., Рябова А.С. Об идентификации ключевых аллелей хозяйственно ценных признаков у овощного перца *Capsicum annuum* L. регрессионно-кластерным анализом // С.-х. биология. 2010. № 1. С. 40–50.

Тимина О.О., Рябова А.С. Закономерности проявления гетерозиса у овощного перца *Capsicum annuum* L. в зависимости от степени идентичности ключевых аллелей хозяйственно ценных признаков // С.-х. биология.

2011. № 1. С. 66–75.
Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В. Статистические методы генетического анализа. М.: Колос, 1980. С. 85–111.
Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бернер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Докл. АН. 2008. Т. 418. № 5. С. 693–696.
Efimov V.M., Kovaleva V.Y., Markel A.L. A new approach in the study of genetic variability of complex characters // Heredity. 2005. 84. P. 101–107.
Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses // Genetics. 1954. V. 39. No. 3. P. 789–809.
Timina O.O., Tsykaliuk R.A., Orlov P.A. The identification of genotypes quantitative characters by regressive cluster analysis // Capsicum and Eggplant Newslett. 2004. V. 23. P. 37–40.

RELATIONSHIPS AMONG GENES FOR COMMERCIALLY VALUABLE TRAITS IN *C. annuum* var. *Annuum* L.: PATTERN CONSTRUCTION AND ANALYSIS

O.O. Timina

Shevchenko Transnistrian State University, Tiraspol, Transnistria,
e-mail: otimina@mail.ru

Summary

Summarized data are presented to identify coordinated chains of commercially valuable characters (CVCs) and the corresponding alleles. A conceptual diagram of their relationships based on ecological and genetic identification of 16 CVCs in *C. annuum var. annuum* is shown. The structure of the complex of informative allele effects associated with heterosis for the marketable yield character has been refined by multivariate statistics.

Key words: *Capsicum annuum var. annuum* L., vegetable pepper, regression-cluster analysis, commercially valuable characters, ecogenetic theory of polygenes, gene network.

УДК 575.4.42: 633.111

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ СОРТООБРАЗУЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ У САМООПЫЛИТЕЛЕЙ*

© 2012 г. **В.В. Сюков**

ГНУ Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова Россельхозакадемии, Безенчук, Россия,
e-mail: vsyukov@mail.ru, samniish@samtel.ru

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 22 февраля 2012 г.

Представлены результаты экспериментальной проверки методов оценки сортообразующей способности у самоопыляющихся культур на примере мягкой пшеницы. Выявлены предполагаемые доноры общей сортообразующей способности (ОСС) в коллекции яровой (Экада 6, Прохоровка, Тулайковская 10) и озимой (Эритроспермум 30238, Одесская 117, Панацея, Дея) мягкой пшеницы.

Ключевые слова: пшеница, генетика, селекция, сортообразующая способность.

«Непрерывное перекомбинирование под контролем естественного отбора, – писал И.И. Шмальгаузен (1968), – ведет к выделению наиболее жизненных генетических сочетаний – «адаптивных пиков». В этих сочетаниях доминирующая роль принадлежит всегда малым «физиологическим» мутациям. В генетическом отношении наиболее жизненные особи являются наиболее «сбалансированными генетическими системами» … Внесение чуждых элементов путем скрещивания с другими локальными формами может привести к частичному разрушению установившейся системы, к резкому возрастанию изменчивости и к появлению многочисленных маложизнеспособных гибридных особей». Поэтому многие селекционеры либо остерегаются привлекать в гибридизацию сорта, резко отличающиеся от местного экотипа, либо прибегают к дополнительным приемам, снимающим негативные эффекты эколого-географической удаленности родительских форм.

В.А. Ильин (1970) указывает, что при соединении далеких эколого-географических групп надо проводить скрещивания двух типов: предварительные – с целью создания линий для последующих скрещиваний, и окончательные – для объединения полученных линий. То есть речь идет о сложной ступенчатой гибридизации (ССГ), разработанной саратовскими селекционерами (Шехурдин, 1946; Мамонтова, Ильина, 1967), сущность которой заключается в том, что полученные в результате эколого-географически отдаленных или межвидовых скрещиваний перспективные линии, характеризующиеся рядом положительных признаков, вновь скрещиваются с лучшими селекционными сортами или гибридными формами, имеющими другие положительные свойства, отсутствующие у первых. При этом не отрицаются возможность и желательность трансгрессивного улучшения этих признаков. Л.Г. Ильина (1970) считает, что быстрее и надежнее можно достичь успеха от скрещивания форм, у которых желательный признак недостаточно ясно выражен, но вместе с тем склонен к дальнейшему развитию.

С точки зрения современных генетических знаний основной задачей первого этапа ССГ является создание блока коадаптированых генов, сконцентрированных в слаборекомбинируемых участках хромосом и поэтому с высокой частотой передающихся потомству сцепленно.

Наличие феномена неравномерности кроссоверных обменов по длине хромосомы известно давно (Жученко, Король, 1985; Жученко, 2001).

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

Сегментоспецифичность частоты кроссоверов показана на арабидопсисе (Schmidt *et al*., 1995), ячмене, ржи (Жученко, 2001; Chen *et al*., 2008), пшенице (Delaney *et al.*, 1995a, b; Gill *et al*., 1996a, b; Sidhu *et al*., 2008), а также на животных (Federico, 2006) и человеке (Ansari-Lari, 1996).

При анализе распределения молекулярных маркеров по хромосомам 1 гомеологичной группы мягкой пшеницы и *Aegilops tauschii* K.S. Gill с соавт. (1996a) определили, что большая часть маркеров (86 %) представлена в 5 кластерах, составляющих лишь 10 % физической длины хромосом. На хромосомах 5 гомеологичной группы *Triticum aestivum* крупные прицентромерные сегменты, составляющие ≈ 20 % длины хромосом, полностью лишены маркеров. На большей части длинного плеча хромосомы 5B картированные локусы сконцентрированы в трех кластерах, суммарная длина которых ≈ 18 % общей длины хромосомы (Gill *et al*., 1996b). Построена детальная карта одного высокорекомбинантного участка хромосомы 5BL, составляющего всего 4 % длины плеча и 30 % рекомбинантной активности всей хромосомы (Faris *et al*., 2000). Единица генетической длины (1 сМ) соответствует 118 т.п.н. в богатых генами участках и лишь 22 т.п.н. в прицентромерных участках (Gill *et al*., 1996b).

Такая структура генетических карт хорошо объясняет феномены эмпирически полученных селекционных форм с высокой так называемой «сортообразующей способностью». Термин «сортообразующая способность» применяется селекционерами (Катаржин, 1970; Рабинович, 1972; Зыкин, Савицкая, 1977; Мережко, 1994) в отношении форм, выявляемых при анализе генеалогий коммерческих сортов. Эти формы могут рассматриваться как доноры блоков коадаптированных генов. Близкий к этому понятию термин Parental breeding value (PBV) введен в рамках популяционной генетики J.L. Lush (1935) для оценки племенной ценности животных-производителей. Именно в области генетики и селекции животных методики PBV нашли широкое применение. Белорусский ученый Б.Ю. Анощенко предложил использовать этот термин применительно к самоопыляющимся растениям (ячмень) и использовать не среднестатистические оценки потомства, а размер селекционно значимой части потомства (Anoshenko, 1998). Этот метод на яровой пшенице апробирован Н.В. Давыдовой (2011). A.M. Bauer и J. Léon (2008) смоделировали различные сценарии по комплексу признаков с разной степенью наследуемости и различной формой наследования. Был сделан вывод, что метод PBV дает возможность существенно повысить эффективность прогноза потомства.

Из почти вековой практики селекции яровой мягкой пшеницы на родине сложной ступенчатой гибридизации хорошо видна поэтапная передача коадаптированных блоков, полученных в результате эколого-географически отдаленных скрещиваний, многочисленным сортам в различных селекционных центрах. При этом следует отметить, что такие сорта, как Альбидум 1616, коммерческими сортами не стали, не обладая всем комплексом свойств, необходимых для таковых, но стали ключевыми в схеме создания семейства сортов.

Из сортов озимой пшеницы феноменальной сортообразующей способностью обладает сорт одесской селекции Альбатрос одесский (Селена/Маяк//Проминь), ставший родоначальником прекрасных сортов селекционных центров Украины и России: Престиж, Виктория одесская, Селянка одесская, Одесская 200, Северодонецкая юбилейная, Тарасовская остистая, Донецкая 50, Альма, Арфа, Августа, Малахит, Ресурс, Санта и др.

Выявление гибридных форм с высокой общей сортообразующей способностью (ОСС) с методической точки зрения является серьезной проблемой, поскольку возможно лишь после проверки ее по потомству. В селекционной же практике чаще всего это дело случая. Кроме того, приходится говорить еще и о специфической сортообразующей способности (ССС), когда блоки коадаптированных генов восстанавливаются при скрещивании двух конкретных родительских форм, каждая из которых не обладает высокой ОСС. Другими словами, понятие ССС применимо не к какому-либо генотипу, а к родительской паре. В потомстве от скрещивания конкретной пары с высокой частотой появляются трансгрессивные рекомбинанты, некоторое число из которых становится донором ОСС. Самым ярким примером подобной ССС является знаменитая гибридная комбинация CIMMYT II-8156 (Penjamo sib./Gabo 55),

послужившая родоначальной для создания сортов Indus 66, Kalyansona, Laketch, Mexipak 65, Mivhor 177, PV-18, Sidi Misri 1, Siete Cerros 66, Super X (Skovmand *et al.*, 1997). При этом сорт PV-18 характеризуется высокой ОСС. В частности, он участвует в создании многих сортов яровой мягкой пшеницы: Ершовская 32, Коммунар, Альтаир, Дружина, Комсомольская 29, Мильтурум 4, Любава, Олимп, Салют, Тулайковская 1, Смуглянка, Norkin T-82, Pionero INTA и Woodpecker.

В задачу наших исследований входила разработка новых методик оценки исходного материала на общую (ОСС) и специфическую (ССС) сортообразующую способность.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основе методик лежит изучение выхода селекционно значимых рекомбинантов в потомстве родительских форм. Во втором–третьем поколении из гибридов сетевых скрещиваний берутся без отбора по 100 элитных колосьев. Первая методика дает оценки сортообразующей способности в питомниках изучения потомств первого года. Потомства оцениваются по комплексу признаков в сравнении с ранее разработанными моделями идеатипов (или, если количественные параметры идеатипов не известны, со стандартным сортом). Выводится коэффициент $K_{OCC} = \frac{a_i \cdot \sigma_B}{b_i \cdot \sigma_A}$, где a_i и b_i – количество соответственно селекционно значимых и включенных в изучение потомств, σ_A и σ_B – стандартные отклонения по соответствующим вариационным рядам. Вторая методика дает оценки сортообразующей способности в питомниках изучения потомков второго года. В качестве критерия сортообразующей способности берется урожай зерна с квадратного метра (или отклонение среднего урожая у потомств изучаемого сорта от среднего урожая по опыту и варианты урожаев). На первом этапе исследований представление об уровне специфической сортообразующей способности может дать соотношение K_{OCC} и коэффициент вариации CV %.

Экспериментальная проверка разработанных методик проведена в 2009 и 2010 гг. на рендомизированных наборах рекомбинантных линий, отобранных из гибридных популяций F_3–F_5 с участием 18 сортов яровой и 12 сортов озимой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения.

Опыты закладывались по предшественнику – чистый пар с использованием селекционных сеялок СПР-2 (питомник испытания потомств первого года) и СКС-6А (питомник испытания потомств второго года). Метеорологические условия проведения эксперимента были чрезвычайно контрастными. 2009-й год по гидротермальному режиму (быстрое нарастание температур весной, пониженный температурный режим в течение вегетации, небольшое, но равномерное выпадение осадков и, как следствие, незначительное количество суховейных дней слабой и средней силы) был достаточно благоприятным для роста и развития растений яровой пшеницы. 2010-й год оказался самым экстремальным за все годы наблюдений в районе г. Безенчука. За период вегетации выпало всего 24 мм осадков, или на 110 мм меньше среднего многолетнего значения. Средняя температура воздуха составила 18,5 ºС, что на 4,5 ºС выше нормы. При этом в течение последней декады июня и в июле средняя температура составляла 25,1–29,5 ºС, на 4,3–9,2 ºС превышая средние многолетние значения.

Статистическая обработка экспериментальных данных (статистический и дисперсионный анализ) проводилась с использованием пакета прикладных программ «Agros 2.13».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Методики по результатам первых лет изучения дают не совсем однозначные показатели, что может быть связано как с разрешающей способностью предлагаемых методик, так и со специфическими генотип-средовыми взаимодействиями. В то же время высокие эффекты ОСС сортов яровой пшеницы Экада 6, Прохоровка и Тулайковская 10, выявляемые в течение двух лет испытания с помощью обеих методик (табл. 1, 2) позволяют предварительно говорить о приемлемости разработанного нами подхода. Оценки по данным 2010 г., полученные на основе двух методов, достаточно сопоставимы друг с другом и с параметрами K_{OCC} 2009 (r = 0,605–0,721).

Наименьшими эффектами ОСС обладают Белянка и Юго-Восточная 2. В то же время

Таблица 1

Сортообразующая способность образцов яровой мягкой пшеницы. Метод 1

Название сорта	2009 г.		2010 г.	
	$K_{ОСС}$	CV %	$K_{ОСС}$	CV, %
Дуэт	2,198 ± 0,607	24,4		
Тулайковская степная	1,542 ± 0,492	28,2		
Тулайковская 100	1,095 ± 0,257	61,1	0,614 ± 0,234	50,0
Экада 6	1,061 ± 0,146	12,2		
Землячка	0,885 ± 0,573	99,2	0,691 ± 0,214	47,6
Прохоровка	0,849 ± 0,320	50,9	0,900 ± 0,264	30,1
Тулайковская 10	0,849 ± 0,169	33,6	0,924 ± 0,198	20,9
Юго-Восточная 2	0,836 ± 0,225	43,3	0,650 ± 0,206	35,8
Белянка	0,385 ± 0,227	73,6		
F	3,343		2,414	
$НСР_{0,05}$	0,561		0,275	

Таблица 2

Сортообразующая способность образцов яровой мягкой пшеницы. Метод 2

Название сорта	2009 г.		2010 г.	
	ОСС	CV, %	ОСС	CV, %
Экада 6	172,4 ± 12,5	17,7	68,2 ± 8,7	29,8
Лютесценс 30	167,0 ± 19,5	14,6	51,3 ± 7,5	26,8
Прохоровка	160,2 ± 10,2	23,2	73,3 ± 12,1	32,2
ProINTA Superior	156,9 ± 14,0	11,1	59,4 ± 5,5	26,1
Ершовская 32	156,1 ± 18,4	30,7		
Землячка	152,9 ± 11,8	14,7	51,3 ± 10,3	36,9
Тулайковская 10	151,8 ± 6,9	20,2	65,6 ± 7,5	29,3
Эритроспермум 11	149,2 ± 23,6	22,8	65,5 ± 9,1	31,6
Эритроспермум 872	144,7 ± 27,5	21,7		
Тулайковская 100	144,0 ± 5,6	15,1	56,6 ± 9,3	33,4
Юго-Восточная 2			42,2 ± 7,3	33,6
Белянка	143,9 ± 32,2	30,2	39,5 ± 12,5	36,2
F	1,623		19,112	
$НСР_{0,05}$	13,8		6,417	

Ершовская 32 и Белянка, отличаясь высокой вариансой ССС (по величине коэффициента вариации CV), дают отдельные комбинации с высоким выходом селекционно значимых форм. Как с учетом лет испытания, так и по методикам оценки наиболее противоречивые результаты дает сорт Тулайковская 100. Если по результатам изучения на основе метода 1 этот источник можно отнести к донорам коадаптированных блоков с высоким уровнем специфической сортообразующей способности, то на основе метода 2 в 2009 г. сорт может быть отнесен к формам с низкой общей и специфической сортообразующей способностью.

Сорта озимой мягкой пшеницы были оценены только с помощью методики 2 (табл. 3). Из сортов озимой пшеницы высокие эффекты ОСС имеют Эритроспермум 30238 (Мироновский

Таблица 3

Сортообразующая способность образцов озимой мягкой пшеницы. Метод 2

Название сорта	2009 г.		2010 г.	
	ОСС	CV, %	ОСС	CV, %
Панацея	163,3 ± 42,5	26,6		
Дея	140,5 ± 22,0	13,8		
Донская безостая	128,6 ± 40,5	22,7		
Torril	127,2 ± 41,9	33,6		
Эритроспермум 30238			74,3 ± 9,4	32,3
Одесская 117			58,2 ± 8,7	41,6
Светоч	120,2 ± 10,9	10,4	55,8 ± 8,4	34,3
Бирюза	109,0 ± 8,4	6,8	46,7 ± 6,1	28,2
Зимородок			46,4 ± 6,0	27,8
F	1,457		4,142	
$НСР_{0,05}$	31,2		12,75	

НИИССП), Одесская 117 (Селекционно-генетический институт), Панацея и Дея (Краснодарский НИИСХ). Наименее эффективными компонентами в скрещиваниях с яровыми сортами, по данным наших исследований, представляются Бирюза, Светоч, а также Зимородок, хотя последний, по данным краснодарских ученых, рекомендуется как компонент с высокой сортообразующей способностью (Васильева, 2012).

Таким образом, двухлетние эксперименты показывают достаточно высокую воспроизводимость параметров ОСС как в контексте контрастных по погодным условиям лет, так и по двум разработанным методикам оценки сортообразующей способности.

Разработка метода оценки донорских свойств исходного материала по сортообразующей способности позволит вести целенаправленный поиск базовых генотипов и повысить выход селекционно значимых рекомбинантов на 15–20 %.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева А.М. Особенности адаптивной селекции озимой пшеницы на зимостойкость и продуктивность: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. Краснодар, 2012. 30 с.

Давыдова Н.В. Селекция яровой пшеницы на урожайность и качество зерна в условиях центра Нечерноземной зоны Российской Федерации: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Немчиновка, 2011. 54 с.

Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). В двух томах. М.: РУДН, 2001. 1488 с.

Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.

Зыкин В.А., Савицкая В.А. Селекция мягкой и твердой яровой пшеницы в Западной Сибири // Селекция яровой пшеницы. М.: Колос, 1977. С. 20–28.

Ильин В.А. Селекция проса // Науч. тр. НИИСХ Юго-Востока. 1970. Вып. 27. С. 144–179.

Ильина Л.Г. Селекция яровой пшеницы в НИИСХ Юго-Востока // Науч. тр. НИИСХ Юго-Востока. 1970. Вып. 27. С. 5–126.

Катаржин М.С. Сортообразующая способность и ее роль при подборе пар для скрещивания // С.-х. биология. 1970. Т. 5. № 6. С. 812–815.

Мамонтова В.Н., Ильина Л.Г. Сложная ступенчатая гибридизация и создание сортов яровой сильной пшеницы // Науч. тр. НИИСХ Юго-Востока. 1967. Вып. 23. С. 104–112.

Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. СПб.: ВНИИР, 1994. 127 с.

Рабинович С.В. Современные сорта пшеницы и их родословные. Киев: Урожай, 1972. 328 с.

Шехурдин А.П. Пути и методы селекции яровой пшеницы на Юго-Востоке СССР // Социалистическое зерновое хозяйство. 1946. № 2/3. С. 11–22.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 451 с.

Anoshenko B.Y. Estimation of parental value for varieties used in plant breeding // Plant Breeding. 1998. V. 117. No. 8. P. 2175–2180.

Ansari-Lari M.A., Muzny D.M., Lu J. *et al*. A gene-rich cluster between the CD4 and triosephosphate isomerase genes at human chromosome 12p13 // Genome Res. 1996. V. 6. No. 1. P. 314–326.

Bauer A.M., Léon J. Multiple-trait breeding values for parental selection in self-pollinating crops // Theor. Appl. Genet. 2008. V. 36. No. 2. P. 131–137.

Chen A., Brüle-Babel A., Baumann U., Collins N.C. Struc-

ture-function analysis of the barley genome: the gene-rich region of chromosome 2HL // Functional Integrative Genomics. 2008. V. 9. No. 1. P. 67–79.

Delaney D., Nasuda S., Endo T.R. *et al*. Cytogenetically based physical maps of the group-2 chromosomes of wheat // Theor. Appl. Genet. 1995a. V. 91. No. 2. P. 568–573.

Delaney D., Nasuda S., Endo T.R. *et al*. Cytogenetically based physical maps of the group-3 chromosomes of wheat // Theor. Appl. Genet. 1995b. V. 91. No. 3. P. 780–782.

Faris J.D., Haen K.M., Gill B.S. Saturation mapping of a gene-rich recombination hot spot region in wheat // Genetics, 2000. V. 154. No. 2. P. 823–835.

Federico C., Scavo C., Cantarella C.D. *et al.* Gene-rich and gene-poor chromosomal regions have different locations in the interphase nuclei of cold-blooded vertebrates // Chromosoma. 2006. V. 115. P. 123–128.

Gill K.S., Gill B.S., Endo T.R., Boyko E.V. Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group 5 of wheat // Genetics. 1996a. V. 143. No. 2. P. 1001–1012.

Gill K.S., Gill B.S., Endo T.R., Taylor T. Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group 1 of wheat // Genetics. 1996b. V. 144. No. 4. P. 1883–1891.

Lush J.L. Progeny test and individual performance as indicator of an animal's breeding values // J. of Dairy Sci. 1935. V. 18. Iss. 1. P. 1–19.

Schmidt R., West J., Love K. *et al*. Physical map and organization of *Arabidopsis thaliana* chromosome 4 // Science. 1995. V. 270. P. 480–483.

Sidhu G.K., Rutgi S., Shafqat M.N. *et al*. Fine structure mapping of a gene-rich region of wheat carrying *Ph1*, a suppressor of crossing over between homoeologous chromosomes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. No. 15. P. 5815–5820.

Skovmand B., Villareal R., van Ginkel M. *et al*. Semidwarf Bread Wheats: Names, Parentages, Pedigrees, and Origins. Mexico, D.F.: CIMMYT, 1997. 37 p.

METHODS FOR ESTIMATING THE BREEDING POTENTIAL OF INBRED PLANTS

V.V. Syukov

Tulaikov Samara Research Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia,
e-mail: vsykov@mail.ru, samniish@samtel.ru

Summary

Methods for estimating the breeding potential of inbred plants have been tested in common wheat. Promising donors of the general breeding potential have been found in a collection of summer (Ecada 6, Prokhorovka, and Tulaykovskaya 10) and winter (Erythrospermum 30238, Odesskaya 117, Panacea, and Deya) common wheat varieties.

Key words: wheat, genetics, breeding, breeding potential.

УДК 633.11: 664.6: 632.754

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОДИФИЦИРОВАННЫХ МЕТОДИК ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА ЗЕРНА ПШЕНИЦЫ НА ФОНЕ ПОРАЖЕНИЯ КЛОПОМ-ЧЕРЕПАШКОЙ*

© 2012 г. **Е.Н. Шаболкина, О.М. Сычёва, В.В. Сюков**

ГНУ Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова Россельхозакадемии, Безенчук, Россия,
e-mail: Samniish@samtel.ru

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 24 февраля 2012 г.

Показана возможность использования модифицированных микрометодов оценки качества зерна мягкой пшеницы на фоне поражения клопом-черепашкой. Выявлено, что применение разбавленных растворов органических кислот при оценке качества клейковины на приборах ИДК и оценке реологических свойств теста на фариографе снимает паратипические шумы, вызванные клопом-черепашкой.

Ключевые слова: пшеница, качество, селекция, методы оценки, клоп-черепашка.

ВВЕДЕНИЕ

Хлебные клопы из родов *Eurygaster* и *Aelia* являются самыми опасными вредителями пшеницы на территории Центральной и Передней Азии, Северной Африки, юга Украины и европейской части России, включая Поволжье. Эти вредители в годы массового распространения способны серьезно повлиять на урожай зерна и, что особенно важно, снизить качество зерна, вплоть до его полной непригодности к продовольственному использованию (Беляева, 1983; Ломовская, 1985; Алёхин, 1996; Sivri *et al*., 1999, 2004; Теняева, 2004; Бурлака, 2005; Гринько, 2007; Мухина, 2007; Казакова, 2010).

Для селекционера фактор повреждения зерна пшеницы клопом-черепашкой сопряжен с двумя моментами. Во-первых, возникает необходимость включения признака «устойчивость», или «толерантность к клопу» в селекционные программы. Имеются многочисленные данные о генотипической вариабельности сортов по реакции на повреждение клопами зерна, оцениваемой по влиянию на урожай и качество (Kinachi E., Kinachi G., 2007; Najafi *et al*., 2008; El-Bouhssini *et al*., 2009; Hossaini *et al*., 2009). Механизмы такой толерантности до конца не ясны, но, по-видимому, связаны со способностью частично восстанавливать структуру высокомолекулярных клейковинных белков (в первую очередь, глютенинов) после воздействия на них экзогенных протеаз (Sivri *et al*., 1999, 2004).

Во-вторых, фон повреждения клопом-черепашкой формирует дополнительные шумы, маскирующие проявление генотипа в фенотипе, что затрудняет отбор высококачественных форм в процессе селекции. Рядом исследователей разработаны модифицированные методики микроанализов, которые по характеру этих модификаций должны частично снимать искажения в фенотипе, вызванные действием экзогенных ферментов вредителей.

В.П. Нецветаев с соавт. (2005) для выявления потенциальных возможностей сорта при повреждении зерна клопом-черепашкой от 0,5 до 6,0 % оценивали качество клейковины с помощью модифицированного метода отмывки клейковины с добавлением 0,05 М и 0,2 М уксусной кислоты.

В.М. Бебякин с соавт. (2001) при тестировании физических свойств теста на фариографе для нейтрализации протеолитических ферментов вредной черепашки (поражение зерна от 3

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

до 60 %) использовали в качестве ингибитора 3 и 4 % NaCl.

На ранних этапах селекции зерно сортов яровой пшеницы, поврежденное вредной черепашкой до 35 %, может объективно оцениваться по SDS-критерию в модификации В.М. Бебякина с соавт. (1987).

Целью наших исследований было изучение информативности стандартных и модифицированных микрометодов оценки качества зерна мягкой пшеницы в условиях шумов, вызванных повреждением зерна клопом-черепашкой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа были взяты данные по 9 сортам яровой мягкой пшеницы, различающимся по уровню технолого-хлебопекарных свойств (табл. 1). Сорта Тулайковская 5, Тулайковская 10, Тулайковская золотистая и Тулайковская остистая соответствуют требованиям, предъявляемым к сильным пшеницам. Сорта Волгоуральская, Юго-Восточная 2, Тулайковская 100 и Лютесценс 516 можно отнести к группе сортов, ценных по качеству. Сорт Эстивум 528 относится к удовлетворительным филлерам.

Опыт закладывался в течение двух контрастных лет. В 2005 г. повреждение зерна клопом-черепашкой отсутствовало, что способствовало проявлению генетического потенциала сортов по качеству. В 2006 г. на естественном фоне проявилась дифференциация сортов по повреждению вредителем от 1 % (Тулайковская золотистая) до 8 % (Эстивум 528).

Оценку качества зерна проводили в соответствии с методиками национальных стандартов Российской Федерации и методов ИСО: содержание белка в зерне по ГОСТ 10846-91; определение количества и качества клейковины в зерне по ГОСТ 13586. 1-68; физические характеристики теста проводили на альвеографе по ГОСТ Р 51415 – 99 (ИСО 5530-4-91) и фаринографе по ГОСТ Р 51404 – 99 (ИСО 5530-1-97); хлебопекарные качества муки оценивали с помощью безопарного метода лабораторной выпечки хлеба с интенсивным замесом теста из пшеничной муки (Методика …, 1988). Оценивали качество клейковины зерна, поврежденного клопом-черепашкой, с помощью модифицированного метода отмывки клейковины с добавлением 0,05 М уксусной кислоты (Нецветаев и др., 2005). При тестировании физических свойств теста на фаринографе использовали в качестве ингибитора экзогенных ферментов 0,05 М раствор уксусной кислоты (Кулеватова, 2002).

Количественные признаки в дальнейшем представлены по порядковым номерам: 1) содержание белка в зерне, %, 2005 г.; 2) содержание сырой клейковины, %, 2005 г.; 3) содержание сырой клейковины, %, модифицированный метод,

Таблица 1

Характеристика сортов яровой мягкой пшеницы по качеству зерна 2005 г.

Сорт	Содержание белка, %	Массовая доля сырой клейковины, %	Удельная работа деформации теста, е.а.	Валориметрическая оценка, %	Объемный выход хлеба, мл	Общая хлебопекарная оценка, балл
Тулайковская 5	15,2	35,3	294	80	965	3,62
Волгоуральская	12,4	28,5	222	76	1150	4,27
Тулайковская 10	15,1	39,4	353	84	1300	4,58
Тулайковская золотистая	15,6	38,6	288	76	1275	4,25
Юго-Восточная 2	13,6	28,3	190	58	850	3,27
Тулайковская 100	13,8	32,4	209	68	760	3,51
Тулайковская остистая	14,2	33,1	327	64	1000	3,58
Эстивум 528	14,2	33,1	118	64	735	2,86
Лютесценс 516	13,8	35,2	216	62	1200	3,81
Доверительный интервал	0,53	2,22	35,1	4,5	109,8	0,252

2005 г.; 4) индекс $К_{КЛ}$ = 100*(2.-3.)/2., 2005 г.; 5) индекс деформации клейковины, показатель прибора ИДК-1, е.п. (далее ИДК), 2005 г.; 6) ИДК, модифицированный метод, 2005 г.; 7) $К_{ИДК}$ = 100*(5.-6.)/5., 2005 г.; 8) время до начала разжижения на фаринографе (далее ВДНР), 2005 г.; 9) разжижение, е.ф., 2005 г.; 10) валориметрическая оценка, е.в., 2005 г.; 11) удельная работа деформации теста, е.а., 2005 г.; 12) объемный выход хлеба, мл., 2005 г.; 13) общая хлебопекарная оценка ОХО, балл, 2005 г.; 14) повреждение зерна клопом-черепашкой, 2006 г.; 15) содержание белка в зерне, %, 2006 г.; 16) содержание сырой клейковины, %, 2006 г.; 17) содержание сырой клейковины, %, модифицированный метод, 2006 г.; 18) индекс $К_{КЛ}$, 2006 г.; 19) ИДК, 2006 г.; 20) ИДК, модифицированный метод, 2006 г.; 21) $К_{ИДК}$, 2006 г.; 22) ВДНР, 2006 г.; 23) ВДНР, модифицированный метод, 2006 г.; 24) $К_{ВДНР}$ = 100*(22.--23.)/22., 2006 г.; 25) разжижение, 2006 г.; 26) разжижение, модифицированный метод, 2006 г.; 27) $К_{разж.}$ = = 100*(25.-26.)/25., 2006 г.; 28) валориметрическая оценка, 2006 г.; 29) валориметрическая оценка, модифицированный метод, 2006 г.; 30) $К_{вал}$ = 100*(28.-29.)/28., 2006 г.

Совокупность сформированных числовых рядов подвергли корреляционному анализу, а матрицу коэффициентов корреляции – факторному анализу методом главных компонент с алгоритмом варимакс-вращения (Андрукович, 1973). Статистическая обработка проведена с использованием пакета прикладных программ «Агрос 2.13».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате факторного анализа сформированы 4 главные компоненты, охватывающие 83,6 % изменчивости исходных данных (табл. 2).

Анализ нагрузок количественных признаков на главные компоненты позволяет говорить о том, что содержание белка и клейковины, определяемое как стандартными, так и модифицированными методами, как на фоне поражения клопом, так и без такового, детерминируется стабильными генетическими факторами, выраженными высокими нагрузками в пределах фактора I. Большинство исследователей наблюдали, что повреждение зерна клопом-черепашкой не снижает содержания клейковины, а изменяет соотношение глиадина к глютенину (Теняева, 2004; Бурлака, 2005; Гринько, 2007; Мухина, 2007; Kinachi E., Kinachi G., 2007; Najafi *et al*., 2008; El-Bouhssini *et al*., 2009; Hossaini *et al.*,

Таблица 2

Факторные нагрузки количественных признаков на четыре главные компоненты у яровой мягкой пшеницы

№ признака	Нагрузки на факторы			
	I	II	III	IV
1	**–0,706**	–0,264	0,473	–0,414
2	**–0,652**	–0,104	**0,647**	–0,037
3	**–0,613**	–0,256	**0,695**	0,080
4	0,273	0,467	**–0,576**	–0,339
5	–0,237	**0,937**	–0,007	–0,062
6	**–0,558**	0,177	**0,670**	0,423
7	0,408	0,443	**–0,629**	–0,447
8	–0,437	–0,476	0,136	**0,606**
9	0,208	**0,794**	0,253	0,174
10	–0,491	**–0,639**	0,199	**0,527**
11	**–0,851**	–0,097	–0,106	0,250
12	**–0,578**	0,007	0,051	0,460
13	–0,534	–0,116	–0,002	**0,691**
14	**0,703**	–0,489	–0,057	–0,295
15	**–0,838**	0,136	–0,116	–0,331
16	**–0,903**	–0,277	0,263	–0,010
17	**–0,818**	–0,009	0,462	0,076
18	0,102	**–0,589**	**–0,609**	–0,195
19	**–0,819**	0,079	–0,369	0,181
20	0,468	0,465	–0,019	–0,029
21	0,294	**–0,578**	**–0,567**	0,366
22	–0,038	–0,450	**0,660**	–0,220
23	**0,716**	–0,105	0,062	**–0,637**
24	**–0,541**	–0,314	0,439	0,475
25	**–0,516**	0,552	–0,072	0,209
26	0,304	**0,820**	–0,212	0,365
27	**–0,798**	–0,358	0,094	–0,131
28	–0,019	–0,467	**0,832**	–0,143
29	**0,695**	–0,109	–0,072	**–0,682**
30	–0,424	–0,293	**0,732**	0,394
Дисперсия, %	32,8	19,1	18,3	13,4

2009). В то же время содержание клейковины и параметры ее качества (на приборе ИДК) разведены по разным факторам, т. е. генетически не связаны. Качество клейковины, по-видимому, определяется сложной генетической системой, что выявляется при сравнении параметров качества по годам и методикам оценки. В 2005 г. $ИДК_{СТ}$ имеет достоверно высокие нагрузки на II фактор, в то время как $ИДК_{мод}$ и $К_{ИДК}$ в основном на III фактор. В 2006 г. $ИДК_{СТ}$ связан с I фактором, в котором находится и степень поражения клопом, в то время как $К_{ИДК}$ – вновь на III факторе.

Интегральные показатели технолого-хлебопекарных свойств (удельная работа деформации теста, валориметрическая оценка, общая хлебопекарная оценка) более тесно коррелировали в 2005 и 2006 гг. при оценке модифицированными методами по сравнению с оценкой стандартными методами. Более того, модифицированные показатели в меньшей степени зависели от поражения клопом-черепашкой по сравнению со стандартными методами (табл. 3). В то же время по валориметрической оценке проявилась достоверная положительная связь, а по разжижению – достоверно отрицательная, т. е. по этим показателям не только были сняты шумы, вызванные клопом-черепашкой, но и проявились эффекты толерантности высококачественных сортов Тулайковская золотистая и Тулайковская 10 к экзогенным протеолитическим ферментам.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между поражением зерна клопом-черепашкой и показателями качества зерна, выявленного стандартными и модифицированными методами, 2006 г.

Коррелирующие признаки	Коэффициенты корреляции с поражением клопом-черепашкой	
	стандартные методы	модифицированные методы
ИДК	–0,582	–0,088
ВДНР	0,808	0,013
Разжижение	–0,232	–0,842
Валориметрическая оценка	0,149	0,799

Таким образом, выявлено, что в условиях повреждения зерна мягкой пшеницы клопом-черепашкой при отборе селекционного материала целесообразно использовать модифицированные методики оценки на фариографе и приборе ИДК.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В.Т. Методика прогноза повреждения зерна пшеницы и снижения его качества от вредной черепашки. М.: ВНИИЗР, 1996. 15 с.

Андрукович П.Ф. Применение метода главных компонент в практических исследованиях. М.: Изд-во МГУ, 1973. 123 с.

Бебякин В.М., Бунтина М.В., Васильчук Н.С. Эффективность ДСН-седиментационной и миксографической оценок при тестировании качества зерна яровой твердой пшеницы // Вестн. с.-х. науки. 1987. № 7. С. 65–70.

Бебякин В.М., Кулеватова Т.Б., Крупнова О.В. Новая методика тестирования зерна яровой мягкой пшеницы, поврежденного вредной черепашкой // Агро XXI. 2001. № 10. С. 16–17.

Беляева А.А. Биоэкологические особенности хлебных клопов-черепашек и обоснование методов борьбы с ними на посевах в системе полезащитных лесополос: Дис. … канд. с.-х. наук. Каменная Степь, 1983. 161 с.

Бурлака Г.А. Биоэкологическое обоснование защиты зерновых злаков от хлебных клопов (надсемейство Pentatomoidea) в лесостепи Среднего Поволжья: Дис. … канд. биол. наук. Кинель, 2005. 276 с.

Гринько А.В. Вредоносность личинок клопа вредной черепашки в условиях Приазовской зоны Ростовской области // Науч. журнал КубГАУ, 2007. № 34 (10). С. 1–7.

Казакова Е.С. Повышение потребительских свойств муки из зерна яровой мягкой пшеницы, поврежденного клопом-черепашкой: Дис. … канд. с.-х. наук. Самара, 2010. 170 с.

Кулеватова Т.Б. Оптимизация тестирования качества зерна мягкой пшеницы в связи с особенностями селекции в Поволжье: Автореф. дис. ... канд. наук. Саратов, 2002. 23 с.

Ломовская О.И. Влияние повреждения клопом-черепашкой на качество зерна пшеницы // Селекция и семеноводство полевых культур в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. Куйбышев, 1985. С. 23–29.

Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М., 1988. 121 с.

Мухина О.В. Устойчивость к вредителям сортов озимой пшеницы как фактор фитосанитарной стабилизации агроландшафтов: Дис. … канд. биол. наук. Ставрополь, 2007. 177 с.

Нецветаев В.П., Моторина И.П., Петренко А.В. Сравнение методов определения качества клейковины зерна мягкой пшеницы на приборе ИДК-1 // Докл. РАСХН. 2005. № 4. С. 14–16.

Теняева О.Л. Глиадиновый комплекс зерна озимой пшеницы, устойчивой к вредной черепашке *Eurygaster integriceps* Put.: Дис. … канд. с.-х. наук. Саратов, 2004. 175 с.

El Bouhssini M., Street K., Joubi A. *et al*. Sources of wheat resistance to sunn pest, *Eurygaster integriceps* Puton, in Syria // Gen. Resources Crop Evolution. 2009. V. 56. No. 8. P. 1065–1069.

Hossaini S.F., Haghparast R., Bahrami N., Haghi G. Genetic variation of resistance to sunn pest using SPT index // Asian J. Plant Sci. 2009. V. 8. No. 5. P. 380–384.

Kinachi E., Kinachi G. Genotypic variations in yield and quality of wheat damaged by sunn pest (*Eurygaster* ssp) // Pak. J. Bot. 2007. V. 39. No. 2. P. 397–403.

Najafi M.T., Azemaieshfard P., Yardansepas A., Khaloobageri M. Genetic response of bread and durum wheat and triticale to sunn pest, *Eurygaster integriceps* Put. // Proc. 11th Intern. Wheat Genet. Symp. Brisbane. 2008. V. 3. P. 792–794.

Sivri D., Sapirstein H.D., Kuksel H., Bushuk W. Effects of wheat bug (*Eurygaster maura*) protease on glutenin proteins // Cer. Chem. 1999. V. 76. No. 5. P. 816–820.

Sivri D., Batey I.L., Skylas D.J. *et al*. Changes in the composition and size distribution of endosperm proteins from bug-damaged wheat's // Austr. J. Agric. Res. 2004. V. 55. No. 4. P. 477–483.

MODIFIED METHODS FOR ESTIMATING THE QUALITY OF WHEAT GRAIN AGAINST THE BACKGROUND OF EXPOSURE TO SUNN PEST

E.N. Shabolkina, O.M. Sychyova, V.V. Syukov

Tulaikov Samara Research Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia,
e-mail: samniish@samtel.ru

Summary

It is demonstrated that modified micromethods of grain quality assessment can be applied to bread wheat against the background of sunn pest damage. It has been found that, that use of dilute solutions of organic acids in gluten quality assay with an IDK device and farinographic measurement of dough rheological properties reduces the paratypic noise caused by sunn pest.

Key words: wheat, quality, breeding, methods of estimation, sunn pest.

УДК 633.111.1:631.524:575.2:575.167:575.116.4

КАРТИРОВАНИЕ QTL, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ПРОЯВЛЕНИЕ АГРОНОМИЧЕСКИ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЕГИОНАХ РОССИИ*

© 2012 г. **Ю.В. Чесноков[1], Н.В. Почепня[1], Л.В. Козленко[1], М.Н. Ситников[1], О.П. Митрофанова[1], В.В. Сюков[2], Д.В. Кочетков[2], У. Ловассер[3], А. Бёрнер[3]**

[1] Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: yu.chesnokov@vir.nw.ru;
[2] ГНУ Самарский НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова Россельхозакадемии, Безенчук, Россия;
[3] Лейбниц-Институт генетики растений и исследования возделываемых культур, Гатерслебен, Германия

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 22 февраля 2012 г.

Впервые набор из 110 рекомбинантных инбредных линий картирующей популяции яровой мягкой пшеницы был оценен в различных эколого-географических регионах России. На протяжении 5 лет в каждой эколого-географической точке проводили изучение 39 хозяйственно ценных признаков, проявляющихся на разных этапах вегетации. В общей сложности идентифицировано 186 локусов количественных признаков (QTL) с LOD-оценкой выше 2,5. У 97 установленных QTL LOD-оценка превышала 3,0. Выявленные и локализованные на 21 хромосоме QTL изучаемых признаков проявляли себя в контрастных условиях среды с различной степенью достоверности. Показано, что проявление идентифицированных QTL может быть зависимым или независимым от воздействия окружающей среды, а изученные количественные признаки взаимосвязаны и коррелируют между собой. Обсуждаются гомологичные и гомеологичные взаимоотношения выявленных QTL с известными основными генами или QTL, отвечающими за проявление изученных признаков у пшеницы или других представителей семейства Triticeae. Выявленные QTL могут представлять интерес для дальнейших экспериментов по изучению генетического контроля определяемых ими хозяйственно ценных признаков или для осуществления маркер-опосредованной селекции у пшеницы.

Ключевые слова: количественные хозяйственно ценные признаки, эколого-генетическое картирование, различные эколого-географические районы России, *Triticum aestivum*.

ВВЕДЕНИЕ

Большинство хозяйственно ценных признаков, представляющих интерес для генетики и селекции растений, являются количественными и, как правило, определяются алелльной структурой определенного числа хромосомных локусов. В связи с этим спектр генов, детерминирующих среднюю величину и генетическую дисперсию количественного признака, как правило, определяется лимитирующим фактором внешней среды (Жученко, Король, 1985). Смена лимитирующего фактора влечет за собой также смену спектра генетических локусов, определяющих изменчивость признака (Драгавцев, 2003). Тем не менее в дополнение к вышесказанному было установлено существование отдельных ключевых локусов хромосом (Tanksley, 1993), которые при любых условиях вносят свой вклад в формирование данного количественного признака, хотя мера этого вклада регламентируется внешней средой. Ло-

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

кусы количественных признаков, QTL (англ. quantitative trait loci), и составляют главный интерес современного молекулярного подхода к селекции полигенных признаков, в том числе маркер-опосредованной селекции – MAS (англ. marker assisted selection) (Tanksley, 1993). Одна из задач этого научного направления состоит в идентификации, изучении, картировании и клонировании QTL, влияющих на варьирование фенотипических признаков.

У злаков QTL, определяющие проявление таких хозяйственно ценных признаков, как урожай зерна, устойчивость к заболеваниям, устойчивость к пониженным температурам или даже способность к регенерации в культуре клеток и тканей *in vitro* были картированы у ячменя (Hayes *et al*., 1993; Mano *et al*., 1996; Bezant *et al*., 1997), пшеницы (Galiba *et al*., 1995; Nelson *et al*., 1995a–c; Ben Amer *et al*., 1997), ржи (Börner *et al*., 1999, 2000) и некоторых других культур.

В начале 1990-х гг. начал действовать Международный проект по молекулярно-генетическому изучению гексаплоидной пшеницы, получивший название «International Triticeae Mapping Initiative» (ITMI). Созданная в рамках этого проекта картирующая популяция рекомбинантных инбредных линий (РИЛ) была насыщена молекулярными маркерами RFLP (Nelson *et al*., 1995a–c; Van Deynze *et al*., 1995; Marino *et al*., 1996) и SSR (Röder *et al*., 1998). Всего картировано около 800 RFLP и более 2 тыс. микросателлитных маркеров (Röder *et al*., 1998; Ganal, Röder, 2007). Однако, хотя такая картирующая, довольно хорошо насыщенная молекулярными маркерами, популяция и была получена, пока известно сравнительно небольшое число исследований, в которых ее использовали бы для идентификации и картирования локусов количественных признаков (Börner *et al*., 2002). Несмотря на это, посредством этой популяции для некоторых генов, контролирующих, например, красную окраску зерновки (*R1* и *R3*), красную окраску колеоптиле (*Rc1* и *Rc3*), ингибирование образования воскового налета на растении ($W2^1$), твердость зерна (*Ha*), реакцию на яровизацию (*Vrn1* и *Vrn3*) и устойчивость к листовой ржавчине (*Lr34*) с уже известной хромосомной локализацией, совершенно независимо было подтверждено их месторасположение в геноме (Nelson *et al*., 1995a–c; Khlestkina *et al*., 2002). Примерно в это же время были описаны и новые QTL, определяющие признаки устойчивости к стеблевой и листовой ржавчине (Nelson *et al*., 1995a), а также устойчивость к *Pyrenophora tritici-repentis* (Faris *et al*., 1996) и желтой ржавчине (Singh *et al*., 2000). В России исследования с использованием данной картирующей популяции связаны с лабораторным изучением и локализацией QTL, определяющих показатели качества зерна (Пшеничникова и др., 2006, 2008).

Установление природы эколого-генетического взаимодействия «генотип–среда» является одной из основных задач, решение которой возможно через установление механизмов наследования генетических компонентов данной системы. Очевидно, что фенотипическое проявление количественных признаков зависит как от генетических, так и негенетических составляющих, влияющих на формирование генотипа особи или популяции. Соотносительное ранжирование генотипов, как правило, варьирует в различных условиях окружающей среды, и их взаимодействие может быть комплексным (Allard, Bradshaw, 1964). Многие количественные признаки у пшеницы, включая урожай зерна, время цветения, устойчивость к различным заболеваниям, демонстрируют достоверную изменчивость своего проявления во взаимодействии «генотип–среда» (Börner *et al*., 2002). Классические исследования количественных признаков оценивают взаимодействие «генотип–среда» усредненно, в большей степени учитывают действие всего генома, чем отдельных его локусов или QTL (Мережко, 1994; Драгавцев, 2003). В то же время большинство современных исследований по молекулярно-генетическому изучению взаимодействия «генотип–среда» и картированию QTL ограничиваются измерением сезонных воздействий на ту или иную картирующую популяцию и не распространяются на их изучение в различных эколого-географических точках (Hayes *et al*., 1993; Mano *et al*., 1996; Bezant *et al*., 1997). Либо, как это сделано, например, на ячмене (Thomas, 2003), проводится работа по изучению различных картирующих популяций, но в сходных условиях произрастания.

В настоящем исследовании набор из 110 РИЛ картирующей популяции ITMI был оценен

в полевых условиях по ряду морфологических и хозяйственно ценных признаков в 2005–2009 гг. с целью идентификации и картирования QTL, впервые выявленных в различных эколого-географических регионах России. Рассматриваются гомологичные и гомеологичные взаимодействия установленных QTL, а также сопоставимые основные гены или QTL, ранее описанные у пшеницы или других членов семейства Triticeae.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Картирующая популяция ITMI была получена скрещиванием яровой пшеницы сорта Opata 85 с синтетическим гексаплоидом W7984, созданным посредством скрещивания *Aegilops tauschii* (DD) образец CIGM86.940 и тетраплоидной пшеницы (AABB) сорта Altar 84. Межвидовое скрещивание проведено А. Муджиб-Кази (СИММИТ, Мексика). Однако результаты, полученные некоторыми авторами (Singh *et al*., 2000), показывают, что родословная синтетической пшеницы может быть более сложной. Из общего числа 150 рекомбинантных инбредных линий, полученных посредством односемянного отбора до F_8 или F_9 сотрудниками Корнельского университета (США) и Ф. Лерой (ИНРА, Клермон-Ферран, Франция), исключены 40 линий с пониженной жизнеспособностью, а оставшиеся 110 линий предложены для проведения исследований. Эти линии и были использованы в настоящей работе.

Анализ признаков. Для получения нужного количества семян отобранные 110 линий выращивались в 2004 г. в полевых условиях в Институте генетики растений и исследования возделываемых культур (г. Гатерслебен, Германия). Собранные семена каждой линии были разделены на две равные части, которые в 2005 г. выращивались в двух различных эколого-географических точках Российской Федерации – на полях Пушкинского филиала Всероссийского НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР) (г. Пушкин, пригород Санкт-Петербурга) и Московской опытной станции растениеводства (п. Михнево, Московская область). Полученные в 2005 г. семена высевали снова в указанных эколого-географических районах, где в 2006–2009 гг. проводились основные испытания. В 2009 г. эксперименты проводили и на опытных полях Самарского НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова (г. Безенчук, Самарская область). Во всех трех эколого-географических регионах высевали по 50 семян каждой линии в два рядка с расстоянием между рядками 10 см. Расстояние между растениями в рядке составляло 5 см. Всего анализировали 39 различных признаков на протяжении всего периода вегетации (табл. 1). Анализ признаков проводили по принятым в ВИР методикам (Филатенко, Шитова, 1989). При проведении полевых экспериментов рассматривали только те признаки, которые проявляли достаточную для проведения оценки экспрессивность. По нескольку одинаковых признаков выявляли одновременно в двух или трех экологических регионах в течение нескольких лет.

Статистический анализ. QTL-анализ был выполнен с помощью компьютерной программы MAPMAKER/QTL (Paterson *et al*., 1988). Поскольку настоящая программа проводит вычисления, используя математическую формулу, выведенную Дж.Б.С. Холдейном (Haldane, 1919), то данные по картированию, опубликованные в базе данных GrainGenes (gopher:http://www.greengenes.cit.cornell.edu), были использованы для пересчета расстояний на карте с помощью программы MAPMAKER/EXP 3.0 (Lander *et al*., 1987). Полученные данные по фенотипическому анализу интегрировали в существующую базовую карту, созданную для популяции ITMI (Nelson, 1997; Ganal, Rцder, 2007). При локализации QTL были использованы только те маркеры, которые соответствовали функции картирования по Д.Д. Косамби (Kosambi, 1944). Локализацию QTL на генетической карте и сопоставление полученной с существующей картой хромосом проводили посредством компьютерной программы QGENE (Nelson, 1997).

Достоверность взаимосвязи между выявленными локусами и полиморфизмом по тому или иному признаку оценивали на основе порогового значения отношения правдоподобия логарифма шансов LOD-score (logarithm of odds) (Morton, 1955; Кочерина и др., 2011**)**. Для каждого признака проводился отдельный QTL-анализ. Во внимание принимались только локусы с LOD $\geq$ 3,0 ($P < 0{,}001$) и LOD > 2,5, но < 3,0 ($P < 0{,}01$) (Lander, Botstein, 1989).

Таблица 1

Признаки, эксперименты и QTL, выявленные у картирующей популяции ITMI

Признак	Эксперименты									
	2005		2006		2007		2008	2009		
	П	М	П	М	П	М	М	П	М	Б
Продолжительность периода «всходы–кущение»								5A (*74,4*)	5B (96,3)	
Продолжительность периода «всходы–выход в трубку»					**5A** (*54,4*)	**5A** (*54,4*)		**5A** (*89,0*)	3D (*240,3*) 2D (4,1)	
Продолжительность периода «всходы–колошение»	**5A** (*54,4*)		**5A** (*54,4*)		**5A** (*25,8*)	**5D** (66,5)		**7B** (341,3) 5A (*89,0*)	**5D** (115,3)	
Продолжительность периода «всходы–цветение»	**5A** (*54,4*) **5D** (78,9)	5A (*54,4*) **5D** (78,9)	**5A** (*54,4*)	5D (78,9)	5D (78,9)	**5D** (66,5) **7D** (255,8)	5D (66,5)	**7B** (341,3)	**5D** (115,3)	
Продолжительность периода «всходы–созревание»						**5A** (*54,4*)	5D (55,5)	**7B** (341,3)		
Форма куста				**6B** (15,7)		**6B** (133,0)			**5A** (*89,0*)	7D (154,3) 5A (*89,0*)
Высота растения	**5A** (156,2)		**5A** (156,2) 2A (*123,6*)		4B (38,6)	1A (*117,0*) 2A (*0,0*)	**4B** (38,6)	**5A** (172,1)	6D (*160,1*)	3A (*56,3*) 1A (*205,7*) 2A (*233,2*) 1D (100,7)
Длина верхнего междоузлия					**4B** (38,6)			**3B** (256,9)		
Стеблевой узел – размер								**6B** (*180,8*) **4A** (*237,9*)	6B (*39,5*)	**4D** (*53,4*) 2A (*190,8*)
Положение флагового листа в начале колошения					**3A** (90,2) 3D (0,0) 1A (141,0)	**1B** (32,2) 3A (103,8)			**5B** (34,4) **2A** (190,8)	**2A** (*190,8*) 6A (97,9)
Длина флагового листа					5A (105,4) 5D (78,9)	5A (105,4)	**5A** (17,3) 2A (*58,6*)	1D (*42,6*)	4D (*153,7*)	

Продолжение таблицы 1

Признак	Эксперименты									
	2005		2006		2007		2008	2009		
	П	М	П	М	П	М	М	П	М	Б
Ширина флагового листа					**5A** (*156,2*) 7D (73,5)		**2D** (*13,2*) 5A (*156,2*)	4A (*248,6*) 5A (*190,8*) 6B (*180,8*)	**5A** (*190,8*) 1D (*128,7*)	
Восковой налет на внутренней стороне листа					**2D** (*152,7*)			**2D** (*295,8*) 5D (*193,0*)	**2D** (*300,0*)	
Восковой налет на внешней стороне листа						**2D** (*152,7*)		**2D** (*300,0*)		
Восковой налет на стебле					**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*300,0*)	**2D** (*300,0*) 2A (164,0)	**2D** (*271,3*)
Восковой налет на колосе					**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*300,0*) **1D** (*236,2*)	**2D** (*263,1*)	7D (*151,9*) 1D (*238,4*)
Лист – окраска ушек							6B (106,1)		3B (28,3)	
Пыльники – окраска в начале цветения								1D (236,2) 2B (0,0)		
Текстура колоса							**5A** (46,5)		**2A** (*98,4*) 2B (164,7)	5D (319,6)
Остистость						6B (41,2)			1D (109,0)	
Форма колосковой/ цветковой чешуи							**2B** (*116,0*)	**7D** (249,1)	5D (*194,3*)	
Окраска колосковой чешуи					**1D** (166,7)	**1D** (171,2)	**1D** (173,2) 5D (78,9)		**1D** (236,2)	
Окраска зерновки					**3B** (66,0)					
Трудность обмолота					5A (25,8)		5A (25,8)			
Устойчивость к мучнистой росе					7D (174,0)				**7D** (218,1)	

Окончание таблицы 1

Признак	Эксперименты									
	2005		2006		2007		2008	2009		
	П	М	П	М	П	М	М	П	М	Б
Устойчивость к желтой ржавчине								**2B** (210,1)		
Устойчивость к бурой ржавчине	**4B** (30,5)	4B (34,1)						**4B** (110,1)		
Длина колоса	**4A** (*28,5*)	**4A** (*28,5*)	**4A** (*28,5*)	**4A** (*28,5*)	4A (*28,5*)	**4A** (*80,9*)	**4A** (*71,9*) 7A (160,9)	5B (96,3) 4A (*258,1*)	**4A** (*120,7*) **5D** (115,3) 6A (99,6) 1B (35,5)	**4A** (*120,7*) 1B (35,5)
Число колосков в колосе					**4A** (*28,5*)	4A (*62,9*)	**4A** (*28,5*)	**4A** (*120,7*) 5A (*47,3*) 7A (*65,8*) 3B (0,0)	**4A** (*120,7*) **5A** (*191,8*) 2A (67,2)	**4A** (*208,9*) 5A (145,2)
Число зерен в колосе	**4A** (*19,3*)		**4A** (*14,7*)	4A (*14,7*) 2D (160,5			4A (*28,5*)	7A (*11,2*) 2D (285,7)	4A (*99,2*) 2D (319,2)	2D (21,9)
Масса зерна с колоса			4A (*14,7*)	4A (*14,7*)				7A (*11,2*)	**4A** (*99,2*)	
Масса 1000 зерен	**1D** (108,2)			**1B** (*92,6*)			1B (*135,2*) 3B (247,2)		**2D** (229,6) 4A (0,0)	
Стекловидность зерна								**7B** (203,2)	**4A** (*233,9*)	7B (318,9)
Число стеблей с колосьями (колосьев с делянки)									6A (37,4)	3B (*198,2*) 1D (35,0)
Число растений на делянке (к уборке)									5D (240,7)	
Всего	**10**+0	**3**+2	**6**+3	**3**+4	**11**+10	**12**+6	10+10	**18**+17	**19**+20	**5**+17

Примечание. Полужирный шрифт – основные QTL (LOD ≥ 3), с подчеркиванием – существенные QTL (LOD много больше 3); нормальный шрифт – минорные QTL (LOD ≥ 2,5: < 3); пустые клетки – нет достоверного выявления признака (LOD < 2,5) или он не оценивался. В круглых скобках под номером хромосомы, приведенных с соответствующим буквенным обозначением, указана дистанция на данной хромосоме (курсив – QTL привнесен материнской формой Opata 85, обычный шрифт – QTL привнесен отцовской формой Synthetic). Референтные карты приведены у Ganal, Röder (2007). П – г. Пушкин, М – п. Михнево, Б – п. Безенчук.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего было проведено 1170 измерений 39 идентифицированных признаков. Из них только 282 и 219 привели к выявлению и локализации на хромосомах как минимум одного QTL с LOD-оценкой выше 3,0 или 2,5 соответственно. В общей сложности было выявлено 186 QTL, из которых 97 имели LOD ≥ 3,0 и 89 с LOD > 2,5 (табл. 1). Для 20 идентифицированных QTL был установлен LOD > 4,0. Выявленные QTL оказались рассредоточенными по разным хромосомам.

Признаки вегетативного роста/развития и цветения. В результате проведенного анализа хромосомные локусы, определяющие проявление признаков вегетативного роста и цветения, оказались локализованными преимущественно в 5A- и 5D-хромосомах. Несколько QTL было выявлено также в 7B и в 7D. По одному минорному QTL установлено в 2D- и 3D-хромосомах. Следует отметить, что QTL признаков вегетативного роста и цветения, локализованные в 5A- и 3D-хромосомах, привнесены материнской формой Opata 85, а QTL этих же признаков, привнесенные отцовской формой W7984, оказались сосредоточенными в 2D-, 5B-, 7B- и 7D-хромосомах. Признаки вегетативного роста и развития были установлены в 5 экспериментах в двух различных эколого-географических точках – Пушкине и Михнево, а признаки цветения и колошения – в трех экспериментах, в тех же эколого-географических точках. Отметим, что большинство QTL-признаков вегетативного роста и цветения, расположенных на хромосоме 5A, оказались сосредоточенными в одном районе хромосомы, и, по-видимому, являются одним и тем же хромосомным локусом.

Признаки морфологии растений. QTL признаков морфологии растения оказались рассредоточенными по разным хромосомам, полученных в различных экспериментах и экологических регионах, где проводились полевые эксперименты. Так, для признака «высота растения» QTL, выявленные в Пушкине, сосредоточились в 5A-хромосоме, а в случае экспериментов в Михнево и Безенчуке QTL определялись не только различными по своей силе QTL – основными и минорными, но и различными хромосомными локусами разных хромосом. Во всех случаях, за исключением локусов, расположенных на хромосомах 1D, 5A и 4B, признак «высота растения» контролировался аллелями, полученными от Opata 85.

Признак длины верхнего (колосоносного) междоузлия был выявлен только в одной экологической точке в двух различных экспериментах. В обоих вариантах этот признак контролировался основными QTL, полученными от W7984, но располагавшимися в каждом случае в различных хромосомах.

Размер стеблевого узла определялся активностью только QTL, полученных от Opata 85, располагавшихся в различных хромосомах, для трех различных эколого-географических точек проведения экспериментов. Исключение составили QTL, выявленные в 6B-хромосоме как в Пушкине, так и в Михнево.

Длина и ширина флагового листа контролировались QTL, расположенными преимущественно в 5A-хромосоме. Эти признаки установлены в пяти различных экспериментах в двух различных экологических регионах на протяжении трех лет. Для 5A-хромосомы длина флагового листа определялась экспрессией локусов, полученных от W7984, а ширина – от Opata 85. Причем месторасположение на хромосоме выявленных QTL для обоих признаков варьировало в зависимости от места и года проведения эксперимента. Следует отметить, что LOD-оценка в данном случае была довольно высока и в отдельных случаях превышала 4.

Положение флагового листа устанавливалось в четырех экспериментах в трех географических регионах. Несмотря на то что признак контролировался сильными QTL с LOD выше 3, месторасположение на хромосомах выявленных QTL для каждого эксперимента и каждой экологической точки было различным. Как в Пушкине, так и в Михнево проявление данного признака определялось QTL, полученными от W7984, а в случае Безенчука – как основным QTL, привнесенным Opata 85, так и минорным, полученным от W7984.

Окраска ушек листа и пыльников в начале цветения определялась минорными QTL с LOD-оценкой больше 2, но меньше 3. В трех экспериментах выявлено всего 4 QTL. Во всех случаях QTL получены от W7984. Иначе

обстояло дело с окраской колосковой чешуи и окраской зерновки. Для этих признаков не наблюдалось такого разброса QTL по хромосомам, как для предыдущих признаков. Определенные для двух различных экологических регионов в 5 различных экспериментах QTL оказались преимущественно сосредоточены всего в двух хромосомах – 1D и 3B. Все локусы хромосом, контролирующие проявление обоих этих признаков, получены от отцовской формы. Необходимо отметить, что для признака окраски колосковой чешуи LOD-оценка достигала 20 и более, а для окраски зерновки превышала 3.

Аналогичным образом выглядело распределение QTL, определяющих проявление признаков воскового налета на внешней и внутренней стороне листа, а также на стебле и на колосе. Восковой налет на внутренней и внешней стороне листа был установлен в пяти экспериментах в двух различных экологических точках в течение двух лет. Во всех случаях эти признаки определялись основными QTL, расположенными в 2D-хромосоме. Исключение составил эксперимент, проведенный в Пушкине в 2009 г., когда в дополнение к основному QTL признака наличия воскового налета на внутренней стороне листа был найден один минорный, расположенный в 5D-хромосоме. Во всех случаях оба признака контролировались аллелями, привнесенными Opata 85.

Восковой налет на стебле и на колосе отмечался на протяжении трех лет в 6 экспериментах, проведенных в трех различных эколого-географических точках. Во всех экспериментах, за одним исключением (Михнево, 2009 г.), признак «восковой налет на стебле» определялся действием основных QTL, полученных от Opata 85 и имеющих LOD-оценку от 9,7 до 15,9. Признак «восковой налет на колосе» также определялся преимущественно основными QTL, полученными от Opata 85 и имеющими высокую LOD-оценку. Однако данный признак контролировался также QTL, расположенными и на 1D-, и на 7D-хромосомах. Причем в двух случаях, по одному на 7D- и на 1D-хромосомах, это были минорные QTL, также привнесенные материнской формой.

Признаки текстуры колоса и его остистости были определены в 4 экспериментах, проведенных на двух различных опытных станциях в течение трех лет. Выявленные QTL расположились на хромосомах 2A, 5A (по одному основному локусу), а также 1D, 2B, 5D и 6B (по одному минорному). Признак «текстура колоса» контролировался аллелями, полученными как от материнской (2A), так и от отцовской (2B, 5A, 5D) форм, а признак остистости – только от материнской (1D и 6B).

Признаки урожая и качества. Признаки урожая и качества составили еще одну группу признаков, которые оценивались на протяжении пяти лет. Так, признак «длина колоса» формировался преимущественно за счет активности основных QTL, расположенных в 4A-хромосоме. Все эти QTL были получены от Opata 85. Однако, помимо этих аллелей, для данного признака были локализованы дополнительные QTL и на других хромосомах: 5D (основной QTL), 1B, 5B, 6A и 7A (все минорные). Все они были привнесены отцовской формой. Схожим образом определялось проявление признака «число колосков в колосе». Распределение выявленных для данного признака QTL было схожим с распределением аллелей QTL, формирующих проявление признака длины колоса. Следует отметить, что проявление признака числа колосков в колосе определяли QTL, привнесенные Opata 85, два из которых имели LOD-оценку выше 5.

Два признака, обусловливающие урожайность, число зерен в колосе и массу зерна с колоса, имели практически идентичное количество выявленных и локализованных QTL. Они располагались в 4A- и 7A-хромосомах. Дополнительно в 4 экспериментах, выполненных на трех различных станциях, на 2D-хромосоме были выявлены минорные QTL. Подчеркнем, что, несмотря на то что все четыре минорных QTL были привнесены W7984, они располагались в разных частях хромосомы. То же самое относится и к QTL, идентифицированным на 4A-хромосоме.

Еще один признак, определяющий урожай, – масса 1000 зерен – не проявил стабильность локализации контролирующих его QTL. Несмотря на то что в 4 экспериментах, проведенных в двух различных экологических регионах, было локализовано 6 QTL, 3 из которых основные, все они располагались в различных хромосо-

мах (1B, 1D, 2D, 3B и 4A), что практически не коррелировало с расположением QTL признаков числа и массы зерен с колоса.

Стекловидность зерна и трудность обмолота оценивали в 5 экспериментах на трех различных опытных станциях в течение трех лет. Всего было локализовано 5 QTL, 2 из которых – основные. В одном случае этот признак контролировался материнскими аллелями (4A), а в остальных – отцовскими (5A, 7B). Такое же «некоррелирующее» расположение на хромосомах выявленных QTL было установлено для признаков числа стеблей с колосьями (с делянки) и числа растений на делянке к уборке. Всего выявлено 4 минорных QTL, локализованных на хромосомах 1D, 3B и 6A, для признака «число стеблей с колосьями» и 5D для признака «число растений на делянке к уборке». Донорами аллелей идентифицированных QTL были как Opata 85 (3B), так и W7984 (1D, 5D, 6A).

Признаки устойчивости к заболеваниям. Для всех трех заболеваний, обнаруженных в процессе полевых испытаний, было установлено как минимум по одному основному QTL. Для признака устойчивости к мучнистой росе локализованы два QTL (один из которых основной), располагавшиеся на хромосоме 7D. Для признака устойчивость к желтой ржавчине идентифицирован один основной QTL, но уже на хромосоме 2B. В то же время 3 аллеля QTL, определяющие устойчивость к бурой ржавчине, локализовались на хромосоме 4B. Все хромосомные локусы, предопределяющие устойчивость к выявленным заболеваниям, были привнесены синтетической формой W7984. Следует отметить, что 3 аллеля QTL, характеризующие устойчивость к бурой ржавчине, идентифицированные в различные годы и в различных экологических точках, располагались на 4B-хромосоме в разных местах. Хотя в случае выявления этой болезни в полевых условиях Пушкина и Михнево установленные QTL локализовались практически в одном сайте хромосомы, но все же совпадение пиков их локализации было неидентичным. Разница составляла 4 cM. Разница же в локализации пиков, выявленных в Пушкине в 2005 и в 2009 гг., составила 79,8 cM. Следует отметить, что в обоих случаях LOD-оценка была выше 4, что говорит о достоверной локализации выявленных QTL. То же самое можно сказать и в отношении QTL устойчивости к мучнистой росе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Признаки вегетативного роста/развития и цветения. Информация о генах вегетативного роста и цветения является критической для понимания процессов адаптивности растений к условиям окружающей среды (Жученко, Король, 1985). У злаков признаки вегетативного роста/развития и цветения регулируются генами яровизации и фотопериодической чувствительности, действующими в ответ на такие воздействия окружающей среды, как пониженные температуры и продолжительность светового дня соответственно (Börner, 2002). Существует еще одна группа так называемых генов раннеспелости, которые, как правило, действуют вне зависимости от воздействия факторов среды произрастания. Генетический контроль времени цветения и связанных с ним признаков в ответ на яровизацию у большинства коммерческих сортов пшеницы контролируется 4 генами: *Vrn-A1* (в прошлом *Vrn1*), *Vrn-B1* (*Vrn2*), *Vrn-D1* (*Vrn3*) и *Vrn-B3* (*Vrn5*) (Goncharov, 1998; McIntosh *et al*., 2008, 2010; Zhang *et al*., 2008). Три основных гена яровизации *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* расположены у пшеницы на гомеологичных длинных плечах хромосом 5A, 5B и 5D (Börner, 2002; McIntosh *et al*., 2008). В наших экспериментах по идентификации признаков вегетативного роста/развития и цветения выявленные QTL, определяющие проявление данных признаков, оказались сосредоточенными преимущественно в 5A- и 5D-хромосомах, несущих основные гены отзывчивости на яровизацию как у пшеницы (McIntosh *et al*., 2008), так и у других родов трибы Triticeae (Börner, 2002). На хромосоме 2D, как известно, располагается ген *Ppd1*, а на хромосоме 7B – ген *Vrn5*, обозначенный *Vrn-B3* (McIntosh *et al*., 2008). Выявленные нами QTL оказались локализованными и на 2D-хромосоме, причем практически в тех же местах, где ранее с использованием этой же картирующей популяции в условиях Германии были картированы QTL, отвечающие за проявление признака колошения (Börner *et al*., 2002).

Один из трех локусов яровизации, *Vrn1*, был картирован на хромосоме 5A (Galiba *et al*.,

1995), его месторасположение на генетической карте подтверждено в независимом исследовании Korzun с соавт. (1997). Однако до сих пор не выявлено ни одного молекулярного маркера, с которыми оказались бы сцепленными гены *Vrn4* на хромосоме 5BL и *Vrn3* на хромосоме 5DL. Тем не менее, можно предположить, что оба гена, *Vrn4* и *Vrn3*, будут картированы на хромосомах 5BL и 5DL в позициях, сопоставимых с позицией гена *Vrn1* на хромосоме 5A. Наши данные по картированию признаков вегетативного роста/развития и цветения и идентифицированные на хромосомах 5A, 5B и 5D QTL позволяют надеяться, что такие маркеры будут найдены. Тем более что полученные нами результаты подтверждаются данными немецких исследователей (Börner *et al*., 2002).

Кроме QTL признаков цветения и колошения в наших исследованиях картированы QTL, отвечающие за вегетативный рост и развитие растений во временны́х периодах от появления всходов до кущения и до периода «всходы–созревание». Большинство выявленных для этих признаков QTL располагались на хромосомах 5A, 5D и 7B в местах расположения *Vrn*- и *Wx*-генов. Исключение составляли минорные QTL на 5B-, 2D- и 3D-хромосомах. Если QTL на 3D-хромосоме может быть объяснен расположением генов раннеспелости *per se* (*Eps-A1*), что следует из полученных первоначальных данных (Pestsova *et al*., 2000; Börner *et al*., 2002), то в отношении расположения QTL периода «всходы–выход в трубку» на 2D-хромосоме пока нет информации. QTL признака «продолжительности всходы–кущение» может быть объяснен колокализацией в этой хромосоме *Vrn*-генов.

Как известно, генетические детерминанты признаков цветения и плодоношения, проявляющихся на поздних стадиях развития высших растений, нередко оказываются сцепленными с генами, влияющими на рост и жизнеспособность организма на ранних стадиях развития, – системы M-V. Такие системы обнаружены в гомологичных хромосомных сегментах у родственных видов в пределах родов *Gossypium*, *Lycopersicon*, *Triticum*, *Phaseolus* и у ряда других (Жученко, 2008). Кроме того, как было показано ранее, ряд генов контролирующих один и тот же признак, может быть сцеплен в блок или локализован в разных хромосомах или разных плечах, а их активация контролироваться геномкоординатором (Жученко, 1990). Поэтому хромосомные локусы следует рассматривать не в качестве чисто механического сцепления генов, а как определенную степень их органического упорядочения, как группу функционально взаимосвязанных генов или как блоки коадаптированных генов (Жученко, 1988). По-видимому, то же самое можно сказать и в отношении QTL признаков вегетативного роста и цветения, проявление которых контролируется локусами хромосом 5A, 5D и 7B.

Признаки морфологии растений. QTL признаков морфологии растений оказались самыми многочисленными в наших исследованиях.

Признак высоты растения и сопутствующий ему признак длины верхнего (колосоносного) междоузлия, а также размер стеблевого узла, как известно, детерминируются многими генами (Börner *et al*., 1996) или блоками коадаптированных генов (Жученко, 1988, 1990, 2008). Поэтому не удивительно, что в настоящем исследовании были выявлены различные QTL в различных экспериментах, проведенных в разные годы и в различных эколого-географических регионах. Хотя и отмечалось некоторое периодическое совпадение локализации на хромосомах QTL, определяющих высоту растения в одной и той же эколого-географической точке, и даже совпадения месторасположения QTL двух разных признаков, высоты растения и длины верхнего (колосоносного) междоузлия, на одной хромосоме идентифицированных в разные годы, но в основном QTL располагались на хромосомах случайным образом, что подтверждает наши предыдущие выводы о перераспределении активности генов, детерминирующих проявление признаков высоты растения под воздействием лимитирующих факторов среды (Чесноков и др., 2008). По-видимому, смена спектра генов, определяющих данные количественные признаки при смене лим-фактора внешней среды, – это верхний уровень эпигенетических явлений в онтогенезе растений. Лим-факторы среды из большого пула продуктов экспрессии генов дифференциально отбирают те, которые обеспечивают адаптивность генотипа к данному лим-фактору в данной фазе онтогенеза (Драгавцев, 2003). Не исключено, что эффект высоты может вызы-

ваться плейотропным действием локуса *Ppd*, как это описано ранее (Börner *et al*., 1993). В других исследованиях уже проводили идентификацию и локализацию на хромосомах (Cadalen *et al*., 1998; Börner *et al*., 2002) QTL высоты растения. При этом в трех случаях позиции QTL высоты растения на хромосомах 1A, 3A и 4B совпадали с определенными нами. Следует отметить, что как в настоящем исследовании, так и в более раннем (Börner *et al*., 2002) локусы хромосом 1A, 2A, 3A и 6D, определяющие проявление этого признака, оказались привнесеными материнской формой Opata 85. Основные QTL высоты растения, привнесенные отцовской формой W7984 и расположенные на хромосоме 5A, не были идентифицированы ранее и могут стать предметом отдельного исследования.

Для признака «длина колоса», который имеет отношение как к признаку «высота растения», так и к признаку «урожайность» было найдено 9 основных QTL. Они стабильно отмечались на протяжении 5 лет в различных эколого-географических регионах, причем 8 из них располагались на хромосоме 4A, а один – на 5D. По литературным данным локусы, определяющие проявление длины колоса, располагаются в хромосомах 1B, 4A, 5A и 5D (Börner *et al*., 2002), что совпадает с позициями QTL, установленными нами для данного признака. Интересно, что в тех же позициях в наших исследованиях локализованы QTL признаков числа колосков в колосе, числа зерен в колосе и массы зерна с колоса, определяющие такой хозяйственно важный признак, как «урожайность». Ранее опубликованы результаты работы, в которой изучались эффекты 1BL/1RS- и 7BL/7AG-транслокаций у яровой пшеницы (*Triticum aestivun* L.) (Крупнов и др., 2009), влияющие на урожайность и качество зерна в Поволжье. В этой связи информация об идентифицированных на хромосомах 1B и 7A минорных QTL признаков длины колоса, числа колосков в колосе, числа зерен в колосе и массы зерна с колоса, сцепленных с определенными молекулярными маркерами, могут стать для селекционеров важным инструментом при изучении и переносе в селекционные сорта или линии локусов хромосом, определяющих эти признаки посредством маркер-опосредованной селекции. К тому же данные QTL отличаются стабильностью проявления и не зависят от эколого-географических условий выращивания растений.

Нами оценивался еще один признак урожайности – «масса 1000 зерен». Он так же, как и признак длины колоса, определялся активностью QTL, локализованных на хромосомах 1B и 4A, но, помимо этого, еще и на хромосомах 1D, 2D и 3B. Поскольку установлено всего 6 QTL массы 1000 зерен, то это не дает возможности в полной мере оценить вклад идентифицированных QTL в формирование общего признака урожайности. Однако локализованные на генетической карте QTL могут в перспективе способствовать изучению генетики данного признака.

Первые QTL урожайности и составляющих ее компонентов у пшеницы были локализованы лишь на хромосоме 4A (Araki *et al*., 1999). Авторы описывают QTL массы зерна с колоса в центромерном участке хромосомы 4A, что не вполне соответствовало хромосомному району, выявленному несколько позднее немецкой группой исследователей (Börner *et al*., 2002). Наши результаты полностью совпадают с данными немецких коллег, полученными на той же популяции. Исключение составляет QTL числа колосков в колосе, который был выявлен в центромерном районе 4A-хромосомы в 2009 г. в Безенчуке, что адекватно данным Araki с соавт. (1999). В то же время идентифицированные QTL длины колоса, выявленные в Пушкине и в Михнево, совпадали по своему месторасположению с QTL числа колосков в колосе, установленными там же. Для тех же районов наблюдалось совпадение локализации QTL числа зерен в колосе и массы зерна с колоса. Последнее было аналогично найденному Araki с соавт. (1999). Согласно данным немецкой группы исследователей, QTL длины колоса может совпадать с QTL числа зерен (Börner *et al*., 2002). Эффекты проявления выявленных нами на хромосоме 2D минорных QTL числа зерен в колосе, а также основного QTL массы 1000 зерен могут быть результатом плейотропного эффекта *Ppd-D1*-гена, который, как установлено Börner с соавт. (1993), может влиять на признак урожайности.

Следует отметить, что признаки массы 1000 зерен и стекловидности зерна на этой же популяции изучались и российскими коллегами

(Пшеничникова и др., 2006, 2008). Но если в случае признака массы 1000 зерен наши эксперименты по своим результатам совпадали с данными российских коллег, то QTL признака стекловидности по своему месторасположению отличались от идентифицированных нами локусов, а в случае признака массы 1000 зерен нами были выявлены и дополнительные локусы (на хромосомах 1D и 4A). Такие различия вызваны, по-видимому, тем, что выращивание и идентификация QTL производились в Германии, т. е. в другой эколого-географической зоне (Пшеничникова и др., 2006, 2008). Кроме того, следует отметить, что в изучение QTL были вовлечены не более 60 линий данной картирующей популяции, что, согласно разработанным ранее принципам определения QTL (Tanksley, 1993), может сказываться на установлении точного месторасположения QTL на хромосомах.

Гены, детерминирующие окраску колосковой чешуи, пыльников в начале цветения и зерновки, как известно, расположены на коротком плече гомеологичных групп хромосомы 1 (McIntosh *et al*., 2008). QTL, определяющие проявление этих признаков, были установлены и в наших экспериментах. Вполне вероятно, что основные QTL признака окраски колосковой чешуи, локализованные на хромосоме 1D, содержат ген *Rg2* (*red glume*). Тем более что LOD-оценка для данного признак была максимальной в наших экспериментах вне зависимости от года и места проведения опыта и достигала 20,02. Это говорит о стабильности QTL признака окраски колосковой чешуи, включая его независимость от воздействия окружающей среды. Так же на дистальном плече хромосомы 1DS находится ген *Gli-D1*, тесно сцепленный с геном *Brg* (*brown glume*), локализованным в 1994 г. (Koval, 1994). Автор предполагает, что гены *Brg* и *Rg2* могут быть аллельными. Основные QTL окраски колосковой чешуи, как оказалось, тесно сцеплены с минорным QTL окраски пыльников в начале цветения, также расположенным на дистальном плече 1D-хромосомы, а минорный QTL окраски ушек листа, расположенный на 3B-хромосоме, тесно сцеплен с основным QTL окраски зерновки. Окраска зерновки, как следует из литературных данных, обычно связана с окраской колосковой чешуи. Согласно опубликованным ранее результатам исследований (Панин, Нецветаев, 1986), темная окраска зерновки детерминируется тремя комплементарными генами, обозначенными *Bla1*, *Bla2* и *Bla3*. Ген *Bla1*, локализованный на хромосоме 1AS, сцеплен с *Gli-A1*. Все основные QTL окраски были найдены на хромосоме 1D и поэтому могут соответствовать *Bla*-генам. Аналогичные результаты получены Börner с соавт. (2002), причем для этой же популяции.

По признаку воскового налета ITMI популяция уже оценивалась американскими (Nelson *et al*., 1995a) и немецкими группами ученых (Börner *et al*., 2002). Американские исследователи нашли один локус, определяющий проявление признака воскового налета на хромосоме 2DS, и предположили, что картирующая популяция сегрегирует по гену $W2^1$, который, как известно, располагается в этой позиции. В исследованиях немецких коллег этот результат не был подтвержден. Вместо одного основного локуса 2D на хромосоме они обнаружили минорные QTL на хромосомах 1DL, 2D и 4AL и высказали предположение, что наследование данного признака носит более сложный характер, чем ожидалось. В наших экспериментах признак воскового налета определялся на внешней и внутренней стороне листа, на стебле и на колосе в течение трех лет в 6 различных экспериментах в трех различных эколого-географических регионах России. Результаты наших исследований подтверждают информацию американских ученых о существовании основного локуса на 2DS, определяющего проявление данного признака на стебле, колосе, а также внешней и внутренней стороне листа. Однако, помимо основного QTL на 2D-хромосоме, нами дополнительно обнаружены один основной и один минорный QTL на 1D-хромосоме для признака воскового налета на колосе и один минорный QTL на 5D для признака воскового налета на внутренней стороне листа. Кроме того, еще один минорный QTL локализован на 7D-хромосоме также для признака воскового налета на колосе. Все отличающие от основной позиции QTL признака воскового налета были идентифицированы в Михнево и в Безенчуке в один год, при этом в случае Михнево в том же эксперименте был выявлен и основной локус на 2D-хромосоме. Такие результаты говорят в поддержку высказанного немецкими коллегами предположения

о бóльшей сложности формирования и неоднозначности наследования данного признака, чем это предполагалось ранее.

Признаки устойчивости к заболеваниям. По трем болезням, изученным в полевых условиях на двух экспериментальных станциях в Пушкине и Михневе в течение трех лет, было получено очень незначительное количество данных о локализации выявленных QTL. Всего идентифицировано 6 QTL, 4 из которых основные (на хромосомах 2B, 4B, 7D) и 2 минорных (4B, 7D). Ранее изучение признаков устойчивости к заболеванию желтой и бурой ржавчиной, а также выявление устойчивости к мучнистой росе в полевых условиях на ITMI популяции проводилось в нескольких работах (Nelson *et al*., 1995a, c, 1997; Singh *et al*., 2000; Börner *et al*., 2002).

Всего описано примерно 48 генов, определяющих устойчивость к желтой ржавчине (McIntosh *et al*., 2008, 2010). 4 из них, *Yr27*, *Yr31*, *Yr41* и *YrP-81*, располагаются на хромосоме 2BS. Нами идентифицирован один основной QTL устойчивости к желтой ржавчине, локализованный на указанной хромосоме 2BS в прицентромерном районе. Вполне возможно, что это один из перечисленных выше локусов, однако для подтверждения этого предположения необходимо провести отдельный тест на аллелизм. В экспериментах Börner с соавт. (2002) также были выявлены основные QTL устойчивости к желтой ржавчине, которые располагались на этой же хромосоме. Однако ни один из QTL устойчивости к желтой ржавчине, найденных американскими исследователями (Singh *et al*., 2000) на плечах хромосом 3BS, 3DS, 4DS и 5DS, не был установлен ни в наших экспериментах, ни в экспериментах немецких коллег (Börner *et al*., 2002).

Устойчивость к бурой ржавчине была выявлена в 3 экспериментах и определялась двумя основными и одним минорным QTL, которые располагались так же, как и в экспериментах, проведенных ранее (Börner *et al*., 2002) на хромосоме 4B. Следует отметить, что оба выявленных нами основных QTL имели LOD-оценку выше 4. Никаких других QTL, относящихся к данному признаку, установлено не было.

Выявленный на 7D хромосоме основной QTL признака устойчивости к мучнистой росе может быть ассоциирован с *Pm15*, описанным японской группой исследователей (Tosa, Sakai, 1990). Немецкие коллеги локализовали QTL признака устойчивости к мучнистой росе на той же хромосоме и в том же районе, однако в дополнение к нему они обнаружили еще два дополнительных локуса на хромосомах 2D и 4B, второй из которых, как они предполагают, может соответствовать гену *Mld* (Börner *et al*., 2002).

Необходимо отметить, что идентифицированные QTL признаков устойчивости к трем изученным нами заболеваниям были выявлены в ограниченном числе экспериментов. Кроме того, устанавливалась только естественная инфекция, что, безусловно, требует проведения дополнительных уточняющих опытов, как лабораторных, так и полевых. Проведение дополнительных исследований и испытаний может пролить свет не только на уточнение локализации QTL признаков устойчивости, но и на идентификацию расы и штаммы патогенов, вызывающих изучаемые нами заболевания.

Стабильность выявленных QTL и достоверность их локализации. Молекулярно-генетическое картирование QTL является одним из основных подходов, позволяющих идентифицировать и осуществлять контролируемый перенос локусов хромосом, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков (Tanksley, 1993). Особый интерес для селекционеров, как правило, представляет необычный и не характерный для данного региона материал, который можно было бы перенести в местные сорта и селекционные линии с целью их генетического улучшения. В настоящем исследовании была задействована картирующая популяция яровой мягкой пшеницы, родительские формы которой являются для условий Российской Федерации таким необычным и нехарактерным материалом (Nelson *et al*., 1995a–c; Börner, 2002; Van Beem *et al*., 2005). В этом отношении сама по себе картирующая популяция ITMI уже представляет определенный селекционный интерес. В то же время, как известно, селекционеры могут использовать информацию по QTL-анализу только в том случае, если результаты будут воспроизводимы, что наблюдалось для части QTL в наших исследованиях. В то же время, если проявление активности QTL будет зависеть от условий окружающей среды, что

также отмечалось нами, то, например, в ходе реализации программы «точного земледелия» селекционер сможет скоординировать условия выращивания растений таким образом, чтобы в определенных условиях проявились нужные ему признаки. Таким образом, выявленные QTL условно можно разделить на две группы: зависимые и не зависимые от воздействия окружающей среды.

В настоящем исследовании выявление и локализация QTL были осуществлены при испытании одного и того же набора линий картирующей популяции в различных эколого-географических районах РФ и в различные годы проведения полевых испытаний. Следует отметить, что не во всех экспериментах и не во всех эколого-географических регионах, в которых проводили эксперименты, можно было выявить QTL, определяющие проявление изученных количественных признаков. Основная причина этого, по-видимому, заключается в характере проявления взаимодействия «генотип–среда». Так, например, если локализация на хромосомах QTL признаков воскового налета оставалась стабильной вне зависимости от года и от места проведения экспериментов, то QTL признаков периодов роста и высоты растения, наоборот, проявляли нестабильность и меняли свое месторасположение на хромосомах в зависимости не только от года, но и от места проведения испытаний. Очевидно, что это связано с реализацией адаптивного потенциала растений в определенных условиях их произрастания (Жученко, 1988, 2008; Iwaki *et al*., 2001). Возможно, комплексный характер действия факторов внешней среды во многом определяет особенности сформировавшихся в процессе эволюции блоков коадаптированных генов адаптации у каждого вида растений, в том числе и у пшеницы, а также специфику коадаптации ее генетической системы в целом. На такой же основе, как известно, формируется и специфичная для каждого вида растений эволюционная и онтогенетическая «память» генетических систем *F* и *R* (Жученко, Король, 1985; Жученко, 1988, 1990, 2008).

В соответствии с теорией метода QTL могут быть выявлены только в тех случаях, если родительские формы несут различные аллели. «Желаемый» аллель может оказаться очень специфичным для одного родителя и может быть не найден в других генотипах, например, составляющих картирующую популяцию. Тем не менее выявленные QTL указывают, что улучшение селекционного материала возможно, если хромосомные районы с нужными позитивными эффектами будут сгруппированы или объединены.

В наших исследованиях установлено, что количественные признаки были взаимосвязанными и коррелировали между собой. Это вытекало из наличия более чем одного QTL для двух и более признаков в одном и том же локусе на хромосоме и характера их проявления. Однако полученные результаты не позволяют разделить эффекты действия тесно сцепленных локусов и плейотропию.

Согласно литературным данным, LOD-оценку ниже 3 зачастую относят к низкому уровню достоверности, поскольку QTL-анализ сталкивается с необходимостью многократного тестирования повторений (тест пермутации) (Lander, Botstein, 1989). По сути, LOD-оценка представляет собой установление десятичного логарифма вероятности того, что нуль-гипотеза, утверждающая, что между двумя классами рекомбинантных линий, несущих отцовский (AA) и материнский (aa) аллели, нет достоверных фенотипических различий, неверна. Так, например, LOD = 2 означает, что гипотеза, альтернативная нулевой, является в $10^2 = 100$ раз более вероятной, LOD = 3 – в $10^3 = 1000$ раз и т. д. (Кочерина и др., 2011). Ранее было проведено исследование, в котором сравнивали уровни значений χ^2-теста со значениями $1/A = 1/10^{-\text{LOD значение}}$, где A – граница функции ошибки I рода (Morton, 1955). В работе Gerber и Rodolphe (1994) показано, что при высоких LOD-значениях 1/A близка к ошибке I рода и, наоборот, при низких LOD-значениях ошибка стабильно меньше 1/A, что говорит о достаточной консервативности LOD-оценки. В этом случае критическое значение 3 будет соответствовать максимальному значению ошибки I рода (при $p < 0{,}001$). В то же время, если выбрана очень высокая частная (индивидуальная) ошибка I рода, например 5 %, то высокий уровень сцепления будет достоверно найден случайным образом (Кочерина и др., 2011). В то же время, как следует из полученных нами данных, основные

и минорные QTL могут локализоваться в одних и тех же позициях в различных экспериментах и в различные годы, поэтому в повторяющихся экспериментах выбранная нами LOD-оценка ниже 3 может приниматься во внимание.

Исходя из всей совокупности полученных нами данных в настоящем исследовании не было выявлено QTL с эффектами, проявившими себя во всех экспериментах. Этому есть две причины. Во-первых, не все признаки можно было оценивать во всех проведенных экспериментах, что сказывалось на результатах исследований, и, как следствие, результаты разных испытаний по разным признакам могут быть сравнены между собой только на основе изучения результатов одного опыта. Во-вторых, при проведении исследований, сфокусированных на взаимодействии «генотип–среда», необходимо проверять, позволяют ли результаты одного эксперимента делать заключения относительно результатов, полученных в другом эксперименте. Для того чтобы это осуществить, опыты должны проводиться отдельно. Это значит, что необходимо накапливать дополнительные данные в повторных экспериментах. Однако отдельные QTL могут быть уже сегодня установлены в независимых испытаниях, что позволяет использовать для этого полученные в настоящем исследовании результаты, а выявленные основные QTL могут быть использованы в дальнейших экспериментах по изучению генетического контроля признаков, определяемых установленными QTL у пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.: ВИР, 2003. 35 с.

Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений: эколого-генетические основы. Кишинев: Штиинца, 1988.

Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1990. 432 с.

Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В 3 т. М.: Изд-во «Агрорус», 2008. 2880 с.

Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.

Кочерина Н.В., Артемьева А.М., Чесноков Ю.В. Использование лод-оценки в картировании локусов количественных признаков у растений // Докл. Россельхозакадемии. 2011. № 3. С. 14–17.

Крупнов В.А., Воронина С.А., Крупнова О.В. Эффекты 7DL-7AG- и 1BL-1RS-транслокаций на урожайность и качество зерна мягкой пшеницы в Поволжье // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 4. С. 751–758.

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

Панин В.М., Нецветаев В.П. Генетический контроль глиадинов и некоторые морфологические признаки колоса у твердой озимой пшеницы // Науч.-тех. бюл. ВСГИ. Одесса, 1986. Т. 2. С. 31–36.

Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф., Чистякова А.К. и др. Молекулярное картирование локусов, связанных с показателями качества зерна мягкой пшеницы // С.-х. биология. 2006. № 5. С. 41–47.

Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф., Чистякова А.К. и др. Картирование локусов количественных признаков (QTL), ассоциированных с показателями качества зерна мягкой пшеницы, выращенной в различных условиях среды // Генетика. 2008. Т. 44. С. 90–101.

Филатенко А.А., Шитова И.П. Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Triticum* L. Л.: ВИР, 1989. 44 с.

Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бёрнер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Докл. АН. 2008. Т. 418. С. 693–696.

Allard R.W., Bradshaw A.D. Implications of genotype-environment interactions in applied plant breeding // Crop Sci. 1964. V. 4. P. 503–508.

Araki E., Miura H., Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 977–984.

Ben Amer I.M., Korzun V., Worland A.J., Börner A. Genetic mapping of QTLs controlling tissue culture response on chromosome 2B of wheat (*Triticum aestivum* L.) in relation to major genes and RFLP markers // Theor. Appl. Genet. 1997. V. 94. P. 1047–1052.

Bezant J., Laurie D., Pratchett N. *et al*. Mapping QTLs controlling yield and yield components in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross using marker regression // Mol. Breed. 1997. V. 3. P. 29–38.

Börner A. Gene and genome mapping in cereals // Cell. Mol. Biol. Lett. 2002. V. 7. P. 423–429.

Börner A., Korzun V., Voylokov A.V., Weber W.E. Detection of quantitative trait loci on chromosome 5R of rye (*Secale cerelale* L.) // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 1087–1090.

Börner A., Korzun V., Voylokov A.V. *et al.* Genetic mapping of quantitative trait loci in rye (*Secale cereale* L.) // Euphytica. 2000. V.116. P. 203–209.

Börner A., Plaschke J., Korzun V., Worland A.J. The relationships between dwarfing genes of wheat and rye // Euphytica. 1996. V. 89. P. 69–75.

Börner A., Schumann E., Fürste A. *et al.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 105. P. 921–936.

Börner A., Worland A.J., Plaschke J. *et al*. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day length intensivity (*Ppd1*) on yield and its components for wheat grown in

middle Europe // Plant Breed. 1993. V. 111. P. 204–216.
Cadalen T., Soudrille P., Charmet G. *et al.* Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a double-haploid population // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 96. P. 933–940.
Faris J.D., Anderson J.A., Francl L.J., Jordahl J.C. RFLP mapping of tan spot resistance genes in wheat // Proc. 5th, 6th Public Workshop Int. Triticeae Mapping Initiative, Genetic Resources Conservation Program, Division of Agriculture and Natural Resources / Eds P.E. McGuire, C.O. Qualset. University of California, 1996. P. 179.
Galiba G., Quariie S.A., Sutka J. *et al*. RFLP mapping of the vernalisation (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 90. P. 1174–1179.
Ganal M.W., Rцder M.S. Microsattelite and SNP markers in wheat breeding // Genomics Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops / Eds R.K. Varshney, R. Tuberosa. Springer, 2007. V. 2. P. 1–24.
Gerber S., Rodolphe F. Estimation and test for linkage between markers: a comparison of lod score and χ^2 test in a linkage study of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) // Theor. Appl. Genet. 1994. V. 88. P. 293–297.
Goncharov N.P. Genetic resources of wheat related species: The *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter) // Euphytica. 1998. V. 100. P. 371–376.
Haldane J.B.S. The recombination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linkage factors // J. Genet. 1919. V. 8. P. 299–309.
Hayes P.M., Blake T., Chen T.H.H. *et al*. Quantitative trait loci on barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 7 associated with components of winter hardiness // Genome. 1993. V. 36. P. 66–71.
Iwaki K., Haruna S., Niwa T., Kato K. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype // Plant Breed. 2001. V. 120. P. 107–114.
Khlestkina E.K., Pestsova E.G., Röder M.S., Börner A. Molecular mapping, phenotypic expression and geographical distribution of genes determining anthocyanin pigmentation of coleoptiles in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 104. P. 632–637.
Korzun V., Röder M.S., Worland A.J., Börner A. Mapping of the dwarfing (*Rth12*) and vernalization response (*Vrn1*) genes in wheat by using RFLP and microsatellite markers // Plant Breed. 1997. V. 116. P. 227–232.
Kosambi D.D. The estimation of map distances from recombination values // Ann. Eugen. 1944. V. 12. P. 172–175.
Koval S.F. Genetic analysis of isogenic lines of spring wheat variety Novosibirskaya 67. I. Location of the gene determining the brown colour of the glume in chromosome 1D // Genetica. 1994. V. 30. P. 569–570.
Lander E.S., Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps // Genetics. 1989. V. 129. P. 185–199.
Lander E.S., Green P., Abrahamson J. *et al.* MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations // Genomics. 1987. V. 1. P. 174–181.
Mano Y., Takahashi H., Sato K., Takeda K. Mapping genes for callus growth and shoot regeneration in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Breed. Sci. 1996. V. 46. P. 137–142.
Marino C.L., Nelson J.C., Lu Y.H. *et al*. Molecular genetic maps of the group 6 chromosomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) // Genome. 1996. V. 39. P. 359–366.
McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky *et al.* // Proc. 11th Intern. Wheat Genet. Symp. Brisbane, Qld, Australia, 2008. V. 4.
McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat. 2010 supplement / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky *et al*. // Annu. Wheat Newslett. 2010. V. 56. P. 273–282.
Morton N.E. Sequential test for the detection of linkage // Am. J. Hum. Genet. 1955. V. 7. P. 277–318.
Nelson J.C., Singh R.P., Autrique J.E., Sorrels M.E. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat // Crop Sci. 1997. V. 38. P. 231–236.
Nelson J.C., Sorrels M.E., Van Denze A.E. *et al*. Molecular mapping in wheat: Major genes and rearrangements in homoelogous groups 4, 5 and 7 // Genetics. 1995c. V. 141. P. 721–731.
Nelson J.C., Van Deynze A.E., Autrique E. *et al.* Molecular mapping of wheat. Homoeologous group 2 // Genome. 1995a. V. 38. P. 516–524.
Nelson J.C., Van Deynze A.E., Autrique E. *et al*. Molecular mapping of wheat. Homoeologous group 3 // Genome. 1995b. V. 38. P. 525–533.
Nelson J.C**.** QGENE: software for mapping – based genomic analysis and breeding // Mol. Bred. 1997. V. 3. P. 239–245.
Paterson A.H., Lander E.S., Hewitt J.D. *et al.* Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms // Nature. 1988. V. 335. P. 721–726.
Pestsova E., Ganal M.W., Röder M.S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat // Genome. 2000. V. 43. P. 689–697.
Röder M.S., Korzun V., Wendehake K. *et al*. A microsatellite map of wheat // Genetics. 1998. V. 149. P. 2007–2023.
Singh R.P., Nelson J.C., Sorrels M.E. Mapping *Yr28* and other genes for resistance to stripe rust in wheat // Crop Sci. 2000. V. 40. P. 1148–1155.
Tanksley S.D. Mapping polygenes // Annu. Rev. Genet. 1993. V. 27. P. 205–233.
Thomas W.T.B. Prospects for molecular breeding of barley // Ann. Appl. Biol. 2003. V. 142. P. 1–12.
Tosa Y., Sakai K. The genetics of resistance of hexaploid wheat to the wheatgrass powdery mildew fungus // Genome. 1990. V. 33. P. 225–230.
Van Beem J., Mohler V., Lukman R. *et al.* Analysis of genetic factors influencing the developmental rate of globally important CIMMYT wheat cultivars // Crop Sci. 2005. V. 45. P. 2113–2119.
Van Deynze A.E., DubcovskyJ., Gill K.S. *et al.* Molecular-genetic maps for group I chromosomes of Tritiaceae species and their relation to chromosomes in rice and oat // Genome. 1995. V. 38. P. 45–59.
Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y. *et al*. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit // Crop Sci. 2008. V. 48. P. 458–470.

MAPPING OF QTLS DETERMINING THE EXPRESSION OF AGRONOMICALLY AND ECONOMICALLY VALUABLE FEATURES IN SPRING WHEAT (*Triticum aestivum* L.) GROWN IN ENVIRONMENTALLY DIFFERENT RUSSIA REGIONS

Yu.V. Chesnokov[1], N.V. Pochepnya[1], L.V. Kozlenko[1], M.N. Sitnikov[1], O.P. Mitrofanova[1], V.V. Syukov[2], D.V. Kochetkov[2], U. Lovasser[3], A. Börner[3]

[1] N.I. Vavilov Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia,
e-mail: yu.chesnokov@vir.nw.ru;
[2] Tulaikov Samara Research Scientific Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia;
[3] Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, Germany

Summary

For the first time a set of 110 recombinant inbred lines of a spring wheat mapping population was evaluated in different ecogeographical regions of Russia. Thirty-nine economically important traits that manifest themselves at different stages of growth have been examined in each ecogeographical locality under study for five years. A total of 186 quantitative trait loci (QTL) with LOD scores above 2,5 were identified. We have determined 97 QTLs with LOD scores exceeding 3,0. QTLs for traits studied, mapped on 21 chromosomes, manifested themselves under contrasting environmental conditions with varying degrees of reliability. It has been shown that manifestation of identified QTLs can depend or not depend on the environment, but the evaluated quantitative traits interact and correlate with each other. Relationships of identified homologous and homoeologous QTLs with known major genes or QTLs responsible for the manifestation of the studied traits in wheat or other Triticeae genera are discussed. The identified QTLs may be of interest for further experiments on the genetic control of the corresponding agriculturally valuable traits and for marker assisted selection in wheat breeding.

Key words: quantitative economically valuable traits, ecological and genetic mapping, ecogeographical regions of Russia, *Triticum aestivum*.

УДК 633.112:631.52

ОТНОСИТЕЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПРИЗНАКОВ ПРОДУКТИВНОСТИ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ В ПРОЦЕССЕ СЕЛЕКЦИИ*

© 2012 г. **П.Н. Мальчиков, М.Г. Мясникова**

ГНУ Самарский НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова Россельхозакадемии, Безенчук, Россия, e-mail: samniish@samtel.ru

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 25 февраля 2012 г.

Приведены данные, показывающие улучшение урожайности твердой пшеницы в зависимости от этапа селекции за 100 лет. Дается относительная характеристика значимости признаков продукционного процесса, продуктивности колоса, ценотических свойств агроценоза и морфофизиологических признаков в процессе селекционно-генетического улучшения адаптивности и урожайности твердой пшеницы. Показана значительная роль на последних этапах селекции признаков продуктивности колоса, длины соломины и доли зерна в надземной биомассе или хозяйственного коэффициента растения (К. хоз. р.) в англоязычной литературе Harvest Index (HI).

Ключевые слова: пшеница твердая, продукционный процесс, фотосинтез, сорт, главная компонента, путевые коэффициенты, морфоструктура, эволюция.

ВВЕДЕНИЕ

Селекция твердой пшеницы в Среднем Поволжье имеет вековую историю. Первые работы с местными сортами-популяциями были проведены под руководством К.Ю. Чеховича начиная с 1912 г. За это время было создано 26 сортов, из них 14 имели коммерческое значение, применялись в сельскохозяйственном производстве в различных регионах СССР и России. Исходный материал в течение всего периода селекции формировался на основе местных сортов-популяций; сортов, полученных отбором из них; образцов твердой пшеницы разнообразного эколого-географического происхождения; скрещивания с представителями других видов из рода *Triticum* (*Triticum aestivum* L., *T. dicoccum* Schueb., *T. carthlicum* Nevs., *T. timopheevi* Zhuk., *T. polonicum* L.). Всего было выполнено более 4 тыс. скрещиваний и изучено в селекционных питомниках около 700 тыс. линий. Объединяющей чертой всех созданных в Безенчуке сортов твердой пшеницы является их общее генеалогическое древо. Эта нить общей родословной тянется от местных сортов-популяций твердой и мягкой пшеницы. Весь вековой непрерывный процесс селекции твердой пшеницы на Безенчукской опытной станции и в Самарском НИИСХ (Ишаков и др., 1924; Благонадеждина, 1968; Варфоламеева, 1968; Артамонов, 1975; Мальчиков, 1998, 2009) можно разделить на 7 этапов. Первый и второй этапы представлены сортами, полученными методами аналитической селекции на основе местных сортов-популяций: Сивоуска 3, Мелянопус 212 и Белотурка 79/111 (первый этап); Гордеиформе 189 и Мелянопус 69 (второй этап). При этом первые три сорта были получены в Безенчуке, последние два – в Красном Куте. На третьем этапе была создана группа сортов, в родословной которых имеется местный сорт, относящийся к виду *T. aestivum* L. (название не сохранилось). Практическое значение имел сорт Леукурум 33, который можно рассматривать как первый значительный успех в селекции твердой пшеницы на адаптивность и урожайность. Четвертый

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

этап связан с созданием сорта Безенчукская 105 и распространением в Среднем Поволжье сорта Харьковская 46. Эти сорта уступали Леукурум 33 в стабильности урожаев, устойчивости к засухе и толерантности к низкому уровню плодородия почвы, но превосходили его по отзывчивости на высокий уровень агротехники и благоприятные условия среды. Сорт Безенчукская 139, имевший большое практическое значение, представляет пятый этап селекции твердой пшеницы. Созданный в условиях орошения, он характеризуется усилением относительно сортов предыдущего этапа отзывчивости на благоприятные условия выращивания. Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь, относящиеся к шестому этапу, сочетают высокий потенциал продуктивности и отзывчивости на высокий уровень агротехники, достигнутые на предыдущем этапе, с повышенной устойчивостью к стрессовым факторам среды. Наиболее отчетливо это сочетание проявляется у сорта Безенчукская 182, включенного в реестр сортов по 6 регионам РФ и в реестр сортов Республики Казахстан. Седьмой этап представлен широким спектром сортов, включенных в реестр РФ (Безенчукская степная, Безенчукская 205, Марина), переданных в систему Государственного сортоиспытания (Памяти Чеховича, Безенчукская 207, Безенчукская Нива, Безенчукская 209) и ряд перспективных селекционных линий. Для этих сортов характерно усиление комплекса адаптивности при сохранении высокого потенциала продуктивности и отзывчивости, достигнутого на предыдущем этапе при создании сорта Безенчукская 182.

Таким образом, совокупность сортов с общей генеалогией, которая была сформирована в одном селекционном центре в разные периоды и которая несет значительное разнообразие, представляет в методическом отношении ценный материал для изучения особенностей изменения урожайности в процессе селекции и определения тенденций в развитии морфотипа/морфотипов с высоким уровнем адаптивности к экологическим и технологическим условиям региона. Поэтому целью наших исследований было определение в серии экспериментов ведущих признаков продукционного процесса и их вклада в повышение урожайности твердой пшеницы в процессе селекции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 1997–2010 гг. на полях селекционного севооборота Самарского НИИСХ по чистому пару и зерновому предшественнику «овес на зерно» (зябь). Применялась общепринятая агротехника для центральной зоны Самарской области. Посевы опытных массивов, включающие делянки 25 м^2, проводили рендомизированными блоками в 6 повторностях.

Объектами исследований были сорта и селекционные линии Самарского НИИСХ, сорта других селекционных учреждений России. Вся совокупность изученных генотипов распределяется по этапам селекции: 4, 5, 6 и 7.

Накопление и распределение биомассы по органам изучались по методическим рекомендациям НИИСХ Юго-Востока (Кумаков и др., 1982). Для этого в фазы кущения, трубкования, завершения роста соломины, созревания в каждой повторности отбирали пробу растений (80–100 растений) в трех точках общей площадью 0,6 м^2. Площадь листьев (ПЛ) определяли расчетным методом, используя данные удельной поверхностной плотности зеленых листьев из каждой пробы и абсолютно сухой массы зеленых листьев на 1 м^2. Фотосинтетический потенциал (ФП) и чистую продуктивность фотосинтеза (Ф. ч. пр.) в онтогенезе растений рассчитывали, опираясь на значения ПЛ на начало и конец периода, его продолжительность в сутках и на значения прироста биомассы на 1 м^2. Элементы структуры урожая определяли на выборке 50 растений, случайно отобранных из пробного снопа, взятого в трех местах делянки общей площадью 0,6 м^2.

Однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализы в рендомизированных блоках проводили по Б.А. Доспехову (1979). Анализ матриц генотипических корреляций проведен по методике Г. Харман (1972). Анализ коэффициентов путей Райта осуществляли по С.П. Мартынову (1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мы не располагаем данными о соотношении урожайности сортов первого и второго этапов селекции. Если принять величину 5,0 % в качестве минимальной для разрешающей

способности полевого эксперимента, то можно предположить, что сорт второго этапа селекции Гордеиформе 189 был на 10 % более продуктивен, чем местные сорта популяции.

Достаточно точно можно измерить генетическую составляющую урожайности, начиная с сортоиспытаний 1930-х гг. с участием сорта Леукурум 33, представляющего третий этап селекции твердой пшеницы в Среднем Поволжье. По данным сортоиспытаний 1930-х годов, разница между Леукурум 33 и Гордеиформе 189 составила +23,6 %. Это соотношение между сортами сохранилось до 1958 г. – последнего года регулярного сортоиспытания Гордеиформе 189. Преимущество Леукурум 33 формировалось за счет числа зерен и количества продуктивных стеблей на единице посевной площади (отчет Безенчукской СХОС, 1935). Приведенные данные демонстрируют первый значительный вклад селекции в повышение адаптивности и урожайности. Сорт Леукурум 33 не был превзойден в сортоиспытаниях 1930–1950 гг. Однако он имел один существенный недостаток для культуры твердой пшеницы – мелкозерность, поэтому в качестве стандарта в сортоиспытаниях 1950–1960 гг. использовался Мелянопус 69 – сорт второго этапа, но более продуктивный и засухоустойчивый, чем Гордеиформе 189.

Изучение в многолетнем эксперименте сортов Мелянопус 69, Харьковская 46, Безенчукская 139, Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь позволило отчетливо по периодам селекции (4–6-й этапы) ранжировать признаки продуктивности и их значимость в зависимости от периода селекции. Для четвертого этапа селекции (внедрение сорта Харьковская 46) характерно увеличение числа продуктивных стеблей на единицу площади относительно сорта Мелянопус 69 (2 этап селекции), изменение остальных компонентов было незначительным (табл. 1).

Пятый этап (создание сорта Безенчукская 139) существенно увеличил число зерен в колосе, а шестой – массу зерновки (получение сортов Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь). Причем каждый этап, улучшая новые признаки, не допускал снижения достигнутого уровня признака, улучшенного на предыдущем этапе.

Обнаруженная последовательность изменений признаков в процессе селекции, видимо, не случайна. Коллекционные образцы, не адаптированные к условиям Поволжья, обычно имеют сильную изреженность стеблестоя, особенно в засушливые годы. Это связано с плохой выживаемостью растений, что проявляется уже на первых этапах онтогенеза и является причиной низкой урожайности. Хорошую выживаемость селекционеры используют и как показатель приемлемой адаптивности изучаемого генотипа (Ильин, 1970; Васильчук, 2005). Поэтому процесс увеличения густоты продуктивных стеблей в агроценозе – первый рубеж, который преодолевает селекция на пути повышения адаптивности, после чего появляются перспективы постепенного и эффективного для реальной урожайности улучшения элементов продуктивности колоса.

Таблица 1

Урожайность сортов твердой пшеницы
(элементы урожайности выражены в процентах относительно сорта Мелянопус 69)

Сорт	Год допуска к использованию	Урожай зерна	Масса 1000 зерен	Число зерен/м^2	Прибавка урожая к М69 за счет		Число продуктивных стеблей/м^2	Число зерен в колосе
					массы 1000 зерен	озерненности/м^2		
М69	1929	100,0	100,0	100,0	0,0	0,0	100,0	100,0
Х46	1968	122,7	100,3	122,4	1,2	98,8	117,6	93,8
Б139	1980	139,0	104,2	134,8	25,0	75,0	108,2	110,5
Б182	1993	156,7	113,0	143,6	45,0	55,0	112,9	115,1
БЯ	1995	161,0	111,1	149,8	35,0	65,0	119,2	110,9
$НСР_{0,05}$		5,8	3,9	8,9			8,1	6,9

Примечание. М – Мелянопус, Х – Харьковская, Б – Безенчукская, Я – Янтарь.

Феномен значительного укрупнения колоса на 5–6-м этапах селекции необходимо объяснить, опираясь на детальные исследования процессов формирования урожайности в онтогенезе.

Урожайность зерновых культур с единицы посевной площади многими исследователями обычно представляется как функция числа растений на единицу площади, числа колосьев на растение, числа зерен в колосе и массы одного зерна (Бороевич, 1984; Майо, 1984). Однако более продуктивные генотипы по результатам оценки их урожаев с единицы посевной площади не всегда отличаются повышенными значениями элементарных компонентов урожая. Например, еще в 1959 г. W. Williams (1959) определил, что высокоурожайные гибриды томатов по числу и среднему размеру плодов не отличаются от среднеродительских показателей.

J. Grafius (1960) также обнаружил мультипликативное взаимодействие элементов продуктивности кукурузы (число початков, число рядов зерен в початке, количество зерен в ряду и массы зерна) при отсутствии корреляции между этими компонентами. Автор утверждал, что «не может быть никаких аддитивных, доминантных и сверхдоминантных эффектов, а также никакой наследуемости урожая *per se*, поскольку генетически контролируется не сам урожай, а его компоненты». Однако R.H. Moll с соавт. (1962) показали, что урожай формируется благодаря способности организма производить то или иное количество органического вещества, а гены, контролирующие морфоструктуру растений, не имеют отношения к урожаю, а только перераспределяют его. Ю.Б. Коновалов и В.В. Тарарина (1975, 1989) полагали, что продуктивность генотипов не лимитируется числом зачатков и крупностью зерен, а попытки сочетания большого числа крупных зерен путем подбора контрастных родительских форм малоперспективны на том основании, что реализация такой структуры определяется вегетативной сферой и активностью колоса. Эта точка зрения основана на теории фотосинтетической продуктивности растений (Иванов, 1941; Ничипорович, 1956, 1977, 1982, 1988; Rawson, Evans, 1971; Росс, 1975; Тооминг, 1977; Кумаков, 1982; Мокроносов, 1983). Она рассматривает процесс формирования урожайности в зависимости от варьирования двух групп интегральных признаков: а) ассимиляции (ассимиляционная поверхность, продолжительность ее функционирования, фотосинтетический потенциал, чистая продуктивность фотосинтеза растений); б) перераспределения продуктов фотосинтеза (морфогенетические особенности, функции роста колоса, доли зерна в надземной биомассе, или хозяйственного коэффициента – К. хоз.). Исследование сортов в системе этих признаков позволяет довольно точно определить в каждом эпизоде группу признаков, лимитирующих продукционный процесс.

Для выявления закономерностей формирования урожая на основе подходов теории фотосинтетической продуктивности в контрастные по гидротермическому режиму 1997 и 1998 гг. были изучены сорта, представлявшие 4–6-й этапы селекции и перспективные в тот период селекционные линии – всего 10 генотипов. В исследовательский процесс были вовлечены 30 признаков, характеризующих динамику продукционного процесса в онтогенезе. Они распределяются по следующим группам: 1) признаки фотосинтетической активности в онтогенезе (надземная биомасса, площадь листьев, чистая продуктивность фотосинтеза), доли зерна в надземной биомассе; 2) особенности потребления и распределения в надземных органах азота и фосфора (вынос агроценозом азота, фосфора в фазы кущения, трубкования, цветения, созревания, азотный уборочный индекс – АУИ, содержание белка в зерне); 3) признаки ростовых процессов (функции роста стебля, боковых побегов, колоса в фазу цветения); 4) урожайность и ее элементы. Для выявления групп тесно коррелирующих признаков применялись статистические методы многомерного анализа. Метод главных компонент предназначен для совместного анализа взаимосвязанных признаков (Харман, 1972). Он позволяет весь комплекс признаков распределить на группы путем нахождения нескоррелированных между собой главных компонент. В процессе их анализа выделяются так называемые гипотетические факторы, представляющие собой сложные системы, отличающиеся глубоким внутренним взаимодействием входящих в них признаков и существенной независимостью от других выделенных систем. Системы, в которых два или более признака связаны между собой обратной

зависимостью, т. е. компенсируют изменение уровней друг друга, являются автокомпенсаторными или обладающими свойством авторегуляции своей эффективности (Осипов, 2000). Группы тесно связанных между собой признаков могут быть выражены как один. При этом часть избыточных признаков отсеивается, что ведет к оптимизации селекционного процесса.

По данным экспериментов определена система взаимодействия признаков, характеризующих продукционный процесс в динамике онтогенеза, с урожайностью зерна (табл. 2). Установлено три уровня взаимосвязи.

Первый уровень включает признаки, объединенные в группу тесной, стабильной и независимой от условий среды взаимосвязью. Второй и третий уровни объединяют признаки, обнаруживающие тесную зависимость в условиях засухи и оптимального гидротермического режима соответственно. На первом уровне взаимосвязи признаков, кроме «урожайности зерна», находятся: «функция роста колоса в фазу цветения»; «доля зерна в надземной биомассе» и «количество поглощенного фосфора в период трубкование–цветение». По отношению к ним автокомпенсаторным является признак «содержание белка в зерне».

На втором уровне к признакам первой группы, положительно связанным с урожаем зерна, добавляются «число зерен в колосе», «азотный уборочный индекс», «площадь листьев главного побега в фазу кущения» и «количество поступивших в надземную часть в период от цветения до созревания азота и фосфора». Автокомпенсаторными признаками на этом уровне были: «содержание белка в зерне», «функция роста боковых побегов в фазу цветения», «чистая продуктивность фотосинтеза (Ф. ч. пр.) в период «трубкование–колошение». Третий уровень взаимосвязи включает признаки: «число растений/м^2», «вынос P_2O_5 и азота в период «кущение–трубкование»; «надземную биомассу в фазу цветения», «площадь листьев главного побега в фазу цветения» и все признаки первой группы. К группе автокомпенсаторных признаков на этом уровне относятся: «содержание белка в зерне»; «вынос азота и P_2O_5 в период «всходы–кущение»; «надземная масса в фазу

Таблица 2

Уровни взаимозависимости урожайности зерна и морфофизиологических признаков (по результатам факторного анализа)

Уровень	Характер взаимосвязи	Группы признаков	
		основная	автокомпенсаторная к основной
I	Независимый от условий среды	1. Урожай зерна агроценоза 2. Функция роста колоса в фазу цветения 3. К. хоз. 4. Вынос агроценозом P_2O_5 в период трубкование–цветение	1. Содержание белка в зерне
II	Проявляющийся в условиях засухи	Признаки первого уровня, а также 1. Число зерен в колосе 2. Азотный уборочный индекс 3. Площадь листьев главного побега в фазу кущения 4. Вынос агроценозом P_2O_5 и азота в период цветение–созревание	1. Содержание белка в зерне 2. Функция роста боковых побегов в фазу цветения 3. Ф. ч. пр. в период трубкование–колошение
III	Проявляющийся при оптимальном гидротермическом режиме	Признаки первого уровня, а также 1. Число растений на 1 м^2 2. Вынос P_2O_5 и азота в период кущение–трубкование 3. Надземная биомасса в фазу цветения 4. Площадь листьев главного побега в фазу цветения	1. Содержание белка в зерне 2. Вынос азота и P_2O_5 в период всходы–кущение 3. Надземная масса в фазу кущения 4. Площадь листьев главного побега в фазу кущения

кущения»; «площадь листьев главного побега в фазу кущения».

Таким образом, наиболее стабильная взаимосвязь урожайности агроценоза в контрастных условиях среды наблюдается с процессами морфогенеза колоса (функция роста колоса в фазу цветения), выходом зерна из надземной биомассы и выносом фосфора в период «трубкование–цветение». Последнее обстоятельство, возможно, связано с более энергичным ростом корневой системы (образованием корневых волосков) и ее активностью у продуктивных сортов.

Элементы структуры урожайности (число растений/м^2, число зерен в колосе) входили в число компонентов гипотетических факторов вместе с урожаем зерна с одного м^2 в зависимости от условий среды. В благоприятных условиях 1997 г. это был признак «число растений/м^2», в условиях засухи – «число зерен в колосе». В обоих случаях наблюдалась положительная связь признаков с урожайностью. Условия 1997 г. были исключительно благоприятны для выживаемости растений. Очевидно, что генотипы, толерантные к загущению, имели более плотное стояние растений, они же были и более урожайными. Этот результат показывает положительное воздействие селекции на ценотические свойства сортов, которые, видимо, особенно необходимы для максимально полной реализации ресурсов среды при их избытке. «Масса 1000 зерен» и «урожайность зерна агроценоза» входили в разные системы признаков, обнаруживая независимость при генотипическом варьировании.

«Выносы азота и фосфора» в период «цветение–созревание зерна» в оба года входили в одну систему с признаком «число зерен в колосе», обнаруживая положительную взаимосвязь. Вероятно, отбор адаптированных форм с высокоозерненным, крупным колосом опосредованно приводит к увеличению выноса макроэлементов в репродуктивный период и усилению мощности и активности корневой системы.

«Содержание белка в зерне» и «урожайность зерна агроценоза» являются взаимно компенсаторными признаками. Стабилизация содержания белка в зерне в процессе селекции высокоурожайных адаптированных сортов может быть достигнута путем увеличения АУИ и выноса азота в период «цветение–созревание».

Функция роста боковых побегов к моменту цветения в засушливый год, находясь в основной гипотетической системе признаков, имела обратную связь с урожайностью, числом зерен в колосе, выходом зерна из надземной биомассы растений и функцией роста стебля. В благоприятный год из этих признаков в одном факторе находились только два – «функция роста боковых побегов» и «функция роста стебля в фазу цветения», обнаружившие отрицательный эффект взаимодействия. При отборе высокопродуктивных, среднерослых и короткостебельных сортов необходимо учитывать эти закономерности.

В следующей серии полевых экспериментов, проведенных на двух фонах, сформированных контрастными предшественниками (чистый пар, овес на зерно) в 2004–2010 гг. исследованы сорта 4–7-го этапов селекции. В этом эксперименте были широко представлены сорта 7-го этапа и перспективные селекционные линии, созданные в последние годы, что необходимо для корректной оценки перспектив эволюционных тенденций (каналов) продуктивности, которые были определены на предыдущих этапах.

Гидротермические и фитосанитарные условия среды этого периода были для продукционного процесса твердой пшеницы неблагоприятными. По пару максимальный урожай получен в 2005 г. – 18,7 ц/га, по овсу в 2006 г. – 9,0 ц/га. Очень жесткие условия наблюдались в 2007 г. – сильная весенняя засуха, сопровождавшаяся высокотемпературным стрессом, 2008 г. – эпифитотия листовых пятнистостей и в 2009–2010 гг. – сильная весенне-летняя засуха.

Первоочередная задача этого цикла исследований состояла в том, чтобы на фоне значительной изменчивости урожайности в зависимости от условий среды и сортов определить вклады генотипа, среды и их взаимодействия, соотношения между которыми в данном случае характеризовали бы роль селекции за три последних сортосмены в стабилизации процессов формирования урожайности твердой пшеницы.

В целом тренд урожайности за счет селекции начиная с 4-го этапа, зафиксированный в семилетнем эксперименте, составил: по пару +0,58 т/га или +74,3 %, по зяби +0,23 т/га или +47,6 % (табл. 3).

Если минимальную цифру 30 % взять за основу для расчета степени превосходства по

Таблица 3

Урожайность сортов, принадлежащих к 4–7-му этапу селекции, 2004–2010 гг.

Этап селекции	Урожайность			
	пар		зябь	
	т/га	%	т/га	%
4	0,77	100,0	0,46	100,0
5	0,88	114,5	0,48	102,2
6	1,09	140,9	0,57	122,6
7	1,35	174,3	0,69	147,6
$НСР_{0,05}$	0,12		0,06	

Таблица 4

Эффекты (SS) и доля (%) влияния генотипа, среды и их взаимодействия на урожайность твердой пшеницы, пар, зябь, 2004–2009 гг.

Факторы дисперсии	Предшественник			
	пар		зябь	
	SS	%	SS	%
Генотип (A)	1589,3	22,1	199,9	7,8
Условия среды (B)	3863,2	53,7	1604,9	62,4
Взаимодействие (A*B)	516,2	7,2	86,6	3,4
Ошибка (Z)	1224,1	17,0	678,8	26,4
Доля (%) дисперсии A*B в суммарной дисперсии A+A*B	–	24,5	–	30,2

продуктивности сортов Харьковская 46 и Лекурум 33 над местными сортами-популяциями, то общий тренд урожайности зерна за 100 лет селекции составляет 80–100 %, или около 3,1 % в год.

Методом двухфакторного дисперсионного анализа показано, что влияние на дисперсию урожайности генотипа и «генотип-средовых» взаимодействий в благоприятных условиях (по чистому пару) значительно выше, чем в условиях с более широким спектром лимитирующих факторов (предшественник овес на зерно). При этом доля «генотип-средовых» взаимодействий в селекционно значимой изменчивости по зерновому предшественнику возрастает (табл. 4). Суммарная доля селекционно значимой дисперсии (A+A*B) по пару составляет почти 30 %, это означает, что рациональное использование новых сортов повышает надежность получения запланированного урожая в сравнении с сортами, относящимися к 4-му и 5-му этапам селекции, примерно на такую же величину. В условиях зернового предшественника эта цифра уменьшается в 3 раза, причем надежность в ее реализации будет в значительной степени зависеть от эффективного использования системы сортов.

Графический анализ взаимодействий «генотип–среда» на основе смены рангов сортов по градиенту среды показывает, что основной эффект взаимодействия дает группа сортов, относящихся к 7-му этапу селекции (рис.).

Сорта, относящиеся к 4, 5 и 6-му этапам селекции (Х46, Б139 и Б182 соответственно), не меняют рангов относительно друг друга (единственный перекрест наблюдался в 2007 г. у сортов Х46 и Б139) и относительно сортов 7-го этапа селекции. Очевидно, что эффекты

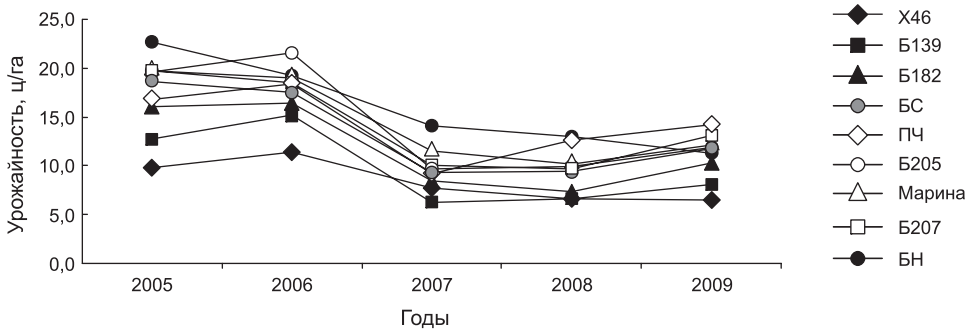


Рис. Динамика средних величин урожайности зерна в зависимости от условий года и сорта.

Х – Харьковская, Б – Безенчукская, ПЧ – Памяти Чеховича, С – Степная, Н – Нива.

взаимодействия «генотип-среда» по такому сложному признаку, как «урожайность зерна», формирующемуся в течение всего онтогенеза, возникают при смене лимитирующих факторов среды в результате включения механизмов переопределения генетической формулы количественных признаков (Драгавцев, Аверьянова, 1983; Драгавцев и др., 1984; Драгавцев, 2005). В связи с этим можно предположить наличие значительных различий в эффектах компонентных признаков по градиенту среды на урожайность. С целью определения этих различий были изучены взаимосвязи 9 признаков, разбитых на три группы: 1) признаки, характеризующие состояние агроценоза: «число растений/м^2 (ЧР)», «продуктивное кущение (ПК)»; 2) элементы продуктивности колоса: «число колосков в колосе (ЧКК)»; «число зерен в колосе (ЧЗК)»; «число зерен в колоске (ЧЗКК)»; «масса 1000 зерен (М1000)»; 3) морфофизиологические признаки, влияющие на распределение биомассы: «доля зерна в надземной биомассе растения (К. хоз. р.)», «доля зерна в биомассе колоса (К. хоз. к.)» и «длина соломины (ДС)».

Анализ матрицы генотипических корреляций этих признаков с урожайностью зерна в 12 средах показывает значимость на 1,0 и 5,0 %-м уровнях 46 из 108 значений (табл. 5). При этом варьирование первой группы признаков, характеризующих состояние агроценоза, практически не связано с варьированием урожайности.

Вторая группа признаков наиболее часто коррелировала с урожайностью зерна – 24 случая достоверных значений. Признак «ЧКК» в двух случаях имел достоверные положительные коэффициенты корреляции с урожайностью и в одном случае – отрицательный. Последний эпизод имел место в 2010 г. в условиях сильнейшей засухи и высокотемпературного стресса в течение всего периода вегетации твердой пшеницы. В этих условиях более продуктивными были сорта с коротким периодом «всходы–колошение» и меньшими величинами признака «ЧКК».

Положительные корреляции наблюдались в 2007 г. по обоим предшественникам, что было связано с сильной весенней засухой, от которой значительно пострадали скороспелые сорта. Из трех других признаков продуктивности колоса наиболее часто коррелировали с урожайностью «ЧЗКК» (8 случаев) и «масса 1000 зерен» (8 случаев), признак «ЧЗК» имел 6 случаев положительной корреляции с урожайностью, причем теснота взаимосвязи с этим признаком усиливалась в тех ситуациях, где наблюдались положительные корреляции «ЧКК» с «урожаем зерна».

В третьей группе признаков положительные корреляциями с урожаем зерна на достоверном

Таблица 5

Генотипические коэффициенты корреляции урожайности и ее компонентов

Признак	Годы											
	2004		2005		2006		2007		2008		2009	2010
	Пар	Зябь	Пар	Зябь	Пар	Зябь	Пар	Зябь	Пар	Зябь	Пар	Пар
ПК	–0,01	0,10	–0,39	0,21	–0,36	–0,21	0,42	0,38	0,12	0,21	–0,43	–0,41
ЧР	–0,11	–0,23	0,48	0,00	0,23	0,19	–0,31	–0,11	0,03	0,44	0,33	–0,07
ЧКК	–0,09	0,19	–0,23	0,33	0,20	0,39	**0,75**	**0,50**	0,08	–0,06	–0,10	–0,54
ЧЗК	0,14	**0,70**	0,41	0,47	0,29	**0,81**	**0,86**	**0,67**	**0,60**	0,39	0,45	**0,58**
ЧЗКК	0,12	**0,52**	**0,65**	0,40	0,24	**0,81**	**0,70**	**0,54**	**0,69**	0,49	**0,57**	**0,66**
М1000	**0,57**	**0,67**	**0,84**	0,18	**0,75**	**0,73**	0,43	0,37	**0,78**	**0,51**	0,44	**0,71**
ДС	**–0,53**	**–0,78**	0,21	–0,35	–0,25	–0,35	–0,30	–0,26	**–0,66**	–0,45	–0,25	–0,26
К. хоз. р.	**0,51**	**0,79**	**0,80**	**0,58**	**0,53**	**0,82**	**0,62**	**0,62**	**0,91**	**0,66**	**0,81**	**0,71**
К. хоз. к.	0,32	**0,53**	**0,57**	0,43	0,16	**0,72**	0,33	0,42	**0,76**	0,47	**0,71**	**0,73**

Примечание. Жирным выделены значения, достоверные на 1,0 %-м и 5,0 %-м уровнях. Сокращения: ПК – продуктивное кущение; ЧР – число растений/м^2; ЧКК – число колосков в колосе; ЧЗК – число зерен в колосе; ЧЗКК – число зерен в колоске; М1000 – масса 1000 зерен; ДС – длина соломины; К. хоз. р. – доля зерна в надземной биомассе растения; К. хоз. к. – доля зерна в биомассе колоса.

уровне во всех средовых ситуациях наблюдались для признака «К. хоз. р». Признак, характеризующий микрораспределение ассимилятов между колосом и зерном – «К. хоз. к.», проявляет положительную взаимосвязь с урожаем зерна в 6 случаях, причем это те ситуации, в которых наблюдается значимая связь урожая зерна с признаком «ЧЗКК». Длина соломины в большинстве экспериментов отрицательно коррелировала с урожаем зерна, в 3 случаях эта зависимость была достоверной. Это является доказательством положительного влияния снижения высоты растений и изменения морфофизиологических корреляций на урожайность зерна твердой пшеницы.

В дополнение к полученным данным и для более корректной оценки причин и следствий в системе взаимосвязанных признаков был проведен анализ путевых коэффициентов Райта, характеризующих пути формирования корреляций с урожайностью. Полученные данные в целом подтвердили результаты корреляционного анализа групп признаков (табл. 6). Группа ценотических признаков не оказывала значимого влияния на формирование генотипической дисперсии урожайности, за исключением одного эпизода (2007 г., зябь), где признак ПК в основном за счет косвенных эффектов имел существенное влияние в этом процессе. Группа «элементы продуктивности колоса» наиболее часто (19 из 29 случаев) оказывала существенное влияние в причинно-следственных связях исследуемого набора признаков с урожаем зерна. Здесь особенно выделяются признаки «озерненность колоса и колоска», что, очевидно, связано с высокой жаростойкостью процессов гаметогенеза и устойчивостью к листовым пятнистостям сортов 7-го этапа селекции.

Признаки третьей группы только в 9 случаях из 29 вносили наиболее существенные эффекты в причинно-следственные связи всего комплекса признаков с урожайностью. Стабильные и высокозначимые корреляции с урожайностью наиболее важного из этой группы показателя – «доли зерна в надземной биомассе растения (К. хоз. р)», обеспечивались в половине эпизодов косвенными эффектами других признаков – в основном из 2-й группы, в двух случаях они были обеспечены сильными косвенными эффектами признака «ДС».

Таблица 6

Группы признаков, имеющих наиболее сильные прямые и косвенные эффекты на взаимосвязь всего комплекса признаков с урожайностью

Год эксперимента	Предшественник	Группы признаков								
		Признаки ценоза		Элементы продуктивности колоса				Морфофизиологические признаки		
		ЧР	ПК	ЧКК	ЧЗК	ЧЗКК	М1000	К. хоз. раст.	К. хоз. кол.	ДС
2004	пар				+			+		+
	зябь						+			+
2005	пар						+	+		
	зябь			+				+		
2006	пар					+	+			
	зябь					+	+			
2007	пар				+					
	зябь		+	+		+		+		
2008	пар				+	+				
	зябь				+	+	+			+
2009	пар				+	+			+	
2010	пар				+			+		

Примечание. + Отмечены признаки, вносившие наиболее существенные вклады в причинно-следственные связи с урожайностью. Сокращения см. в табл. 5.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вековая селекция твердой пшеницы в Среднем Поволжье прошла 7 этапов со скоростью один этап за 14 лет. Это укладывается в среднестатистические темпы создания сорта с момента гибридизации. Первые два этапа представляют сорта аналитической селекции. Наиболее существенное значение имели сорта третьего этапа – Леукурум 33 (Л33) и его сестринские линии. Сорт Л33 был на 30 % более продуктивен, чем популяции местных сортов. Преимущество этого сорта обеспечивалось за счет высокой выживаемости и сохранности растений в агроценозе. Эта тенденция получила продолжение в сортах четвертого этапа селекции – Х46 и Б105. Затем начиная с 5-го этапа (сорт Б139) идет совершенствование элементов продуктивности колоса; с 6-го этапа (сорт Б182) происходят изменения в морфофизиологической структуре растений. Увеличение в процессе селекции функции роста колоса, доли зерна в надземной биомассе растения, числа зерен в колосе и крупности зерна привело к существенным изменениям в активности ассимиляционных процессов, поглощении элементов минерального питания и общей адаптивности. Общий тренд в повышении урожайности от местных сортов популяций и до современных сортов 7-го этапа составляет 80–100 % в зависимости от интенсивности агрофона. Несмотря на увеличение стрессовых нагрузок условий среды, на 7-м этапе селекции продолжилось совершенствование признаков продуктивности колоса и морфоструктуры. Обнаруживается существенное положительное влияние уменьшения длины стебля и увеличения К. хоз. р. При этом современные сорта в отдельных эпизодах способны включать механизмы ценотического регулирования в эффективности потребления ресурсов среды.

Таким образом, все процедуры отбора на 5–7-м этапах селекции, которые селекционеры выполняли с учетом засухоустойчивости, жаростойкости, устойчивости к болезням, морфофизиологических особенностей, по совокупности эффектов в значительной степени сфокусированы в параметрах продуктивности колоса. Отбор по колосу, поскольку он осуществляется на фоне влияния всего множества лимитирующих факторов среды, действующих на протяжении всего цикла создания сорта, приводит к повышению стабильности продукционного процесса и не приводит к чрезмерному укрупнению колоса, поскольку его эффекты ограничиваются адаптивной реакцией. Он опосредованно влияет на способность создаваемых сортов регулировать параметры агроценоза (продуктивное кущение, число растений/м^2), что позволяет им максимально эффективно использовать благоприятные ресурсы среды.

ЛИТЕРАТУРА

Артамонов В.Д. Исходный материал и результаты селекции яровой пшеницы в условиях орошения. Наука и эффективность сельскохозяйственного производства: Сб. науч. тр. Куйбышевской с.-х. опыт. ст. Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во, 1975. С. 136–137.

Благонадеждина О.А. Результаты работы по селекции яровой твердой пшеницы в условиях сухого земледелия // Сб. НИР Куйбышевской (Безенчукской) с.-х. оп. ст. Куйбышев, 1968. С. 24–30.

Бороевич С. Принципы и методы селекции растений. М.: Колос, 1984. 344 с.

Варфоломеева А.М. Селекция яровой пшеницы при орошении // Сб. НИР. Куйбышевская (Безенчукская) обл. с.-х. опыт. ст. Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1968. С. 13–23.

Васильчук Н.С. Результаты селекции яровой твердой пшеницы на адаптивность // Селекция и семеноводство. 2005. № 4. С. 2–6.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.

Драгавцев В.А. Новый метод генетического анализа полигенных количественных признаков растений // Идентифицированный генофонд растений и селекция: Сб. науч. тр. к 110-летию ВИР им. Н.И. Вавилова. 2005. С. 20–35.

Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. Переопределение генетических формул количественных признаков пшеницы в разных условиях среды // Генетика. 1983. Т. 19. № 11. С. 1811–1817.

Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 230 с.

Иванов Л.Н. Фотосинтез и урожай // Сб. работ по физиологии растений памяти К.А. Тимирязева. М.; Л., 1941. С. 12–25.

Ильин В.А. Селекция проса / В.А. Ильин // Науч. тр. НИИСХ Юго-Востока. 1970. Вып. 27. С. 144–179.

Ишаков И.И., Тулайков С.М., Федоров П.Р., Щукин Д.М. Краткая сводка результатов полевых опытов опытных учреждений областей Среднего Поволжья. 1924. № 104. С. 48–57.

Коновалов Ю.Б. Аттрагирующая способность развивающихся плодов и семян и перспективы использования ее в качестве селекционного признака // Физиолого-

генетические основы повышения продуктивности зерновых культур. М.: Колос, 1975. С. 34–43.
Коновалов Ю.Б., Тарарина В.В. Потенциальные и реальные показатели продуктивности колоса у яровой пшеницы различных лет селекции // Изв. ТСХА, 1989. Вып. 2. С. 42–49.
Кумаков В.А., Игошин А.П., Синяк В.М. и др. Методические указания по определению некоторых физиологических показателей растений пшеницы при сортоизучении. М.: Колос, 1982. 28 с.
Майо О. Теоретические основы селекции растений. М.: Колос, 1984. 295 с.
Мальчиков П.Н. Эволюция продуктивности и адаптивности твердой пшеницы в процессе селекции в условиях Среднего Поволжья / П.Н. Мальчиков, А.А. Вьюшков // Научные проблемы создания новых сортов с.-х. культур, адаптированных к современным условиям производства и переработки. СПб., 1998. С. 89–91.
Мальчиков П.Н. Селекция яровой твердой пшеницы в Среднем Поволжье: Автореф. дис. … д-ра с.-х. наук. Безенчук, 2009. 57 с.
Мартынов С.П. Применение путевого и дискриминантного анализов для оценки селекционной значимости компонентов урожая // Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1978. С. 52–56.
Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 53 с.
Ничипорович А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 54 с.
Ничипорович А.А. Теория фотосинтетической продуктивности растений // Физиология растений. Т. 3. Теоретические основы повышения продуктивности растений. М.: Наука, 1977. С. 11–54.
Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 7–33.
Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988. С. 5–28.
Осипов Ю.Ф. Физиолого-биохимические и агрофитоценотические особенности формирования продуктивности, зимо-засухоустойчивости и качества зерна озимой пшеницы в условиях Северного Кавказа: Автореф. дис. …. д-ра биол. наук. М., 2000. 61 с.
Отчет Безенчукской СХОС, 1935.
Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. 342 с.
Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 200 с.
Харман Г. Современный факторный анализ. М.: Статистика, 1972. 489 с.
Evans L.T. Physiological aspect of varietal improvement // Gene Manipulation in Plant Improvement. N.Y.; L., 1984. P. 121–146.
Grafius J.E. Does overdominance exist for yield in corn? // Agronomy J. 1960. V. 52. No. 6. P. 361.
Moll R.H., Kojima K., Robinson H.F. Components of yield and overdominance in corn // Crop Sci. 1962. V. 2. No. 1. P. 78–79.
Rawson H.M., Evans L.T. The contribution of stem reserves to grain development in a range of cultivars of different height // Austral. J. Agric. Res. 1971. V. 73. No. 6. P. 851–863.
Williams W. Heterosis and the genetics of complex characters // Nature. 1959. V. 184. No. 4685. P. 527–530.

RELATIVE DEVELOPMENT OF PRODUCTIVITY TRAITS DURING THE BREEDING OF DURUM WHEAT

P.N. Mal'chikov, M.G. Myasnikova

Tulaikov Samara Research Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia,
e-mail: samniish@samtel.ru

Summary

We present data illustrating the improvement of durum wheat yield depending on the stage of breeding within 100 years. The relative importance of characteristic features of the production process, ear productivity, coenotical properties, and morphophysiological traits in the process of the genetic improvement of adaptability and yield of durum wheat are considered. Significant roles of spike productivity, culm length, grain proportion in the above-ground biomass, and harvest index at final breeding steps are demonstrated.

Key words: durum wheat, production process, photosynthesis, varieties, the principal component, travel rates, morphophysiological traits, evolution.

УДК 631.527:633.11:632.111.5

ЗИМОСТОЙКОСТЬ – ФАКТОР АДАПТИВНОСТИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ*

© 2012 г. **В.С. Кочмарский, Л.А. Коломиец, А.Л. Дергачев, А.С. Басанец**

Мироновский институт пшеницы им. В.Н. Ремесло НААН Украины, с. Центральное, Киевская обл., Украина, e-mail: mwheats@ukr.net; mironovka@mail.ru

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 13 октября 2011 г.

В условиях Лесостепи Украины селекция на зимостойкость – одно из главных направлений при создании сортов озимой пшеницы. Основными методами создания зимостойких форм являются гибридизация, отбор озимых форм из сортов яровой пшеницы, высеянных под зиму, и внутрисортовой отбор. Наличие стресс-факторов способствует отбору трансгрессивных зимостойких морфотипов внутри популяций F_2 и генотипов сортов. Дальнейшее изучение отобранных форм позволило отселектировать их по комплексу адаптивных признаков. В разные годы линии переданы как сорта на Государственное сортоиспытание (ГСИ) Украины (Обериг мироновский, Свитанок мироновский, Мироновская золотоверха) и России (Мироновская 100, Демиро 100, Мироновская колосистая, Мироновская васильковая). Сорт Мироновская 100 на 2011 г. занесен в Государственный реестр селекционных достижений России.

Ключевые слова: озимая пшеница, селекция, зимостойкость, адаптивность, трансгрессивные формы, генотипы сортов.

В условиях Лесостепи Украины зимостойкость является одним из главных факторов адаптивности озимой пшеницы, который и определяет степень реализации потенциала продуктивности данной культуры в зонах ее возделывания. Селекция имеет решающее значение в увеличении потенциала продуктивности и адаптивных свойств сортов озимой пшеницы. Именно селекция на адаптивность позволяет сочетать в генотипе сорта высокую продуктивность и устойчивость к лимитирующим факторам внешней среды (Глухова, Ельников, 2007; Романенко, Лавренчук, 2011).

Причинами гибели растений озимой пшеницы в зимнее-весенний период могут быть вымерзание, выпревание, снежная плесень, ледяная корка, чередование оттепелей и низких температур ранней весной и др. (Коломієць и др., 2002; Лыфенко и др., 2002). Эти факторы действуют как по отдельности, так и в комплексе и приводят если не к полной гибели растений, то к снижению густоты стеблестоя и в конечном итоге урожайности (Булавка, 1989). Частота проявления действия неблагоприятных факторов различна. Так, по данным Министерства агрополитики, за 60 лет (1943–2003 гг.) гибель озимых наблюдалась: до 20 % – один раз в 3 года, до 30 % – один раз в 7 лет, 30–40 % – один раз в 8 лет Наибольшая гибель озимых отмечена: в 1956 г. – 47,3 %, в 1960 г. – 45,5 %, в 1976 г. – 41,6 % и в 2003 г. – около 70 % (Шелепов и др., 2007). Следует отметить, что в результате вымерзания озимых культур в условиях зимовки 2002/2003 гг. государству нанесен громадный убыток (Лузан, 2007). Поэтому актуальность создания сортов озимой пшеницы, устойчивых к действию абиотических факторов условий зимовки, не вызывает сомнений. По мнению некоторых специалистов, несмотря на тенденцию к потеплению, в условиях постоянно меняющегося климата одной из главных задач продолжает оставаться создание высокоморо-

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

зостойких сортов (Феоктістов, 2004; Грабовец, Фоменко, 2008).

Академик В.Н. Ремесло (1975. С. 24) отмечал: «… какими бы положительными качествами не обладал сорт, но если он в условиях конкретной зоны не проявляет достаточной зимо- и морозостойкости, он не может быть рекомендован производству, так как, высевая его, нельзя добиться стабильных и высоких урожаев».

Зимостойкость и морозостойкость растений – сложный физиологический процесс, зависящий как от генотипа сорта, так и от условий среды (Вавилов, 1987). Но поскольку условия внешней среды – факторы нерегулируемые, повышение зимостойкости у новых генотипов сортов возможно селекционным путем при использовании их ценных биологических особенностей, а также приемов и методов селекции, т. е. без дополнительных затрат, что особенно важно в современных экономических условиях (Сандухадзе, Журавлева, 2008). Решение проблемы повышения зимостойкости пшеницы озимой остается очень сложной в селекции из-за существующих обратных корреляционных связей между продуктивностью и устойчивостью сорта к неблагоприятным условиям перезимовки (Феоктістов, 2004; Фоменко, 2008). Кроме того, сорта озимой пшеницы должны обладать сочетанием других адаптивных признаков: устойчивостью к засухе в различные фазы вегетации, устойчивостью к болезням, и одновременно формировать высокий и стабильный по годам урожай зерна высокого качества (Сухоруков, 2010). Следовательно, необходимо создавать новые генотипы сортов, объединяющие комплекс адаптивных признаков и свойств.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые опыты проводились в течение 1995–2010 гг. по «Методике …» (1985) в селекционном севообороте Мироновского института пшеницы им. В.Н. Ремесло (МИП), расположенного в правобережной Лесостепи Украины. Предшественники: горох – до 2000 г., сидеральный пар – с 2001 по 2010 гг. Исследования базируются на анализе селекционного материала, созданного следующими методами: внутривидовой гибридизации, отбора озимых форм из сортов яровой пшеницы, высеянных под зиму (Ремесло, 1975), и внутрисортового отбора. В селекционной программе на зимостойкость были использованы сорта озимой пшеницы: Мироновская 808, Мироновская 61, Крыжинка, Деметра, Ремесливна, Подолянка, Ясочка, Альбатрос одесский, Донецкая 39, Васылына, Харус (Украина); Московская 60, Кинельская 4, Янтарная 50, Зимородок, Дон 93, Ермак (Россия). Из сортов яровой пшеницы использовали: Коллективная 3, Ранняя 93, Харьковская 16 (Украина); Оренбургская 10, Омская 9, Комсомольская 18, Саратовская 55 (Россия); Дарья, Рассвет (Беларусь); Flambord (Франция), Adonis (Голландия), Hja 21272 (Финляндия), T4 Balt (Англия), Qvattro (Германия), сложные гибриды: к-53716, к-48921 (Мексика) и другие.

Критериями подбора яровых сортов для изменения типа развития были их короткостебельность, контрастная с озимыми расоспецифическая устойчивость к патогенам болезней, высокие хлебопекарные качества.

Гидротермические условия за годы проведения исследований были различными. Дифференциация по зимостойкости в полевых условиях отмечалась в 1996/1997 гг. (температура на глубине узла кущения озимой пшеницы –15,2 ºС) и в 2002/2003 гг. (длительная – 72 дня – притертая ледяная корка). Частичная гибель селекционного материала наблюдалась в 1998/1999 и 1999/2000 гг. из-за выпревания.

Оценка по зимостойкости селекционного материала в полевых условиях проводилась по «Методике …» (1985). Морозостойкость гибридов F_1 определяли по методике Г.А. Самыгина (1967), линий конкурсного сортоиспытания – по методике Ф.Г. Кириченко (1969). Статистическая обработка данных выполнялась по Б.А. Доспехову (1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Селекция на повышение уровня зимостойкости как одного из важнейших факторов адаптивности является основополагающей. Она не может быть самоцелью, поскольку в сорте должен сочетаться комплекс адаптивных признаков и свойств: устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, высокая урожайность и качество зерна не ниже ценных пшениц, это проблематично из-за существующих отрица-

тельных корреляционных связей между этими признаками, но возможно, как утверждают некоторые авторы (Грабовец, Фоменко, 2008; Сухоруков, 2010). Подтверждением этого являются зимостойкие генетически разнообразные сорта озимой пшеницы, созданные в МИП за последние годы (табл. 1).

Успех в селекции на зимостойкость зависит, прежде всего, от наличия исходного материала, при гибридизации – от биологических особенностей вовлекаемых в скрещивания родительских компонентов. Принцип эколого-географической контрастности исходного материала с различным использованием типов скрещивания при

Таблица 1

Сорта пшеницы мягкой озимой, созданные в МИП, их родительские формы и зимостойкость

Сорт	Метод создания	Происхождение	Зимостойкость, балл	Год районирования
Мироновская 31	Гибридизация	Лютесценс 7792/F 2976// Эритроспермум 7820 /3/ Белоцерковская 39	7–8	1997
Снежинка	Гибридизация	Эритроспермум 8859/Мир. юбилей// Прибой /3/ Чайка	8–9	1998*
Крыжинка	Гибридизация	Мироновская 27/ Мироновская 28	8–9	2002
Ремесливна	Отбор озимых форм из яровой пшеницы	KVZ-СИТ-75 (Мексика)	7	2004
Деметра	Гибридизация	Лютесценс 14511 /Мироновская 27	7–8	2005
Колос Мироновщины	Гибридизация	Донецкая 39 / Лютесценс 26561	7–8	2008
Волошкова	Отбор озимых форм из яровой пшеницы	Flambord (Франция)	8–9	2008
Экономка	Гибридизация	Лютесценс P.r.***12-96 / Деметра	7–8	2009
Демиро 100	Внутрисортовой отбор	Лютесценс 24466	7–8	2008**
Памяти Ремесла	Гибридизация	Hja 21239 / Лютесценс 26562// Донская полукарликовая	7–8	2009
Мироновская сторична	Гибридизация	Мироновская 27 / Лютесценс 18042	7–8	2009
Легенда мироновская	Отбор озимых форм из яровой пшеницы	Сложный гибрид из Мексики	8	2009
Ювиляр мироновский	Термический мутагенез	BOLAL (Турция)	8	2009
Мироновская колосистая	Внутрисортовой отбор	Лютесценс 31371	8	2009**
Мироновская васильковая	Внутрисортовой отбор	Лютесценс 28630	8	2009**
Мироновская 100	Внутрисортовой отбор	Лютесценс 25651	8	2011*
Обериг мироновский	Гибридизация	Эритроспермум 52422 / Эритроспермум 10071/Gama // Донская интенсивная	8	2010 (ГСИ)
Мироновская золотоверха	Гибридизация	Одесская 267 / Мироновская 33	8	2011 (ГСИ)

* Сорт занесен в Реестр селекционных достижений России; ** сорт изучается на ГСИ России; *** P.r. – *Puccinia recondita*.

этом обеспечивает значительную генотипическую изменчивость.

При использовании усовершенствованного метода изменения яровых сортов в озимые (Ремесло, 1988) следует учитывать, что становление озимости происходит по-разному и зависит от географического происхождения и генотипов яровых сортов. В результате исследований (Ремесло, 1999; Дубовий и др., 2007) установлена некоторая закономерность в этом плане. Так, сорта из Мексики, Эквадора, Перу, США, Туниса и Индии характеризуются низкой нормой реакции на зимние экстремальные факторы. У сортов данного географического происхождения формирование озимости заканчивается практически во втором поколении. Сортам, имеющим происхождение из Швеции, Норвегии, Финляндии, Бельгии, Голландии, Франции, а также сортам, которые имеют в родословной озимые формы, свойственна более широкая норма реакции к экстремальным факторам внешней среды. Формирование озимости у них заканчивается в 3–4-м поколениях.

Установлено, что высокопродуктивные формы отбираются ежегодно (в сравнении со стандартным сортом). Отбор же морфотипов, устойчивых к лимитирующим (неблагоприятным) факторам среды, возможен только в годы их проявления. Погодные условия Лесостепи Украины не всегда позволяют дифференцировать селекционный материал по зимостойкости в полевых условиях. За последние 15 лет только в условиях зимовки 1996/1997 и 2002/2003 гг. был возможен отбор зимостойких форм на естественном фоне. В остальные годы селекция на зимостойкость ведется интуитивно, с учетом генетической плазмы родительских форм.

О влиянии родительских компонентов на зимостойкость гибридного материала сообщалось ранее (Коломиец и др., 2002; Дубовий и др., 2007). Результаты перезимовки F_1-гибридов в условиях 2002/2003 гг. свидетельствуют о значительном влиянии условий внешней среды на уровень их зимостойкости (табл. 2). Низкий уровень перезимовки (от 1,5 до 8,3 %) был отмечен у гибридов, полученных от различных типов скрещивания и с разным их генетическим происхождением, в том числе и с участием яровых сортов. Уровень зимостойкости генотипов сортов значительно влияет на формирование их продуктивности. По нашим данным, сорта с низкой зимостойкостью значительно уступают по уровню продуктивности группе зимостойких сортов (на 13,3–21,3 ц/га), среднезимостойкие – на 8,2–10,3 ц/га в зависимости от года (табл. 3).

Размах варьирования урожайности в группе зимостойких (24,1–25 ц/га) и среднезимостойких (11,0–30,9 ц/га) сортов, а также максимальные лимиты признаков подтверждают возможность сочетания в одном генотипе этих признаков адаптивности. Так, из линий конкурсного сортоиспытания, которые в условиях зимовки 1996/1997 гг. отмечались сочетанием высоких признаков продуктивности и зимостойкости, были выделены сорта Крыжинка, Деметра, Волошкова и Мироновская сторична. Наличие стресс-фактора в условиях данного года (–15,2 ºС на узле кущения без снежного покрова) способствовало выделению трансгрессивных форм по зимостойкости в популяциях F_2 Донецкая 39/Лютесценс 25651, Одесская 267/Мироновская 33, Эритроспермум 52422//(Эритроспермум 10071/Gama (Польша)// Донская интенсивная). В дальнейшем эти морфотипы послужили родоначальными линиями сортов Колос Мироновщины, Мироновская золотоверха (Эритроспермум 35343) и Обериг мироновский (Эритроспермум 35348).

В экстремальных условиях зимовки 2002/2003 гг. среди незначительного количества (34) генотипов конкурсного сортоиспытания выделились линии Лютесценс 28630, Лютесценс 35354 и Лютесценс 31012, которые превысили стандарт Мироновская 61 по продуктивности (на 17,8–22,4 ц/га) и зимостойкости (на 3–4 балла). Впоследствии данные линии переданы как сорта на ГСИ под названиями Ювиляр мироновский, Памяти Ремесла и Легенда Мироновская.

В условиях 2002/2003 гг. проведены массовые отборы высокопродуктивных колосьев из линий Лютесценс 25651 и Лютесценс 24446, которые перезимовали на 50 % и по продуктивности оказались выше Мироновской 61 на 12–14 ц/га (19,7–21,7 ц/га). Дальнейшее изучение отобранных форм позволило отселектировать их по комплексу адаптивных признаков. В 2008 г. данные линии переданы для изучения на ГСИ России как сорта пшеницы озимой мягкой Мироновская 100 и Демиро 100. По

Таблица 2

Зимостойкость гибридов F_1 в экстремальных условиях зимовки 2002/2003 г., МИП

Гибридные комбинации	Количество растений		
	осенью	весной	перезимовало, %
Крыжинка/Юна (Россия)	155	8	5,2
Крыжинка/Лютесценс 32106	126	3	2,4
Деметра/Эритроспермум 33826	39	2	5,1
Ремесливна/Лютесценс 29176	48	1	2,1
Эритроспермум 33050/Лузанивка	35	2	5,7
Мироновская раннеспелая/Кирия	71	3	4,2
Зерноградка 10/Эритроспермум 33050	90	4	4,4
Фишт (Россия)/Saskia (Чехия)	107	4	3,7
Эритр.31366/Тарасовская 99 // Лют. 32107	70	3	4,3
Эритр.31420/Эритр. 31574// Эритр. 33285	48	4	8,3
Прикумская 115/Эрит. 52959 // Деметра	66	2	3,0
Эритр. 52959/Эритр.31532 // Эритр. 33826	32	1	3,1
Деметра/Л-95-5 // Ремесливна	138	5	3,6
Мирон. 61 / Надра // Эритроспермум 31354	133	2	1,5
Мирон. 61/Днепрянка // Эритроспермум 33025	137	4	2,9

Таблица 3

Перезимовка и урожайность линий конкурсного сортоиспытания в условиях 1996/1997 и 2002/2003 гг. (МИП)

Перезимовка*	Изучалось сортов		Зимостойкость, %				Урожайность, ц/га			
	шт.	%	X	max	min	(max–min)	X	max	min	(max–min)
1996/1997 г.										
Высокая	12	12,8	83,5	90	77	13	69,2	80,7	56,6	24,1
Средняя	33	35,1	63,0	72	55	17	58,9	76,9	46,0	30,9
Низкая	49	52,1	34,0	47	22	25	47,9	56,0	42,1	13,9
2002/2003 г.										
Высокая	6	17,6	70,3	79,2	61,9	17,3	27,2	36,2	11,2	25,0
Средняя	3	8,8	50,1	56,5	46,4	10,1	19,0	21,7	10,2	11,0
Низкая	6	17,6	37,2	42,7	31,6	11,1	13,9	18,7	6,5	12,2
Очень низкая	19	56,0	23,0	29,6	15,9	13,7	5,6	14,7	0,6	14,1

* Уровень перезимовки по классификатору СЭВ (1989): высокий – 61–85 % до 100 %, средний – 46–60 %, низкий – 30–45 %, очень низкий – < 30 %.

результатам изучения сорт Мироновская 100 на 2011 г. занесен в Государственный реестр селекционных достижений России.

Аналогично (путем внутрисортовых отборов высокопродуктивных колосьев из линий Лютесценс 31371 и Лютесценс 28630) были отселектированы по сочетанию хозяйственно ценных признаков генотипы линий Лютесценс 36972 и Лютесценс 36973. Эти линии проходят ГСИ в России как сорта озимой пшеницы Мироновская колосистая и Мироновская васильковая.

Периодичность проявления стресс-факторов в естественных условиях для дифференциации селекционного материала по зимо-

стойкости обязывает селекционеров применять различные дополнительные методы ее оценки. Одним из таких методов является оценка по морозостойкости в проростках, которая в наибольшей степени коррелирует с другими лимитирующими факторами зимовки озимой пшеницы. Промораживание части гибридов F_1, которое мы проводим ежегодно в конце февраля–начале марта, дает прогнозирующую информацию о наличии у них данного признака адаптивности. Это, в свою очередь, дает возможность выбраковывать низкозимостойкие формы. Промораживание линий конкурсного сортоиспытания констатирует уровень морозостойкости новых генотипов.

Анализ данных за ряд лет промораживания гибридов F_1 в проростках (Коломієць и др., 2002; Дубовий и др., 2007) выявил положительный эффект от скрещивания сортов и линий местной селекции между собой и с сортами степной зоны, а также зимостойкими сортами из России (Столичная, Северодонская, Московская 60 и др.). На основании результатов по промораживанию линии конкурсного сортоиспытания за последние 5 лет (2006–2010 гг.) выявлена зависимость уровня морозостойкости от генетического происхождения. Из 315 проанализированных линий 190 (60,3 %) проявили низкий уровень морозостойкости (от 7 до 30 % живых растений при 40 % у стандарта Мироновская 808). К числу таких линий относятся те, в родословные которых входят сорта западноевропейского типа. Однако следует отметить, что с участием таких сортов формируются генотипы с высокопродуктивным колосом и устойчивостью к абиотическим факторам. Такой исходный материал используется в системе сложных скрещиваний для повышения уровня адаптивности к условиям произрастания.

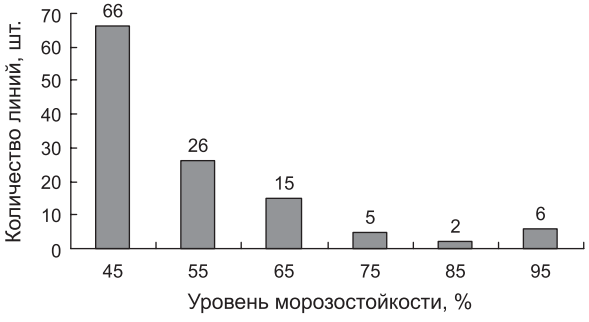


Рис. Анализ линий конкурсного сортоиспытания по морозостойкости (МИП, 2006–2010 гг.)

Высокий уровень морозостойкости (75–90 % живых растений) отмечен у 13 линий (рис.). К их числу относятся Лютесценс 36891, Лютесценс 36857, Лютесценс 32450, Эритроспермум 414 и др. Генетическая основа данных линий базируется на использовании в скрещиваниях сортов Мироновская юбилейная, Мироновская 61, Крыжинка, Северодонская, Ермак и др.

Высокая морозостойкость – важный признак, но его повышенный уровень не решает проблему создания высокозимостойких и продуктивных сортов пшеницы озимой в комплексе. Поэтому очень важно создавать генотипы, устойчивые к неблагоприятным факторам среды на протяжении всего вегетационного периода, способные формировать высокий урожай зерна хорошего качества, иными словами, высокоадаптивные морфотипы и генотипы с широкой экологической пластичностью.

ЛИТЕРАТУРА

Булавка Н.В. Генетические основы селекции на морозо- и зимостойкость // Биологические резервы повышения урожайности зерновых колосовых культур. Бюл. МИП им. В.Н. Ремесло. 1989. С. 43–51.

Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987. 408 с.

Глухова Н.М., Єльніков М.І. Як підвищити зимостійкість озимої пшениці // Хранение и переработка зерна. Науч.-производ. журнал. 2007. № 1 (91). С. 23–25.

Грабовец А.И., Фоменко М.А. Принципы селекции озимой мягкой пшеницы на экологическую пластичность на современном этапе // Селекція і насінництво. Харків. 2008. Вип. 96. С. 56–62.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

Дубовий В.І., Коломієць Л.А., Голик Л.М. Селекція на зимостійкість // Селекція, насінництво і технології вирощування зернових колосових культур в Лісостепу України. К.: Аграрна наука, 2007. С. 118–140.

Кириченко Ф.Г. Определение морозостойкости озимых культур методом прямого промораживания в посевных ящиках // Методы определения морозо- и зимостойкости озимых культур. М., 1969. С. 3–8.

Коломієць Л.А., Булавка Н.В., Басанець Г.С. Селекція озимої пшениці на зимостійкість в Лісостепу України // НТБ МІП ім. В.М. Ремесла. К.: Аграрна наука, 2002. Вип. 2. С. 25–36.

Лузан Ю. Состояние и перспективность аграрного страхования // Науково-виробничий журнал AGRO Вісник

України. 2007. № 6 (18). С. 15–18.
Лыфенко С.Ф., Ериняк Н.И., Нарган Т.П. Селекция сортов пшеницы озимой интенсивного типа // Зб. наук. праць СГІ. Одеса. 2002. Вип. 3. С. 22–42.
Методика Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур / Под ред. М.А. Федина. Вып. 1. М., 1985. 270 с.
Ремесло В.Н. Методы и результаты селекции зимостойких высокопродуктивных сортов озимой пшеницы // Методы и проблемы повышения зимостойкости озимых зерновых культур: Науч. тр. ВАСХНИЛ. М.: Колос, 1975. С. 23–29.
Ремесло В.В. Усовершенствованный метод изменения типа развития пшеницы и его использование в селекции // Повышение эффективности селекционного процесса и интенсивных зональных технологий возделывания озимой пшеницы: Сб. науч. тр. МИП, 1988. С. 122–127.
Ремесло В.В. Использование яровых сортов в селекции озимой пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 1999. Т. 1. С. 42–46.
Романенко А.А., Лавренчук Н.Ф. Селекция зерновых культур на устойчивость к абиотическим стрессорам // Вестн. РАСХН. 2011. № 1. С. 17–21.
Сандухадзе Б.И., Журавлева Е.В. Стабильность и адаптивность сортов озимой пшеницы селекции ЦРНЗ // Вестн. РАСХН. 2008. № 1. С. 41–43.
Самыгин Г.А. Быстрое определение относительной морозостойкости образцов пшеницы путем промораживания проросших семян // Методы определения морозостойкости растений. М., 1967.
Сухоруков А.Ф. Результаты селекции озимой пшеницы в Самарском НИИСХ // Управление продукционным процессом в агротехнологиях 21 века: реальность и перспективность: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 35-летию образования Белгородского НИИСХ. Белгород: Отчий край, 2010. С. 253–255.
Феоктістов Г.О. Основні вимоги до адаптивності сорту в умовах глобальних змін клімату // НТБ МІП ім. В.М. Ремесла. К.: Аграрна наука, 2004. Вип. 3. С. 40–46.
Фоменко М.А. Селекция озимой пшеницы на современном этапе в условиях Среднего Дона // Селекція і насінництво. 2008. Вип. 96. С. 63–71.
Шелепов В.В., Гаврилюк М.М., Чебаков М.П. и др. Селекція, насінництво та сортознавство пшениці. Миронівка. 2007. С. 245–255.
Широкий унифицированный классификатор СЭВ (рода *Triticum* L.) К., 1989. 42 с.

WINTER-HARDINESS AS AN INDEX OF WINTER WHEAT ADAPTIVITY UNDER ENVIRONMENTS OF UKRAINIAN FOREST-STEPPE

V.S. Kochmarsky, L.A. Kolomiets, A.L. Dergachev, A.S. Basanets

Mironovka wheat Institute named after V.N. Remeslo, Ukraine,
e-mail: mwheats@ukr.net; mironovka@mail.ru

Summary

In Ukrainian forest-steppe environments, breeding for winter hardiness is one of the main directions in the development of winter wheat varieties. Crosses, selection of winter forms from spring wheat varieties sown in autumn, and intravarietal selection are the basic methods of development of winter-hardy forms. Availability of stress factors may help selection of transgressive winter-hardy morphotypes among F_2 populations and variety genotypes. Further examination of selected forms allows choice of candidates according to the complex of adaptive traits. In different years, a number of lines were committed for state trial in Ukraine as varieties Oberih myronivs'kyi, Svitanok myronivs'kyi, and Myronivs'ka zolotoverkha and in Russia: Mironovskaya 100, Demiro 100, Mironovskaya kolosistaya, and Mironovskaya vasil'kovaya. Variety Mironovskaya 100 was included into the State register of breeding achievements of Russia in 2011.

Key words: winter wheat, breeding, winter hardiness, adaptivity, transgressive forms, variety genotypes.

УДК 636.32/38.082.263

ПОКАЗАТЕЛИ КРОВИ, НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ РЕЗИСТЕНТНОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ТОНКОРУННЫХ ОВЕЦ РАЗНЫХ ГЕНОТИПОВ*

© 2012 г. **Е.А. Лакота, О.А. Воронцова, И.А. Полников, Ю.И. Гальцев**

ГНУ НИИСХ Юго-Востока РАСХН, Саратов, Россия,
e-mail: raiser_saratov@mail.ru

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 13 октября 2012 г.

Многолетние исследования, проведенные в условиях юго-востока Саратовской области, подтвердили, что вводное скрещивание овец ставропольской породы шерстного направления продуктивности с баранами шерстно-мясного направления повышает у потомства живую массу, настриг шерсти, мясную продуктивность, а также их адаптационные возможности и сохранность. Экспериментальные данные научных исследований получены в хозяйствах Саратовской области на базе племхозов ЗАО «Красный партизан» и СПК «Новоузенский». Селекционеры осуществляли скрещивание с шерстно-мясными породами – кавказской и забайкальской. Результаты опытов показали, что спаривание овец ставропольской породы шерстного направления продуктивности с баранами шерстно-мясной кавказской и забайкальской пород способствует повышению живой массы, настрига шерсти, укреплению конституции и жизнеспособности молодняка. Наряду с этими показателями для селекции также очень важны уровень естественной резистентности, адаптационные возможности животных. Результаты определения биохимических и гематологических показателей, гуморальные факторы (ЛАСК, БАСК, ФАК) свидетельствовали о том, что помеси в сравнении с чистопородными сверстниками были более продуктивными, обладали высокой адаптационной способностью, что является существенным экономическим показателем для современного ведения овцеводческой отрасли.

Ключевые слова: овцы, гематология, гуморальные факторы, адаптивность, настриг шерсти, мясная продуктивность, породы, помеси.

Необходимым условием для дальнейшего развития тонкорунного овцеводства на современном этапе является повышение его конкурентоспособности в первую очередь за счет увеличения мясной продуктивности животных. Эта задача может быть частично решена путем скрещивания тонкорунных маток шерстного направления продуктивности с производителями шерстно-мясных пород.

В связи с этим на базе СПК «Новоузенский» и ЗАО «Красный партизан» Саратовской области в результате вводного скрещивания овец ставропольской породы (СТ) шерстного направления с баранами забайкальской (ЗБ) и кавказской (КА) пород шерстно-мясного направления нами были получены помеси (1/4 ЗБ × 3/4 СТ) и (7/8 КА × 1/8 СТ). Они выращивались в условиях резко континентального климата сухой степи. Помеси в возрасте 13 месяцев в обоих вариантах скрещивания превосходили чистопородных животных по живой массе в среднем на 1,9 и 2,4 кг, или 11,6 и 9,5 % при $P \geq 0{,}999$ и $P \geq 0{,}99$. К тому же и настриг шерсти у них незначительно, но повысился.

У получаемых помесных животных, наряду с возрастающей мясной продуктивностью, важное значение имеют уровень естественной резистентности, их адаптационные возможности.

Известно, что кровь, являясь внутренней средой организма и связывая все системы и

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

Таблица

Гематологические, биохимические показатели и неспецифическая резистентность ярок разных генотипов в возрасте 13 мес.

Показатель	Вариант I – СПК «Новоузенский»		Вариант II – ЗАО «Красный партизан»	
	Группа овец			
	Опытная – 1/4 ЗБ + 3/4 СТ	Контрольная – СТ	Опытная – 7/8 КА + 1/8 СТ	Контрольная – СТ
Фагоцитарная активность, %	15,10	13,62	15,18	14,73
Лизоцимная активность, %	35,8	33,8	34,6	31,4
Бактерицидная активность, %	45,5	40,8	42,8	38,4
Общий белок, г/л	69,80	67,10	72,30	65,18
Альбумины, г/л	42,90	39,60	43,00	42,56
Гамма-глобулины, г/л	31,80	30,20	32,60	30,60
Эритроциты, млн в 1 мм^3	7,84	8,02	9,55	8,50
Гемоглобин, г/л	115,7	126,5	120,9	138,8

СТ – ставропольская; КА – кавказская; ЗБ – забайкальская.

органы в единое целое, служит индикатором происходящих внутри него процессов (Савченко, 1983; Чижова, 2004; Котарев, Дуванова, 2008). В связи с этим нами были определены некоторые биохимические и гематологические показатели, а также факторы естественной резистентности помесей в сравнении с контролем – чистопородными ярками ставропольской породы в возрасте 13 мес. (табл.).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что практически все изученные показатели крови выше у помесей как наиболее продуктивных по сравнению с контролем – чистопородными сверстниками. Это привело к тому, что сохранность помесей к возрасту 13 мес. повысилась в отличие от контрольных – чистопородных ярок (по двум вариантам скрещивания) в среднем на 5,0 абс. процента, что является существенным экономическим показателем для овцеводческой отрасли. В то же время некоторое снижение количества эритроцитов и уровня гемоглобина у помесей с кавказской породой (в пределах физиологической нормы) указывает на активно продолжающиеся адаптивные процессы в организме животных на фоне более интенсивного обмена веществ.

Таким образом, помеси, полученные в результате скрещивания с породами комбинированного направления, не только имеют повышенный уровень мясной продуктивности, но и обладают динамичным механизмом адаптации к сложным условиям содержания и кормления, характерным для засушливой зоны юго-востока Саратовской области.

ЛИТЕРАТУРА

Котарев В.И., Дуванова Е.А. Активность ферментов сыворотки крови и естественная резистентность баранов разных генотипов в зависимости от сезона года // Овцы, козы, шерстяное дело. 2008. № 4. С. 24–26.

Савченко В.К. Интегральный генетический мониторинг в модельных популяциях // Генетика. 1983. № 10. С. 12–16.

Чижова Л.Н. Биохимические тест-системы, генетические маркеры продуктивности, их использование в селекции овец: Автореф. дис. … д-ра с.-х. наук. Ставрополь, 2004. 57 с.

BLOOD PARAMETERS, NONSPECIFIC RESISTANCE, AND PRODUCTIVITY OF FINE-WOOL SHEEP OF DIFFERENT GENOTYPES

E.A. Lakota, O.A. Vorontsova, I.A. Polnikov, Yu.I. Galtsev

Agricultural Research Institute for South-East Region, Saratov, Russia,
e-mail: raiser_saratov@mail.ru

Summary

Long-term studies carried out in the south-east of Saratov Oblast prove that the introductive crossing of the Stavropol wool breed to rams of the wool–meat double purpose increases the offspring live weight, wool yield, and meat productivity, as well as their adaptive capacity and preservation. The experimental data have been obtained in research farms of Saratov Oblast on the base of breeding farms "Krasnyi Partizan" and "Novouzensk". The breeding involves wool–meat breeds: Caucasian and Transbaikalian. The results show that the mating of rock wool Stavropol sheep to Caucasian and Transbaikalian rams increases body weight and wool clip. It also strengthens the physique and the viability of the young. Along with these indications for selection, the level of natural resistance and adaptive potential of animals are of great importance. Assays of biochemical and hematological indices, humoral factors have shown that the hybrids, as compared to purebred peers, are more productive and have a higher adaptive capacity, which is a significant economic indicator in the modern sheep industry.

Key words: sheep, hematology, humoral factors, adaptability, wool clip, meat productivity, breed, crosses.

УДК 636.2.034:636.2.082.2

ПОЛИМОРФИЗМ ПО ГЕНАМ СОМАТОТРОПИНА, ПРОЛАКТИНА, ЛЕПТИНА, ТИРЕОГЛОБУЛИНА БЫКОВ-ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

© 2012 г. **С.В. Тюлькин[1, 2], Т.М. Ахметов[1], Э.Ф. Валиуллина[1, 2], Р.Р. Вафин[3]**

[1] ФГОУ ВПО Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана, Казань, Республика Татарстан, Россия, e-mail: tulsv@mail.ru;
[2] ФГБУ Татарская межрегиональная ветеринарная лаборатория, Казань, Республика Татарстан;
[3] ГНУ Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства РАСХН, Казань, Республика Татарстан, Россия

Поступила в редакцию 15 ноября 2011 г. Принята к публикации 26 декабря 2011 г.

Целью данной работы было изучение полиморфизма генов соматотропина (*GH*), пролактина (*PRL*), лептина (*LEP*), тиреоглобулина (*TG*) у чистопородных и помесных по голштинской породе быков-производителей. Полученные нами результаты соответствуют литературным данным, опубликованным ранее, при этом частота встречаемости аллелей у быков-производителей составила: L – 0,86 и V – 0,14 по гену *GH*; A – 0,87 и B – 0,13 по гену *PRL*; C – 0,59 и T – 0,41 по гену *LEP*; C – 0,81 и T – 0,19 по гену *TG*.

Ключевые слова: бык-производитель, полиморфизм, ПЦР, ДНК, генотип, ген, соматотропин, пролактин, лептин, тиреоглобулин.

ВВЕДЕНИЕ

Достижения современной молекулярной генетики позволяют исследовать гены, связанные с хозяйственно полезными признаками сельскохозяйственных животных. Определение аллельных вариантов генов позволит дополнительно к традиционному отбору животных проводить селекцию непосредственно на уровне ДНК. Преимущество ДНК-анализа заключается в том, что можно определить генотип животного независимо от пола, возраста и физиологического состояния, что является важным фактором в селекционной работе.

В качестве потенциальных маркеров молочной и мясной продуктивности крупного рогатого скота могут рассматриваться аллели генов соматотропина (*GH*), пролактина (*PRL*), лептина (*LEP*), тиреоглобулина (*TG*).

Это подтверждается данными многих исследований (De *et al*., 2004; Хабибрахманова, 2009). Так, наибольший удой, выход молочного жира и белка отмечен у коров холмогорской и черно-пестрой пород с генотипами *VV* гена *GH* и *BB* гена *PRL*, при этом животные холмогорской породы с генотипами *LL* (*GH*) и *AB* (*PRL*) отличались наибольшим содержанием белка в молоке (Хабибрахманова, 2009).

Аллельный полиморфизм генов *GH*, *LEP*, *TG* влияет на качество мяса, а также на толщину жировой прослойки между волокнами мышечной ткани у крупного рогатого скота (De *et al*., 2004).

Все выше сказанное говорит о важности изучения полиморфизма генов *GH*, *PRL*, *LEP*, *TG* у крупного рогатого скота.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в племенном хозяйстве «Элита» Высокогорского района Республики Татарстан. Для проведения ДНК-диагностики по генам *GH*, *PRL*, *LEP*, *TG* у 70 чистопородных и помесных по голштинской породе быков-производителей отобраны пробы крови.

Кровь, полученную из яремной вены животных, вносили в пробирки с 100 мМ ЭДТА до конечной концентрации 10 мМ.

ДНК из крови выделяли комбинированным щелочным способом. 100 мкл крови смешивали с 1 мл дистиллированной воды и центрифугировали при 10 тыс. об/мин в течение 10 мин. Супернатант отбрасывали, а к осадку добавляли 50 мкл 0,2 М NaOH и тщательно встряхивали смесь на вортексе при комнатной температуре до просветления суспензии. Полученный гомогенат выдерживали в термостате при 60 ºС в течение 10 мин. К лизату добавляли равный объем (50 мкл) 1 М Трис-HCl (pH = 8,0) и тщательно встряхивали смесь на вортексте при комнатной температуре. К полученному гомогенату добавляли 500 мкл 96 %-го этанола и выдерживали полученную смесь при –20 ºС в течение 30 мин. Нуклеопротеидный комплекс осаждали центрифугированием при 12 тыс. об/мин в течение 10 мин. Супернатант отбрасывали, а осадок высушивали при 60 ºС в течение 12 мин с открытой пробиркой. К высушенному осадку добавляли 100 мкл 10 %-го аммиака, тщательно встряхивали смесь на вортексе при комнатной температуре и выдерживали в термостате при 60 ºС в течение 10 мин, затем повторно встряхивали на вортексе и выдерживали в термостате при 60 ºС в течение 10 мин. Полученный гомогенат выдерживали в термостате при 95 ºС в течение 15 мин с открытой пробиркой.

Генотипирование быков по генам *GH*, *PRL*, *TG*, *LEP* проводили методом ПЦР-ПДРФ и АС-ПЦР соответственно. ПЦР проводили на программируемом термоциклере «Терцик» (Россия) в объеме 20 мкл, содержащем буфер (60 мМ трис-HCl (pH 8,5), 1,5 мМ $MgCl_2$, 25 мМ KCl, 10 мМ меркаптоэталол; 0,1 мМ тритон X-100), 0,25 мМ dNTP, 0,2 мкл Taq ДНК полимеразы, праймеры: по 0,5 мкМ (GH5F и GH5R), (PRL1 и PRL2), (TG5-F и TG5-R), по 0,25 мкМ (LEP-F1 и LEP-R1), по 1 мкМ (LEP-F2 и LEP-R2) и 1 мкл ДНК-пробы.

Для амплификации фрагментов генов *GH*, *PRL*, *LEP*, *TG* использовали следующие праймеры:

GH5F: 5′-GCT-GCT-CCT-GAG-GGC-CCT-TC-3′,

GH5R: 5′-CAT-GAC-CCT-CAG-GTA-CGT-CTC-CG-3′ (Gordon *et al*., 1983);

PRL1: 5′-CGA-GTC-CTT-ATG-AGC-TTG-ATT-CTT-3′,

PRL2: 5′-GCC-TTC-CAG-AAG-TCG-TTT-GTT-TTC-3′ (Dybus *et al*., 2005);

LEP-F1: 5′-GAC-GAT-GTG-CCA-CGT-GTG-GTT-TCT-TCT-GT-3′,

LEP-R1: 5′-CGG-TTC-TAC-CTC-GTC-TCC-CAG-TCC-CTC-C-3′,

LEP-F2: 5′-TGT-CTT-ACG-TGG-AGG-CTG-TGC-CCA-GCT-3′,

LEP-R2: 5′-AGG-GTT-TTG-GTG-TCA-TCC-TGG-ACC-TTT-CG-3′ (Corva *et al.*, 2009);

TG5-F: 5′-GGG-GAT-GAC-TAC-GAG-TAT-GAC-TG-3′,

TG5-R: 5′-GTG-AAA-ATC-TTG-TGG-AGG-CTG-TA-3′ (De *et al*., 2004).

Амплификаты генов *GH*, *PRL* и *TG* расщепляли эндонуклеазами: *GH – AluI*, *PRL – RsaI*, *TG – BstX2I*.

Для визуализации фрагментов ДНК пробы вносили в лунки 2,5–4,0 % агарозного геля с содержанием этидия бромида (0,5 мкг/мл) и проводили горизонтальный электрофорез при 15 В/см в течение 40 мин в 1 × ТВЕ буфере. После электрофореза гель просматривали в УФ-трансиллюминаторе при длине волны 310 нм. Идентификацию генотипов определяли по количественным и качественным признакам.

В работе наряду с экспериментальными материалами использовались данные зоотехнического и племенного учета этого хозяйства, т. е. племенные карточки (форма 1-МОЛ), а также каталоги и племенные свидетельства быков-производителей.

Частоту встречаемости генотипов определяли по формуле:

$$p = n/N,$$

где p – частота определения генотипа, n – количество особей, имеющих определенный генотип, N – число особей.

Частоту отдельных аллелей определяли по формуле:

$$P_A = (2nAA + nAB) : 2N,$$
$$q_B = (2nBB + nAB) : 2N,$$

где P_A – частота аллеля А, q_B – частота аллеля В, N – общее число аллелей.

По закону Харди–Вайнберга (Жигачев и др., 1985) рассчитывали ожидаемые результаты частот генотипов в исследуемой популяции.

Полученные результаты в ходе научных исследований обработаны биометрическим методом (Меркурьева, 1970). Уровень достоверности полученных результатов определяли по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате ДНК-диагностики быков-производителей по локусу гена *GH* выявилось, что из 70 быков 50 (71,4 %) имели генотип *LL*; 20 (28,6 %) – *VL* и не обнаружилось ни одного животного с генотипом *VV*. При этом частота аллеля *L* составила 0,86, а аллеля *V* – 0,14 (табл.).

Анализ быков-производителей по локусу гена *PRL* показал, что из 70 быков 53 (75,7 %) имели генотип *AA*; 16 (22,9 %) – *AB* и 1 (1,4 %) – *BB*. При этом частота аллеля *A* составила 0,87, а аллеля *B* – 0,13.

Исследования быков-производителей по гену *LEP* показали следующие результаты:

Таблица

Полиморфизм генов *GH*, *PRL*, *LEP*, *TG* у быков-производителей

Генотип	*n*	Частота генотипов, %		Частота аллелей	χ^2
		наблюдаемая	ожидаемая		
Генотип по гену *GH*					
LL	50	71,4	74,3	*L*-0,86 *V*-0,14	1,61
VL	20	28,6	24,3		
VV	0	0	1,4		
Генотип по гену *PRL*					
AA	53	75,7	75,7	*A*-0,87 *B*-0,13	0
AB	16	22,9	22,9		
BB	1	1,4	1,4		
Генотип по гену *LEP*					
CC	23	32,9	34,3	*C*-0,59 *T*-0,41	0,64
CT	37	52,8	48,6		
TT	10	14,3	17,1		
Генотип по гену *TG*					
CC	44	62,9	65,7	*C*-0,81 *T*-0,19	1,0
CT	25	35,7	31,4		
TT	1	1,4	2,9		

так, у 70 быков распределение генотипов было следующим: *CC* – 23 (32,9 %), *CT* – 37 (52,8 %) и *TT* – 10 (14,3 %). При этом частота аллелей *C* и *T* соответственно составила 0,59 и 0,41.

Среди исследованных 70 быков-производителей по гену *TG* распределение генотипов было следующим: *CC* – 44 (62,9 %), *CT* – 25 (35,7 %) и всего 1 (1,4 %) бык с генотипом *TT*. Частота аллеля *C* была на уровне 0,81, тогда как аллеля *T* – 0,19.

Определению полиморфизма гена *GH* у крупного рогатого скота посвящен ряд исследований (Lee *et al*., 1996; Хабибрахманова, 2009). Частота встречаемости аллеля *L* гена *GH* у разных пород крупного рогатого скота варьирует в пределах от 0,520 до 0,867. Причем в таких породах, как черно-пестрая, холмогорская, ярославская, симментальская, частота аллеля *V* ниже, чем в голштинской. Полученные нами результаты соответствуют опубликованным данным и находятся на верхней границе диапазона исследуемого показателя, т. е. частота встречаемости аллеля *L* в стаде чистопородных и помесных по голштинской породе быков-производителей составила 0,86.

Частота встречаемости аллеля *A* гена *PRL* в стадах крупного рогатого скота черно-пестрой, джерсейской, холмогорской, ярославской, симментальской пород составила 0,3081–0,8533 (Dybus *et al.*, 2005; Хабибрахманова, 2009). Более высокая частота встречаемости аллеля *A* гена *PRL* отмечалась среди коров черно-пестрой породы 0,8533, при этом наименьшая частота аллеля *A* была у животных джерсейской породы – 0,3081 (Dybus *et al.*, 2005). В проведенных нами исследованиях частота встречаемости аллелей *A* и *B* гена *PRL* среди чистопородных и помесных по голштинской породе быков-производителей составила соответственно 0,87 и 0,13.

Изучение полиморфизма гена *LEP* показало, что в вагью × лимузинской (De *et al*., 2004), ангусской, шароле, герефордской, симментальской породах (Buchanan *et al*., 2002) крупного рогатого скота частота аллеля C составила 0,42–0,68, частота аллеля *T* соответственно 0,32–0,58. Причем наибольшая частота аллеля *C* отмечена среди животных пород вагью × лимузинской (0,68), симментальской (0,68) и шароле (0,66), тогда как наименьшая частота аллеля *C* была у особей ангусской породы (0,42). В наших исследованиях

частота аллелей *C* и *T* гена *LEP* была средней и составила соответственно 0,59 и 0,41.

Изучение аллельного полиморфизма гена *TG* показало, что в стаде помесного вагью × лимузинских скота частота аллеля *C* составила 0,61, аллеля – *T* 0,39 (De *et al*., 2004). Среди помесей чешских пестрых × черно-пестрых голштинских и красно-пестрых голштинских животных частота аллеля *C* составила 0,77, аллеля *T* – 0,23 (Kaplanová *et al*., 2009). Схожие результаты получены в исследованиях E. Casas с соавт. (2007) крупного рогатого скота герефордской, ангусской, норвежской красной, шведской красной и белой, фризской и вагью пород, где частота аллеля *C* составила 0,69–0,80 и аллеля *T* – 0,20–0,31.

Аналогичные результаты получены и в наших исследованиях. Так, частота аллелей *C* и *T* гена *TG* среди чистопородных и помесных по голштинской породе быков-производителей составила соответственно 0,81 и 0,19.

Таким образом, исследования показали, что у чистопородных и помесных по голштинской породе быков-производителей в ГУП головном племенном предприятии «Элита» Высокогорского района Республики Татарстан преобладал аллель *L* и генотип *LL* гена *GH*, аллель *A* и генотип *AA* гена *PRL*, аллель *C* и генотип *CT* по гену *LEP*, а также аллель *C* и генотип *CC* гена *TG*. При этом частота аллеля *L* гена *GH*, аллеля *A* гена *PRL* и аллеля *C* гена *TG* находилась на верхней границе, а аллеля *C* гена *LEP* на среднем уровне аналогичных показателей литературных данных.

ЛИТЕРАТУРА

Жигачев А.И., Петухов В.Л., Назарова Г.А. Ветеринарная генетика. М.: Колос, 1985. 369 с.

Меркурьева Е.К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1970. 424 с.

Хабибрахманова Я.А. Полиморфизм генов молочных белков и гормонов крупного рогатого скота: Автореф. дис. … канд. биол. наук. ВНИИплем. Лесные Поляны Московской обл., 2009. 19 с.

Buchanan F.C., Futzsimmons C.J., Van Kessel A.G. *et al*. Association of a missense mutation in the bovine leptin gene with carcass fat content and leptin mRNA levels // Genet. Sel. Evol. 2002. V. 34. P. 105–116.

Casas E., White S.N., Shackelford S.D. *et al*. Assessing the association of single nucleotide polymorphisms at the thyroglobulin gene with carcass traits in beef cattle // Anim. Sci. 2007. V. 85. P. 2807–2814.

Corva P.M., Macedo G.V.F., Soria L.A. *et al*. Effect of leptin gene polymorphisms on growth, slaughter and meat quality traits of grazing Brangus steers // Genet. Mol. Res. 2009. V. 8. No. 1. P. 105–116.

De S., MacNeil M.D., Wu X.L. *et al*. Detection of quantitative trait loci for marbling and backfat in wagyu × limousin F_2 crosses using a candidate gene approach // Amer. Soc. Anim. Sci. 2004. V. 55. P. 95–98.

Dybus A., Grzesiak W., Kamieniecki H. *et al*. Association of genetic variants of bovine prolactin with milk production traits of Black-and-White and Jersey cattle // Arch. Tierz. 2005. V. 48. No. 2. P. 149–156.

Gordon D.F., Quick D.P., Erwin C.R. *et al*. Nucleotide sequence of the bovine growth hormone chromosomal gene // Mol. Cell. Endocrinol. 1983. V. 33. P. 81–95.

Kaplanová K., Dvořák J., Urban T. Association of single nucleotide polymorphisms in *TG*, *LEP* and *TFAM* genes with carcass traits in cross-breed cattle // MendelNet Agro. 2009. P. 139.

Lee B.K., Lin G.F., Crooker B.A. *et al*. Association of somatotropin (*bst*) gene polymorphism at the 5th exon with selection for milk yield in Holstein cows // Domestic Anim. Endocrinol. 1996. V. 13. No. 4. P. 373–381.

POLYMORPHISM OF GENES FOR SOMATOTROPIN, PROLACTIN, LEPTIN, AND THYROGLOBULIN IN STUD BULLS

S.V. Tjulkin[1, 2], T.M. Ahmetov[1], E.F. Valiullina[1, 2], R.R. Vafin[3]

[1] Bauman Kazan State Academy of Veterinary Medicine, e-mail: tulsv@mail.ru;
[2] Tatar Interregional Veterinary Laboratory;
[3] Tatar Agriculture Research Institute, Russian Academy of Agricultural Sciences

Summary

We have studied the polymorphism of genes for somatotropin (GH), prolactin (PRL), leptin (LEP), and thyroglobulin (TG) in thoroughbred and hybrid Holstein stud bulls. Our results are in agreement with data from the literature. The frequencies of alleles in the bulls examined are: L = 0.86 and V = 0.14 in GH, A = 0.87 and B = 0.13 in PRL, C = 0.59 and T = 0.41 in LEP, C = 0.81 and T = 0.19 in TG.

Key words: stud bull, polymorphism, PCR, DNA, genotype, gene, somatotropin, prolactin, leptin, thyroglobulin.

УДК 936.934.55.082

СРЕДОВЫЕ УСЛОВИЯ КАК ПРОВОКАЦИОННЫЙ ФОН В РЕАЛИЗАЦИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СОБОЛЕЙ (*MARTES ZIBELLINA*) С РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТЬЮ ПИГМЕНТАЦИИ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

© 2012 г. **С.В. Бекетов, Т.И. Казакова, И.Е. Чернова**

ГНУ Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева, Московская обл., Раменский р-н, пос. Родники, Россия, e-mail: svbeketov@gmail.com

Поступила в редакцию 2 марта 2012 г. Принята к публикации 26 мая 2012 г.

В работе представлены отдельные моменты исторической доместикации соболей на специализированных российских зверофермах. У соболя исторически сформировались два генетически устойчивых экологических типа животных: темный, мелкий и малоплодовитый, и светлый – более крупный и плодовитый. Первый тип ориентирован на относительно стабильную кормовую базу и населяет преимущественно зону кедровых лесов (темные кряжи), второй – лиственничные леса и окраины ареала (светлые кряжи).

Ключевые слова: репродуктивные показатели, экологический тип, соболь, *Martes zibellina*.

ВВЕДЕНИЕ

Высокая ценность соболиного меха и, как следствие, длительные периоды хищнического промысла соболя приводили к значительным флуктуациям его численности в природе. Когда в Сибири началось первое снижение добычи соболя, в 1701 г. Петр I потребовал доставить из Верхотурья в Москву 10 живых соболей с целью начать разработку приемов разведения их в неволе (Козловский, 1913). Но это был всего лишь один из многочисленных Петровских указов, начало соболеводства в нашей стране отсчитывается с 1921 г., когда был подписан декрет о разведении соболей на специализированных государственных зверофермах и строжайшем запрете вывоза живых соболей за границу (Павлюченко и др., 1979). Представление об этом дают кадры документального фильма 1927–1928 гг. «Соловки», снятого в Соловецком питомнике, который в ту пору был самым крупным соболятником как по количеству экземпляров, так и по их подбору. Соловецкая звероферма лишь формально принадлежала Соловецкому отделению Архангельского общества краеведения, в действительности она находилась под контролем Особого отдела и лучше всех была обеспечена денежными и материальными средствами. 27 апреля 1929 г. находившиеся там в заключении специалисты вместе с заведующим зверофермой Карлом Густавовичем Туомайненом получили приплод от соболей в условиях вольерного содержания. Одновременно и независимо от Соловецкой зверофермы тремя неделями раньше, 3 апреля того же 1929 г., на небольшой опытной ферме (на 10–15 соболей) в Московском зоопарке Петром Александровичем Мантейфелем также был получен соболиный приплод (Мантейфель, 1928а, б, 1929, 1934а, б, 1941, 1947; Мишуков, 1998). Масштабные работы с соболями в Соловецком питомнике велись в закрытом режиме, наработанные приемы клеточного разведения соболей не подлежали опубликованию в открытой печати, а представленные в 1930 г. К.Г. Туомайненом рукописные отчеты по собо-

линой тематике имели гриф «для служебного пользования» (Туомайнен, 1930).

Соболиный приплод П.А. Мантейфелю и К.Г. Туомайнену еще только предстояло получить, но уже годом раньше, весной 1928 г., комиссия Госторга РСФСР в составе И.М. Данишевского, доктора биологических наук Б.А Кузнецова и П.А. Петряева произвела осмотр территории бывшего имения барона фон Толгрена, расположенного в 12 км от станции Пушкино, отведенной под строительство крупнейшей в стране 1-й Московской зоофермы (будущего зверосовхоза «Пушкинский»), где уже с конца 1928 г. началось комплектование соболиной фермы (Куличков, Портнова, 1967). Управляющим зверофермой заранее был назначен Павел Александрович Петряев (в Соловецком лагере он, исполняя обязанности секретаря Соловецкого отделения Архангельского общества краеведения и заведуя музеем, главным образом решал вопросы звероводства) (Петряев, 1926; Палкин, 1989).

В 1931 г. на соболиной ферме Пушкинского зверосовхоза П.А. Петряевым на основе технологии, разработанной К.Г. Туомайненом и П.А. Мантейфелем, был получен первый приплод, с этого момента началась интенсивная работа по созданию уникального промышленного стада этих ценных пушных зверей (Мишуков, 1998).

С самого начала промышленной доместикации соболей селекция была направлена на создание животных с темным, равномерно окрашенным, густым, блестящим и одновременно шелковистым мехом. Для синтеза такой идеальной товарной формы соболя использовались звери из разных географических рас, различающихся по размерам тела, структуре и окраске волосяного покрова. В названии географической расы для соболей принято историческое название – *кряж*.

Согласно товароведческим нормативам ГОСТа 27571-87 шкурки промысловых соболей подразделяют на десять кряжей: *баргузинский*, *камчатский*, *якутский*, *сахалинский*, *амурский*, *минусинский*, *алтайский*, *енисейский*, *тобольский* и *тувинский*. При этом наиболее темным по окраске волосяного покрова и одновременно небольшим по размеру тела считается соболь *баргузинского* кряжа, в котором количество светлых особей составляет всего лишь 2,5–2,8 %, темных же достигает 26–28 % (Бакеев, 1973). Наиболее светлым по окраске меха и достаточно крупным считается соболь *тобольского* кряжа, у которого светлые особи составляют 30–35 %, а темные – 0,4– 6 % (Бекетов, Каштанов, 2002).

Установлены также фенотипические отличия соболей, занимающих разные экологические ниши. Так, горные популяции отличаются сравнительно мелкими размерами и темной окраской с темно-серым пухом. Соболя, обитающие по лесистым склонам гор и в долинах рек, отличаются от них большими размерами тела. В то же время они достаточно редковолосые и более светлые по тону, с коричневым пуховым волосом. Еще светлее окрашены соболя, населяющие лесотундру (Разведение соболей, 1939).

Следует особо оговориться, что среди соболей, обитающих в природе, встречаются животные с аберрантной (отличающейся от дикого типа) окраской: дымчатые, кремовые, золотистые, пятнистые и другие (Пономарев, 1938). В популяциях соболей, разводимых в неволе, такие случаи практически не регистрируются. Лишь только в 1989 г. на соболиной ферме зверосовхоза «Пушкинский» от стандартно окрашенных родителей родился самец, имевший зимнее опушение желтовато-белого (паломинового) цвета, а в 2000 г. зарегистрировано рождение соболя пастелевой окраски (Кузнецов, Сергеев, 2008, 2009; Сергеев, Кузнецов, 2009; Фомин и др., 2011).

С самого начала клеточного соболеводства вся стратегия селекционной работы была направлена на создание черного соболя-меланиста. Опыт этой работы показал, что лучшие результаты в достижении затемнения меха получались при скрещивании самок *енисейского* и *амурского* кряжей с *баргузинскими* самцами. Для закрепления темной окраски практиковали поглотительное скрещивание. Если в 1936 г. темные самцы составляли менее 30 %, то в 1940 г. их насчитывалось уже около 48 %. Итогом этого многолетнего отбора стало утверждение в 1969 г. породы *черный соболь* в зверосовхозе «Пушкинский» Московской области (Портнова, 1966). Общая окраска *пушкинского черного соболя* темная, почти черная, хотя изменчивость по окраске остевых и пуховых волос довольно

большая. Окраска остевых волос варьирует от коричневой до черной. Окраска пуховых волос может быть серо-голубая различной интенсивности, равномерная по всей длине или зональная с серым основанием и коричневыми вершинами. Туловище окрашено равномерно, окраска мордочки несколько светлее туловища, горловое пятно небольшое или отсутствует. Глаза и носовое зеркало черные (Колдаева, 2004).

В дальнейшем селекция соболей стала проводиться в двух направлениях. Продолжалась работа на усиление пигментации мехового покрова с целью создания чисто-черного соболя с черной головой. Начиная с 1965 г. на 2-й Московской звероферме (впоследствии получившей название «зверосовхоз «Салтыковский»») было выбрано другое направление селекции – создание *темно-коричневого салтыковского соболя*. У этого типа соболей цвет ости темно-коричневый или коричневый, пух серо-голубой, равномерно окрашенный по всей длине. Окраска мордочки и ушей значительно светлее окраски туловища. Итогом этой работы стало утверждение Государственной комиссией в 2005 г. породы соболя «Салтыковский-1» (Милованов, 2001; Колдаева, 2004).

В соответствии с требованиями товароведческих нормативных документов (ОСТ НКЗаг 414) в изменчивости окраски мехового покрова соболей в диапазоне от темной (почти черной) до светлой (песочной) выделяют 7 цветовых категорий, которые обозначаются специфическими исторически сложившимися названиями: *головка высокая*, *головка нормальная*, *подголовка высокая*, *подголовка нормальная*, *воротовой темный*, *воротовой нормальный* и *меховой*.

В большинстве природных популяций преобладают соболя среднего типа окраски (*воротовые*), количество же темных (*головок* и *подголовок*) и светлых (*меховых*) варьирует в зависимости от географической принадлежности (Бакеев, 1973).

В сравнении с соболями из природных популяций у соболей, разводимых на специализированных зверофермах, в результате движущего отбора на затемнение мехового покрова в товароведческой оценке преобладают «головки» и «подголовки». Так, у *пушкинских черных соболей*, имеющих черную ость, достаточно большая часть шкурок оценивается в соответствии с ОСТ НКЗаг 414 как «головка высокая» и «головка нормальная» (волосяной покров черный, ость черная или черно-бурая, пух темно-голубой).

Шкурки *салтыковских темно-коричневых соболей* в соответствии с требованиями ОСТ НКЗаг 414 преимущественно относят к «подголовке высокой» и «подголовке нормальной» (волосяной покров темно-коричневый, ость коричневая или темно-каштановая, пух голубой).

Помимо окраски меха, вышеуказанные породы различаются по размерам тела. В частности, длина тела и живая масса самцов и самок *темно-коричневых салтыковских соболей* превышают соответствующие показатели у *черного пушкинского соболя*.

Перспективы дальнейшей селекционной стратегии в работе с соболем на сегодня связаны с вскрытием методами молекулярной генетики существующего генетического разнообразия, сложившегося в ходе промышленной доместикации. В результате исследований, проделанных в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, впервые для соболя был разработан метод измерения генетической изменчивости с помощью панели микросателлитных маркеров. Проведено первое исследование промышленой популяции соболя по шести микросателлитным локусам, определен ряд популяционных параметров (набор аллелей, гетерозиготность и др.) (Каштанов и др., 2010).

И все же у соболя в условиях клеточного разведения есть одно слабое место – невысокая в сравнении с другими пушными зверями плодовитость. Между тем уже в 1941 г. М.К. Павловым, И.В. Балиевой и А.Т. Портновой для соболей клеточного разведения были опубликованы первые данные об отрицательной корреляции между интенсивностью пигментации мехового покрова и репродуктивными показателями (Павлов, Балиева, 1941; Портнова, 1941). Позднее в подтверждение этих сведений появляются публикации о том, что темные животные по сравнению со светлоокрашенными менее плодовиты (Полузадов, 1955; Маматкина, Монахов, 1968). Причем самая низкая плодовитость была зафиксирована у соболей с наиболее темной окраской меха, относящихся к породе *пушкинский черный соболь* (Монахов, Бакеев, 1981; Каштанов и др., 2008).

Другие исследователи не соглашались с утверждением, что в условиях клеточного разведения у соболей существует жесткая корреляции между интенсивностью пигментации мехового покрова и их воспроизводительной способностью (Терновская, 1969), основываясь на том, что в сравнении с природными популяциями фермерские стада соболей исследованы по этому признаку недостаточно полно (Глушков и др., 1999).

Для оценки генетического базиса репродуктивной стратегии соболя как вида С.Н. Каштановым (Институт общей генетики РАН) и Г.Р. Свищевой (Институт цитологии и генетики СО РАН) в свое время был выполнен комплексный сегрегационный анализ по определению так называемого «среднего размера помета у самок». Был сделан вывод, что данный признак определяется как количественный и имеет нормальное распределение (Свищёва, Каштанов, 2009).

В представляемой работе была проанализирована плодовитость *черных пушкинских соболей* и *темно-коричневых салтыковских* в условиях клеточного разведения. Кроме этого, рассматривается роль средовых условий, как провокационного фона, на котором можно выявить репродуктивные потенции соболей с разной интенсивностью пигментации мехового покрова.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследование были взяты две основные породы соболей: 1) *черный пушкинский соболь* и 2) *темно-коричневый салтыковский соболь*, зарегистрированный в Государственном реестре селекционных достижений как *Салтыковский-1*. Данные, которые приводятся в представляемой работе, основаны на сравнительном анализе записей в племенных книгах зверосовхозов «Пушкинский» и «Салтыковский», а также на основе материалов, размещенных в сборниках: «Качество стад и генофонд пушных зверей» за 1988–1999 гг., «Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации» за 2000–2008 гг. (Колдаева, Сергеев, 1990, 1992; Сергеев и др., 1997–2000; 2002–2006а, б; Сергеев, Конкина, 2001, 2007, 2008).

Кроме того, анализировались дополнительные данные по размножению *черных соболей* пушкинской селекции за период 1988–2007 гг., расположенных в различных географических зонах. В Московской области это были зверосовхозы: «Пушкинский», «Тимоховский», «Родники»; в Ленинградской области – «Северная пушнина», в Костромской области – «Судиславль», в Тверской области – зверосовхоз «Ильятинский», в Татарстане – «Бирюлинский», в Алтайском крае – зверосовхоз «Лесной», в Красноярском крае – зверосовхоз «Соболевский».

Статистический анализ непрерывных случайных величин сводился к проверке гипотезы о равенстве средних двух генеральных совокупностей по двум выборкам с использованием *t*-статистики Стьюдента.

Гипотезу H_0: $\sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$ о равенстве дисперсии обеих генеральных совокупностей проверяли, используя статистику S_2^2/S_1^2 (в числителе большая оценка дисперсии), где S_n – стандартное отклонение. Гипотеза H_0 принимается, если

$$S_2^2/S_1^2 < F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1),$$

где $F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1)$ – квантиль распределения Фишера порядка $1-\alpha/2$ с n_2-1 и n_1-1 степенями свободы.

В случае невыполнения предположения о нормальном распределении совокупностей, из которых взяты сравниваемые выборки, использовали непараметрический критерий серий Вальда–Вольфовица.

С помощью указанного метода проверялась гипотеза H_0, согласно которой две группы данных представляют случайные независимые выборки с объемами n_1 и n_2 из одной генеральной совокупности, т. е. не отличаются друг от друга по наблюдаемому признаку. Все расчеты выполняли с помощью программ Microsoft Excel и STATISTICA (StatSoft).

Основные термины, используемые в статье:

Основное стадо – половозрелые самцы и самки, участвующие в размножении. *Основная самка* – самка основного стада пушных зверей, имевшаяся на начало производственного года (1 января). *Гон* – сезон спаривания пушных зверей. *Пропустовавшая самка* – самка, покрытая самцом, но не давшая приплод. *Выход щенков на основную самку* – количество щенков, зарегистрированных на 20-й день после рождения).

Средний деловой выход щенков – количество щенков, зарегистрированных к осеннему забою на шкурку. *Плодовитость* – количество живых и мертвых щенков. *Дорегистрационный отход* – количество щенков, павших за период от рождения до регистрации на 20-й день жизни. *Неблагополучно родившая самка* – самка, у которой все щенки родились мертвыми или погибли до регистрации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из табл. 1, за 8-летний период наблюдений средняя плодовитость *черных* соболей составила 3,4 ± 0,2, в то время как у *темно-коричневых* – 3,8 ± 0,1 ($p < 0{,}001$). Выход щенков на основную самку за 20-летний период соответственно – 1,95 ± 0,2 и 2,4 ± 0,2 ($p < 0{,}001$) (табл. 2).

Так как выход на основную самку кроме плодовитости зависит от: 1) количества пропустовавших самок; 2) доли благополучно и неблагополучно ощенившихся матерей; 3) количества мертворожденных щенков; 4) неонатальной смертности потомства, то дополнительно были проанализированы межпородные различия еще и по этим показателям.

Таблица 1

Средняя плодовитость *черных* соболей пушкинской селекции и *темно-коричневых* соболей салтыковской селекции

Годы	Соболи	
	черные	*темно-коричневые*
2000	3,39	3,80
2001	3,93	3,80
2002	3,57	3,82
2003	3,18	3,84
2004	3,34	3,72
2005	3,25	3,70
2006	3,29	3,89
2007	3,37	3,78
$\bar{x} \pm S$	3,42 ± 0,2*	3,79 ± 0,1
H_1: $\sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$	$14{,}736 > F_{0,975}(7,7) = 4{,}995$	
M-W U-тест	$Z_{скор.B} = -2{,}522$, $p = 0{,}011658$	

* $p < 0{,}05$.

В результате не было установлено достоверных различий (средние данные за 2000–2007 гг.) между *черными* и *темно-коричневыми* соболями по количеству мертворожденных щенков, приходящихся на основную самку, 0,03 ± 0,01 и 0,03 ± 0,005 ($Z_{скор.B} = 0{,}316$, $p = 0{,}752185$); их фактическому постнатальному отходу до регистрации 0,11 ± 0,02 и 0,09 ± 0,02 ($t = 2{,}042$, $df = 14$, $p = 0{,}060424$); а также по числу неблагополучно щенившихся самок 0,03 ± 0,02 и 0,04 ± 0,02 ($t = -0{,}409$, $df = 14$, $p = 0{,}688769$).

Однако достаточно низкий уровень дисперсии средних показателей воспроизводства более

Таблица 2

Средний выход молодняка на основную самку *черных* соболей пушкинской селекции и *темно-коричневых* соболей салтыковской селекции

Годы	Соболи	
	черные	*темно-коричневые*
1988	2,33	2,43
1989	2,11	2,52
1990	2,20	2,22
1991	2,03	2,38
1992	1,97	2,16
1993	1,97	2,14
1994	1,92	1,99
1995	1,89	2,08
1996	2,20	2,07
1997	1,50	2,20
1998	2,00	2,50
1999	1,93	2,60
2000	1,90	2,59
2001	2,10	2,48
2002	2,16	2,62
2003	1,79	2,78
2004	2,02	2,60
2005	1,78	2,49
2006	1,40	2,62
2007	1,76	2,59
$\bar{x} \pm S$	1,95 ± 0,23***	2,40 ± 0,23
H_0: $\sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$1{,}018 < F_{0,975}(19,19) = 2{,}526$	
t-статистика	$t = -6{,}288$, $df = 38$, $p < 0{,}001$	

*** $p < 0{,}001$.

плодовитого *темно-коричневого* (салтыковского) соболя может, согласно Г. Брэдфорду (1987), косвенно свидетельствовать о характерной для него возможно более низкой эмбриональной смертности. Действительно, доля пропустовавших самок у *темно-коричневых* соболей к общему числу самок – 0,19 ± 0,03 достоверно ниже, чем у *черных* 0,33 ± 0,06 ($p < 0,001$) (табл. 3) и, как следствие, у *темно-коричневых* соболей выше доля благополучно ощенившихся самок, соответственно 0,77 ± 0,01 против 0,63 ± 0,06 ($Z_{скор.B} = -3,361$, $p = 0,000778$).

Самостоятельный интерес представляет дополнительное групповое сравнение показателей воспроизводства *черных* и *темно-коричневых* соболей на одном общем фоне кормления.

Корреляция между интенсивностью пигментации и плодовитостью при внутрипородном сравнении *черных* соболей пушкинской селекции

Как отмечали селекционеры Пушкинского зверосовхоза, несмотря на жесткий движущий отбор на затемнение меха, полностью избавиться в потомстве от «светлых» особей не удавалось. В среднем при гомогенном подборе *черный самец* × *черная самка* лишь половина родившихся у них потомков при осенней бонитировке приближались по фенотипу к родителям (Портнова, 1966; Ильина, Портнова, 1969).

По результатам анализа в Пушкинском зверосовхозе племенных журналов «Бонитировка молодняка соболей» за 1982–1987 гг. средняя плодовитость «темноокрашенных» животных (в товароведческой номенклатуре они обозначаются терминами: «головка высокая», «головка нормальная») составила 2,31 ± 0,1; более светлых «темно-коричневых» (в той же товароведческой терминологии эти животные обозначаются как: «подголовка высокая», «подголовка нормальная») – 2,63 ± 0,3 ($p < 0,05$) (табл. 4). Средняя доля пропустовавших самок соболей «подголовка высокая», «подголовка нормальная» составляла 0,23 ± 0,05, т. е. ниже, чем у соболей «головка высокая», «головка нормальная» – 0,3 ± 0,03 ($p < 0,01$) (табл. 5).

Таблица 3

Средняя доля пропустовавших самок *черных* соболей пушкинской селекции и *темно-коричневых* соболей салтыковской селекции

Годы	Соболи	
	черные	*темно-коричневые*
2000	0,320	0,199
2001	0,281	0,207
2002	0,279	0,159
2003	0,344	0,168
2004	0,270	0,180
2005	0,365	0,204
2006	0,441	0,154
2007	0,368	0,227
$\bar{x} \pm S$	0,334 ± 0,0583***	0,187 ± 0,0260
H_1: $\sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$	$5,028 > F_{0,975}(7,7) = 4,995$	
M-W U-тест	$Z_{скор.B} = 3,361$, $p = 0,000778$	

*** $p < 0,001$.

Корреляция между интенсивностью пигментации и плодовитостью соболей в природных популяциях

Следует отметить, что и в природных популяциях соболей присутствует та же закономерность. Например, среднее количество желтых тел беременности, приходящееся на одну взрослую самку у светлых соболей северо-западного Прибайкалья (в товароведческой классификации они маркируются терминами «меховые» и «нормальноворотовые»), составляет 2,53 экз., а среди темных («головки» и «подголовки») – 1,92 экз. (Маматкина, Монахов, 1968).

В свою очередь, Н.Б. Полузадов (1955) установил дифференциацию по интенсивности воспроизводства темных и светлоокрашенных зверей в популяции соболей северного Зауралья, которая в целом характеризуется светлой окраской меха.

Сходные различия репродуктивных показателей животных с разной степенью меланизации мехового покрова отмечаются и на межпопуляционном уровне. В частности, географическая особенность воспроизводства у соболей характеризуется определенной «широтностью». В южных (темных) популяциях он менее интенсивен, чем в северных (светлых).

Таблица 4

Средняя плодовитость самок *черных* соболей зверосовхоза «Пушкинский» в товароведческой оценке интенсивности пигментации в 1982–1987 гг.

Годы	«Головка высокая», «головка нормальная»	«Подголовка высокая», «подголовка нормальная»
1982	2,33	2,44
1983	2,45	2,51
1984	2,34	2,39
1985	2,20	3,08
1986	2,27	2,83
1987	2,25	2,52
$\bar{x} \pm S$	2,31 ± 0,09*	2,63 ± 0,3
H_1: $\sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$	$9{,}560 > F_{0{,}975}(5,5) = 7{,}146$	
M-W U-тест	$Z_{скор.B} = -2{,}562$, $p = 0{,}010406$	

* $p < 0{,}05$.

Таблица 5

Средняя доля пропустовавших самок *черных* соболей зверосовхоза «Пушкинский» в товароведческой оценке интенсивности пигментации в 1982–1987 гг.

Годы	«Головка высокая», «головка нормальная»	«Подголовка высокая», «подголовка нормальная»
1982	0,273	0,266
1983	0,279	0,245
1984	0,306	0,269
1985	0,344	0,139
1986	0,317	0,201
1987	0,286	0,240
$\bar{x} \pm S$	0,3 ± 0,03**	0,23 ± 0,05
H_0: $\sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$3{,}372 < F_{0{,}975}(5,5) = 7{,}146$	
t-статистика	$t = 3{,}230$, $df = 10$, $p = 0{,}009025$	

** $p < 0{,}01$.

Это находит выражение в меньшей величине пометов и относительно небольшом количестве популяций, в которых число беременных самок превышает 70 %. Считается, что большая интенсивность воспроизводства у соболей северных районов ареала (светлые популяции) может быть обусловлена многоплодием самок во всех возрастных группах и прежде всего у животных старше двух лет (Монахов, Бакеев, 1981).

По свидетельству П.А. Петряева (1950), животные, полученные от скрещивания соболей из *амурских*, *енисейских*, *уральских* и *алтайских* кряжей с соболями из *баргузинского* кряжа, имели пониженный «средний деловой выход щенков», что указывало на отрицательную корреляцию плодовитости с интенсивностью пигментации волосяного покрова.

Какова же возможная причина наблюдаемых отличий показателей воспроизводства у темных и светлоокрашенных соболей?

ОБСУЖДЕНИЕ

В дикой природе фактор кормообеспечения является определяющим (Lindström, 1988; Angerbjörn *et al*., 1991). Соболь как полифаг в определенные периоды и сезоны года нуждается в растительных кормах, причем независимо от обилия в угодьях животной пищи (Абрамов, 1967). Особенно велико значение растительных кормов во второй половине лета, осенью и в первой половине зимы. В такие периоды соболь становится больше растительноядным, чем плотоядным, но растительноядность его не является вынужденной, связанной с недостатком животных кормов. Она выработалась и наследственно закрепилась у данного вида как физиологическая потребность в сезонной смене компонентов рациона (Монахов, Бакеев, 1981).

По мнению ряда зоологов (Насимович, Тимофеев, 1973), наиболее растительноядны соболя «темных» кряжей, основным растительным кормом которых являются кедровые орехи. При этом соболь связан с кедром не только как с древесной породой, продуцирующей весьма важный для него корм; большую роль играет то обстоятельство, что урожаи кедровых семян положительно сказываются на численности грызунов и некоторых птиц, в свою очередь служащих кормом соболю. Кроме того, в комлевых дуплах упавших и стоящих кедров, в сложном лабиринте прикорневых пустот соболь находит убежище (Абрамов, 1967).

В северо-восточной и восточной частях ареала обитания соболя, а также в горах место

кедра как продуцента высококалорийного корма занимает кедровый стланик, а в бассейне нижнего Амура и в Приморском крае – корейский кедр. И хотя ареал соболя в целом значительно шире, неоднократно отмечалось сходство его конфигурации с общим очертанием ареалов указанных древостоев.

Можно предположить, что исчезновение соболя на большей части былого ареала Европейского Севера связано не только с перепромыслом, но и с более ограниченными кормовыми возможностями местных лесов (Надеев, Тимофеев, 1955). Исторические документы свидетельствуют о том, что еще в середине XIX в. в верховьях реки Вычегды (Карелия) росли кедровые леса, ныне исчезнувшие, а соболь встречался не только в бассейнах Печоры, Северной Двины и Мезени, но и в литовских, белорусских и брянских лесах, а также на Кольском полуострове (Насимович, Тимофеев, 1973).

Роль кедра настолько велика, что его семена, особенно в годы снижения численности мышевидных грызунов, становятся для соболя главной пищей в течение значительной части зимы (табл. 1).

Вместе с тем соболь постоянно заселяет и те леса, где кедр отсутствует. Чаще всего это происходит в годы неурожая кедровых орехов, если при этом мало и другого корма. Последнее свидетельствует о большой пластичности вида, но не может рассматриваться как довод в пользу малой связи этого хищника с кедром.

Временное или полное выпадение кедровых орехов из рациона соболя снижает стабильность его кормовой базы и иногда неблагоприятно сказывается на упитанности зверьков, что характерно для Урала и равнинной части Западной Сибири, северо-восточной Якутии и ряда районов Камчатской области (области «светлых» кряжей), в которых нет ни кедра, ни кедрового стланика (Надеев, Тимофеев, 1955).

В то же время питание преимущественно растительной пищей имеет свои как положительные, так и отрицательные стороны. Семена кедра неполноценны по аминокислотному составу белка, в них мало витаминов. В какой-то степени недостаток витаминов компенсируется поеданием ягод, но во всех растительных кормах, потребляемых соболем, наблюдается дефицит витамина А, что отрицательно сказывается на росте и развитии молодняка, вызывает резорбцию эмбрионов и ряд патологических изменений в органах размножения самцов и самок.

Нехватку витамина А соболя компенсируют, поедая мелких зверьков целиком вместе с богатыми этим витамином печенью и почками (Бакеев, Курис, 1972). Именно мышевидные грызуны являются основным кормовым ресурсом относительно высокоплодовитых популяций соболей «светлых» кряжей. Одновременно этот источник корма является и менее стабильным по сравнению с преимущественным потреблением семян кедра.

Так, на Урале и в Зауралье определен четырехлетний цикл изменения плодовитости у соболя (2 года повышенной и 2 года сниженной плодовитости), который совпадает с цикличными изменениями численности мышевидных грызунов (Монахов, Бакеев, 1981). В то же время в более благоприятной по кормовым условиям зоне кедровых лесов плодовитость соболя зависит от плодоношения кедра, который ежегодно способен давать урожаи.

Исследованиями Т.П. Некрасовой (1961, 1974) установлено, что периодичность урожаев проявляется не в правильном повторении семенных лет через определенные промежутки времени, а в смене периодов семенных лет несеменными, разными по продолжительности и неравномерными по абсолютным величинам урожаев.

Величина урожайности кедровых лесов зависит от многих факторов и прежде всего от таксационной характеристики древостоев (возраста, состава, полноты, типа леса) и производительности лесорастительных условий, включая климатический фактор. Например, максимальное плодоношение кедра ограничивает неравномерный ход весны и периодические засухи в первой половине лета, в то время как на хорошо увлажненных, но не заболоченных почвах кедровники обладают высокой энергией плодоношения (Данченко, Бех, 2007). При этом формируемое число макростробилов, характеризующее биологическую урожайность кедра сибирского, отличается высоким уровнем изменчивости (Братилова, Пастухова, 2004). В среднем урожай кедровых орехов может колебаться от нескольких десятков килограммов до 300–500 кг, максимально до 800 кг на 1 га.

Урожайность изменяется также и в широтном направлении (Некрасова, 1961). Так, если урожай кедровников средней тайги принять за 100 %, то в насаждениях идентичных типов леса южной тайги он составит 130 % (Крылов и др., 1983).

При этом вариабельность экологической структуры не только определяет колебания репродуктивного процесса, но и влияет на численность населения соболя, что представлено в табл. 6. Как следует из приведенных данных, стабильная кормовая база, несмотря на снижение плодовитости, в целом обеспечивает высокую численность соболя.

Напротив, популяции, населяющие районы с отсутствием в древостоях кедра, характеризуются крайне низкой плотностью населения. Яркий пример тому лиственничные леса северо-востока, где в лучших соболиных угодьях западной части Якутии на 1 тыс. га по охотоведческому учету насчитывалось всего лишь 0,08–0,6 зверьков (Тавровский, 1958). Угнетенность и малая продуктивность популяций соболя этого пояса, видимо, определяются целым комплексом неблагоприятных факторов, но прежде всего недостатком кормов в бедных в фаунистическом отношении лиственничных лесах в сочетании с малоснежностью, морозностью и суровостью зим, влияющих на энергетический баланс соболя (Формозов, 1935, 1990).

В связи с этим примечательно, что наиболее крупными являются именно светлые соболя в отличие от мелких темных. При этом у соболя четко прослеживаются две адаптационные кормовые стратегии, одна из которых ориентирована на потребление высококалорийных кедровых орехов («темные» особи), вторая – мышевидных грызунов («светлые» особи). В частности, в кедровых лесах с момента созревания семян кедра желудки большинства соболей бывают наполнены раздробленными орешками, остатки полевок (независимо от их численности) встречаются в кишечнике не у всех зверьков и чаще в небольшом количестве (Монахов, Бакеев, 1981). Напротив, несмотря на урожаи кедровых орехов и ягод, у соболей Урала и некоторых районов Камчатки («светлые» популяции) наиболее низкие показатели их плодовитости совпадают с периодами малой численности мышевидных грызунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные подтверждают правомочность гипотезы о том, что в зависимости от обеспеченности кормовыми ресурсами по параметру «стабильность–неустойчивость» у соболя сформировались два генетически устойчивых экологических типа животных: темный, мелкий и малоплодный, и светлый – более крупный и плодовитый. Первый тип ориентирован на относительно стабильную кормовую базу и населяет преимущественно зону кедровых лесов (темные кряжи), второй – лиственничные леса и окраины ареала (светлые

Таблица 6

Показатели воспроизводства и плотность популяции соболя в зависимости от продуктивности кедра (*Pinus sibirica*) (Монахов, Бакеев, 1981)

Географический район	Продуктивность кедра	Средний процент беременных самок	Среднее количество эмбрионов у беременных самок	Среднее количество эмбрионов у взрослых беременных самок	Плотность популяции (экз./1000 га)
Западносибирская сильно заболоченная тайга	плодоносит редко	86,6	3,7–4,19	3,3	2–4
Средняя и Восточная Сибирь	среднее плодоношение	80	3,47	3,01	2–4
Горные леса юга Сибири (Кузнецкий Алатау, Алтай, Западный Саян, Забайкалье)	высокое плодоношение	76,1	3,14	2,39	> 5

кряжи). Сходная дифференциация с различным соотношением темных и светлоокрашенных животных в зависимости от экологических условий кормообеспечения наблюдается также в пределах конкретного кряжа и внутри отдельных популяций.

Затемнение окраски меха в этом случае может служить своего рода маркерным признаком определенного физиологического статуса животных.

Так как эффективность разведения искусственно поддерживаемых популяций во многом зависит от характера наследственной обусловленности признака, его изменчивости и наследуемости (Дубинин, Глембоцкий, 1967), в селекции стандартных пород пушных зверей (окраска дикого типа), очень важно учитывать эколого-географические особенности их исходных форм. Отсюда при массовом отборе соболей на плодовитость маловероятно повышение этого показателя продуктивности у зверей с высокой интенсивностью затемнения меха.

Можно допустить, что основная причина низкой плодовитости самок темных соболей при промышленном разведении заключается в высокой доле их пропустований, что, вероятно, закреплено генетически с высокими эмбриональными потерями, а также изначально небольшим числом желтых тел беременности по сравнению со «светлоокрашенными» самками.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов К.Г. Соболь в охотничьем хозяйстве Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. 116 с.

Бакеев Н.Н. Географическая изменчивость соболей и структура населения // Соболь, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 39–48.

Бакеев Н.Н., Курис Н.М. О связи эпизоотии у соболя с недостаточным по витамину А питанием // Тез. докл. VIII Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней животных и охране их численности. Киров, 1972. Т. 1.

Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Русский соболь – 70 лет селекции // Природа. № 5. 2002. С. 52–58.

Братилова Н.П., Пастухова А.М. Особенности роста и формирования фитомассы сосны кедровой сибирской в зависимости от интенсивности урожая в начальный период онтогенеза // Хвойные бореальной зоны: теор. и науч.-практ. журнал. Красноярск: СибГТУ, 2004. Вып. 2. С. 77–81.

Брэдфорд Г.Е. Селекция на многоплодие // Генетика воспроизведения у овец. М.: Агропромиздат, 1987. С. 11–32.

Глушков В.М., Граков Н.Н., Козловский И.С. и др. Управление популяциями охотничьих животных. Киров, 1999. 212 с.

Данченко А.М., Бех И.А. Ресурсы кедрового ореха в Томской области // Вестник ТГУ. 2007. № 300 (11). С. 122–126.

Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 487 с.

Ильина Е.Д., Портнова Н.Т. Воспроизводительность и окраска клеточных соболей // Кролиководство и звероводство. 1969. № 1. С. 16.

Каштанов С.Н., Лазебный О.Е., Бекетов С.В., Имашева А.Г. Влияние искусственного отбора по признаку окраски меха на приспособленность промышленной популяции соболя *Martes zibellina* L. // Генетика. 2008. Т. 44. № 6. С. 835–840.

Каштанов С.Н., Рубцова Г.А., Лазебный О.Е. Исследование генетической структуры промышленной популяции соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) по микросателлитным маркерам // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 3. С. 426–431.

Козловский И.П. Первые почты и первые почтмейстеры в Московском государстве. Варшава: Типография Варшавского учебного округа, 1913. Т. I. 530 с.

Колдаева Е.М. Пушные звери клеточного разведения. Генетика и селекция (Книга первая). М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.

Колдаева Е.М., Сергеев Е.Г. Качество стад и генофонд пушных зверей в хозяйствах страны в 1988–1989 гг. М., 1990.

Колдаева Е.М., Сергеев Е.Г. Качество стад и генофонд пушных зверей в хозяйствах страны в 1990–1991 гг. М., 1992. Вып. 4. 48 с.

Крылов Г.В., Таланцев Н.К., Козакова Н.Ф. Кедр. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 216 с.

Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. К проявлению пятнистости у соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) в условиях промышленной доместикации // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 84–88.

Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Перспективы создания цветных форм соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 605–611.

Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.

Маматкина Э.Г., Монахов Г.И. Об интенсивности размножения соболей // Кролиководство и звероводство. 1968. № 2. С. 16–17.

Мантейфель П.А. К вопросу о размножении соболя в неволе (предварительное сообщение зоопарка) // Пушное дело. 1928а. № 1.

Мантейфель П.А. К вопросу о размножении соболя в неволе // Пушное дело. 1928б. № 10. С. 18–21.

Мантейфель П.А. Размножение соболей и куниц в Московском зоопарке // Пушное дело. 1929. № 7.

Мантейфель П.А. Соболь. М.; Л.: КОИЗ, 1934а. 108 с.

Мантейфель П.А. О реконструкции охотничье-промысловой фауны млекопитающих СССР: Отдельный оттиск из сборника «Социалистическая реконструкция и наука». Вып. 2. М.: Изд-во НКТП СССР, 1934б. С. 41–53.

Мантейфель П.А. Соболь в неволе // Кролиководство и звероводство. 1941. С. 7–10.

Мантейфель П.А. Жизнь пушных зверей. М.: Госкультпросветиздат, 1947. 88 с.

Милованов Л.В. История звероводства: «Салтыковский». М.: Колос-ПРЕСС, 2001. 168 с.

Мишуков Л.К. С чего началось соболеводство? // Кролиководство и звероводство. 1998. № 5/6. С. 15.

Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболь. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 240 с.

Надеев В.Н., Тимофеев В.В. Соболь. М.: Изд-во технической и экономической литературы по вопросам заготовок, 1955. 404 с.

Насимович А.А., Тимофеев В.В. Географические особенности питания // Соболь, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 32–35.

Некрасова Т.П. Плодоношение кедра в Западной Сибири. Новосибирск: СО АН СССР, 1961. 72 с.

Некрасова Т.П., Мишуков Н.П. Области семенной продуктивности кедра сибирского на Западно-Сибирской равнине // Биология семенного размножения хвойных в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3–15.

Павлов М.К., Балиева И.В. Племенная работа в соболеводстве // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 15–19.

Павлюченко В.М., Уткин Л.Г., Григорьев М.Ю. и др. Клеточное разведение соболей. М.: Колос, 1979. 184 с.

Палкин Г.А. Творческое наследие П.А. Петряева // Кролиководство и звероводство. 1989. № 4. С. 15.

Петряев П.А. Соловецкая пресса на службе краеведения // Матер. С.О.А.О.К. 1926. Вып. 1. С. 134–136.

Петряев П.А. Культура соболя // Охрана природы. 1950. № 11. С. 23–28.

Полузадов Н.Б. Соболь в Свердловской области // Записки Уральского отдела Географического об-ва СССР. Свердловск: КОИЗ, 1955. Вып. 2. С. 159–164.

Пономарев А.Л. Об изменчивости и наследовании окраски и расцветки у соболей // Зоол. журнал. 1938. Т. 17. Вып. 3. С. 482–503.

Портнова Н.Т. Опыт работы соболиной фермы Пушкинского звероводческого совхоза // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 20–22.

Портнова Н.Т. Наш опыт разведения соболей // Кролиководство и звероводство. 1966. № 4. С. 15–16.

Разведение соболей / Под ред. И.Д. Старкова. М.; Л.: Всесоюз. кооп. объедин. изд-во, 1939. 52 с.

Свищёва Г.Р., Каштанов С.Н. Репродуктивная стратегия соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758): анализ наследуемости размеров приплода в промышленных популяциях // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 598–604.

Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2001 г. М., 2001. Вып. 3. 14 с.

Сергеев Е.Г., Конкина В.В., Кузнецов Г.А. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2004 г. М., 2004. Вып. 6. 27 с.

Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2007 г. М., 2007. Вып. 9. 38 с.

Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2008 г. М., 2008. Вып. 10. 35 с.

Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Федорова О.И. Качество стад и генофонд пушных зверей в хозяйствах Московской области 1995–1996 гг. п. Родники, 1997. 12 с.

Сергеев Е.Г., Конкина В.В., Балаш С.Л. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2006 г. М., 2006а. Вып. 8. 42 с.

Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2002 г. М., 2002. Вып. 4. 27 с.

Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2003 г. М., 2003. Вып. 5. 26 с.

Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2005 г. М., 2005. Вып. 7. 36 с.

Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2006 г. М., 2006б. Вып. 7. 36 с.

Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А. Изменчивость в топографии, экспрессивности и пенетрантности белой пятнистости в ходе промышленной доместикации соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 598–604.

Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стад и генофонд пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации 1996–1997 гг. М., 1998. Вып. 6. 20 с.

Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стад и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1997–1998 гг. М., 1999а. Вып. 2. 44 с.

Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стад и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1999 гг. М., 1999б. Вып. 7. 40 с.

Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2000 г. М., 2000. Вып. 2. 27 с.

Тавровский В.А. Соболь северо-западной Якутии и пути восстановления его промысла // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 50–142.

Терновская Ю.Г. О плодовитости соболей с разной окраской меха // Кролиководство и звероводство. 1969. № 4. С. 14–16.

Туомайнен К.Г. 1930. Рукопись из фонда библиотеки ВНИИОЗ // Бакеев и др. 2003. С. 166.

Фомин С.В., Фомина Н.С., Трапезов О.В. Фенотипический параллелизм в аберрациях окраски волосяного покрова у северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*), американских норок (*Mustela vison*) и соболей (*Martes zibellina*) // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 3. С. 493–515.

Формозов А.Н. Колебание численности промысловых животных. М.; Л.: КОИЗ, 1935. 108 с.

Формозов А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1990. 287 с.

Angerbjörn A., Arvidson B., Norén E., Strömgren L. The effect of winter food on the reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment // J. Animal Ecol. 1991. V. 60. Issue 2. P. 705–714.

Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey // Oikos. 1988. V. 52. No. 1. P. 115–119.

ENVIRONMENTAL CONDITIONS AS A PROVOCATIVE BACKGROUND FOR REPRODUCTION INDICES IN SABLES (*MARTES ZIBELLINA*) DIFFERING IN COAT PIGMENTATION HEAVINESS

S.V. Beketov, T.I. Kazakova, I.E. Chernova

Afanas'ev Institute for Fur and Rabbit Farming, Russian Academy of Agricultural Sciences, Moscow, Russia, e-mail: svbeketov@gmail.com

Summary

This work concerns sable domestication at Russian fur farms. There are two ecotypes of sables: (1) dark with small body size and poorly fertile and (2) diluted with large body size and more fertile. The former lives in Siberian pine forests with a stable food potential, and the latter prefers larch forests and margins of the range.

Key words: reproductive indices, ecotype, sable, *Martes zibellina*.

УДК 616.89–008.431:636.082.451:599.323.4

СЕЛЕКЦИЯ НА УСИЛЕНИЕ КАТАТОНИЧЕСКОЙ РЕАКТИВНОСТИ КРЫС, ПОЛОВАЯ ФУНКЦИЯ И СИНХРОНИЗАЦИЯ ЭСТРАЛЬНОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ

© 2012 г. **Д.В. Клочков, Т.А. Алехина**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: kloch@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 27 февраля 2012 г. Принята к публикации 16 мая 2012 г.

Исследовали массу тела, яичника, матки, характер эстральной цикличности и содержание дофамина и норадреналина в гипоталамусе и тестостерона в плазме крови у 2–3-месячных самок крыс линии ГК, селекционированных на усиление кататонической реактивности. Контролем являлась аутбредная линия Вистар. На фоне снижения массы тела у самок линии ГК наблюдается нарушение циклических связей яичника и матки: снижение массы яичников в диэструсе и меньшее эстроген-зависимое увеличение массы матки в эструсе по сравнению с самками Вистар. У самок ГК (содержавшихся в стандартных клетках по 5–7 особей) выявлена статистически значимая синхронизация эстральной цикличности, выражавшаяся в бóльшем числе совпадений индивидуальной фазы эструс в «общую групповую фазу эструса» 4–5-дневного эстрального цикла. В эти дни у самок ГК процент синхронизированных эструсов был на уровне 50–60 % и статистически достоверно превышал показатели самок Вистар (30–40 %). Показано, что на фоне снижения содержания дофамина и норадреналина в гипоталамусе у крыс линии ГК наблюдался более высокий уровень этих моноаминов в эструсе и низкий в диэструсе. Уровень же тестостерона у самок крыс линии ГК был выше в диэструсе по сравнению с эструсом и показателями крыс линии Вистар.

Ключевые слова: селекционная модель кататонии, микроскопия, флюоресценция, эстральная цикличность, синхронизация, эструс, катехоламины, тестостерон, кататония.

ВВЕДЕНИЕ

Линия крыс ГК (генетическая кататония) была создана путем аутбредной селекции крыс Вистар на предрасположенность к каталепсии с целью проверки гипотезы, по которой в основе психических нарушений может лежать сниженный порог проявления кататонических реакций (Барыкина и др., 1983; Колпаков, 1990). Исследования показали, что крысы ГК обнаруживают сходство по некоторым нейрофизиологическим и нейрохимическим характеристикам с соответствующими показателями, найденными при шизофрении и депрессии, и, скорее всего, линия ГК может являться моделью общего биологического ядра двух этих заболеваний (Колпаков и др., 2004).

Линия ГК не является полной моделью шизофрении, поскольку не моделирует всей симптоматики заболевания, тем не менее исследования показали, что гормональные изменения уровней тестостерона и кортикостерона, которые обнаружены в линии ГК при стрессе и на разных этапах селекции, сходны с теми, которые характерны для острой и хронической форм шизофрении (Шульга и др., 1996).

Селекция на предрасположенность к каталепсии привела также к снижению дофамина и норадреналина в различных отделах мозга крыс ГК по сравнению с крысами Вистар (Alekhina *et al*., 1994). Среди возможных причин, которые могут иметь решающее значение в генезе психических заболеваний, исследователи указывают на возможную роль половых гормонов (Fink *et*

al., 1998; Cyr *et al*.,2002). На животных показано влияние половых гормонов на состояние нейромедиаторных систем, в том числе на дофаминовую (Morissette, Di Paolo, 1993; Leranth *et al*., 2000). Описано взаимодействие между активностью катехоламинергической системы и секрецией лютеинизирующего гормона в процессе эстрального цикла (Lima *et al*., 2007).

Говоря о роли половой компоненты в психопатологических процессах, нельзя не коснуться работ Д. Пфаффа (D. Pfaff) и его группы (Shelley *et al*., 2006), касающихся исследования на модельном объекте (мыши) фундаментальной роли половых процессов в организации протосоциального типа поведения млекопитающих. Одним из примеров проявления социального поведения может служить явление синхронизации эстральной цикличности. Исследования по синхронизации эстральной цикличности у крыс (McClintock, 1981) оказали большое влияние на развитие работ по изучению менструального цикла у женщин и роли в этом процессе феромональных стимулов (McClintock, 2000).

Целью настоящего исследования является выяснение взаимоотношений между характером эстрального цикла, уровнем нейромедиаторов и показателями, характеризующими гормональную активность крыс ГК, селекционированных на усиление предрасположенности к кататонии. Несомненно, что у животных стабильность и четкость эстрального цикла являются одним из показателей нормы, а его отклонения и нарушения свидетельствуют о гормональных сдвигах и нарушениях полового развития. Поскольку крысы ГК рассматриваются в качестве потенциальной модели психических нарушений, при которых, как уже отмечалось, наблюдаются как гормональные, так и нейрохимические сдвиги, мы исследовали у крыс ГК собственно сам ритм эстральной цикличности. Кроме того, в задачу нашего исследования входило определение содержания дофамина и норадреналина в мозгу крыс ГК и тестостерона в плазме крови в зависимости от фаз эстрального цикла. Для определения содержания нейромедиаторов был взят гипоталамус, который имеет значение не только как центр регуляции вегетативной нервной системы, но и как структура, имеющая отношение к секреции половых гормонов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В течение 3 лет исследовали эстральную цикличность у самок крыс линии ГК (n = 63) и Вистар (n = 52) массой 180–250 г, начиная с 2-месячного возраста. Самок содержали группами по 5–7 особей и ежедневно в течение месяца у них регистрировали характер эстральной цикличности путем анализа влагалищных мазков. Мазки классифицировали по соотношению клеточных элементов при осмотре под микроскопом (× 100). Диэструс – в мазке содержатся в основном лейкоцитарные клетки (≥ 60 %) и редкие эпителиальные клетки; проэструс – мазок содержит преимущественно ядерные эпителиальные клетки (≥ 60 %) и незначительное число лейкоцитов (≥ 10 %); эструс – мазок практически состоит из ороговевших безъядерных эпителиальных клеток (≥ 90 %); метаэструс – мазки содержат значительную массу лейкоцитов (≥ 60 %) и много больших ядерных эпителиальных форм.

Тестостерон в плазме крови определяли радиоиммунным методом (Шульга и др., 1996), используя стандартные наборы реактивов производства Института биоорганической химии АН (г. Минск). Содержание дофамина и норадреналина в мозгу определяли флюорометрически (Schlumpf *et al*.,1974), используя прибор Hitachi (Финляндия). Измеряли флюоресценцию дофамина на длине волны 330/370 нм и норадреналина – на 390/485 нм.

Все экспериментальные работы проводились с учетом этических норм обращения с животными и отвечали требованиям Общества защиты животных.

Статистическую обработку данных проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Для сравнения средних данных, полученных на группах, использовали t-критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя масса тела самок линии ГК в двухмесячном возрасте была меньше, чем у Вистар на 13,8 % (табл. 1). Через месяц эти различия увеличились до 29,4 %. Селекция привела к существенным изменениям корреляции массы тела с массой яичников и матки. У самок Вистар

Таблица 1

Масса тела, яичника и матки у крыс ГК и Вистар на разных стадиях полового цикла

Г-тип	Масса тела, г		Масса яичника, мг		Масса матки, мг	
	2 месяца	3 месяца	диэструс	эструс	диэструс	эструс
W	181,2 ± 4,0 (13)	261,5 ± 5,4 (13)	113,0 ± 7,1 (8)	96,0 ± 5,4 (5)	342,7 ± 14,0^{++} (8)	440,0 ± 14,2 (5)
ГК	159,2 ± 4,7** (17)	202,0 ± 3,3** (17)	80,7 ± 2,9** (7)	86,7 ± 2,9 (10)	315,8 ± 14,8^{++} (7)	377,2 ± 15,6* (10)

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ – статистическая достоверность различий по сравнению с контролем; $^{++}$ $p < 0,01$ – достоверность различий от стадии эструс. В скобках – число животных.

отсутствует корреляция массы тела с массой яичника, у самок же ГК эта связь в стадии эструса значительна ($r = 0,50$, $p < 0,05$). В результате селекции существенно изменилась корреляция массы матки с массой тела. У самок Вистар эта связь сильно выражена ($r = 0,62$, $p < 0,05$ в диэструсе и $r = 0,71$, $p < 0,01$ в эструсе), у самок ГК уровень этих связей снижен ($r = 0,49$, $p > 0,05$ в диэструсе; $r = 0,38$, $p > 0,05$ в эструсе). Абсолютная масса яичников самок линии ГК в диэструсе оказалась существенно ниже показателей самок Вистар (табл. 1). В эструсе масса яичников не различалась между линиями. В диэструсе у самок линии ГК наблюдалась тенденция к более низкой массе матки. В эструсе эти различия увеличились за счет меньшего увеличения массы матки у этих крыс (табл. 1).

Анализ характера эстральной цикличности на протяжении месяца показал, что хотя по длительности эстрального цикла существенных межлинейных различий не обнаружено, у самок линии ГК зафиксировано увеличение длительности фазы эструса в среднем на 32 % ($p < 0,01$) и наблюдалось бóльшее число особей с удлиненным эструсом (табл. 2). У 3 самок из 6 с удлиненным эструсом длительность его составляла 6–8 дней. Среди самок Вистар таких самок было всего 2 и длительность эструса не превышала 3 дней.

Длительная работа с репродуктивной физиологией крыс позволила обратить внимание на часто возникающее состояние синхронизации фазы эструса при групповом содержании самок. В качестве примера приводим выдержку из дневника анализов влагалищных мазков самок ГК и Вистар (табл. 3).

Совпадение фаз эструса (синхронизация) сохраняется в течение нескольких циклов (5–6), чтобы затем замениться беспорядочным сочетанием фаз. У самок Вистар, и особенно у самок линии ГК, прослеживается определенная тенденция к увеличению числа совпадений фаз эструса в «общую групповую фазу эструса», формируя при длительном наблюдении синхронные «максимумы совпадений» через 4 дня. Налицо явление возникновения «общего эстрального цикла» при групповом содержании самок. Определив средний процент совпадений фаз эструса за все дни исследования (~1 месяц) в группах самок ГК и Вистар за 3 года, мы получили следующую картину (рис. 1). Из приведенных данных видно, что у самок ГК

Таблица 2

Характеристика эстральной цикличности крыс линии ГК по сравнению с линией Вистар

Генотип	Длительность, дни			Число самок с удлинением фазы	
	цикл	эструс	диэструс	эструс	диэструс
W	4,59 ± 0,13 (15)	1,37 ± 0,04 (15)	3,22 ± 0,12 (15)	13,3 % (2)	13,3 % (2)
ГК	4,88 ± 0,05 (17)	1,81 ± 0,02** (17)	3,07 ± 0,09 (17)	35,5 % (6)	17,6 % (3)

** $p < 0,01$ – статистическая достоверность разницы по сравнению с контролем. В скобках – число животных.

Таблица 3

Чередование фаз эстрального цикла у самок ГК по дням исследования

N ♀	Даты исследования мазков (декабрь)																			
	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	д	д	э	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э
2	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э
3	э	м	д	э	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п
4	д	п	э	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э
5	д	п	э	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э
6	д	д	э	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э
7	д	п	э	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э

Чередование фаз эстрального цикла у самок Вистар по дням исследования

N ♀	Даты исследования мазков (декабрь)																			
	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
11	м	д	э	э	м	д	д	п	э	м	д	п	э	э	м	д	п	э	э	м
12	д	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э
13	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д
14	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м
15	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п
16	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д
17	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э	м	д	п	э

Условные обозначения. д – диэструс, п – проэструс, э – эструс, м – метаэструс.

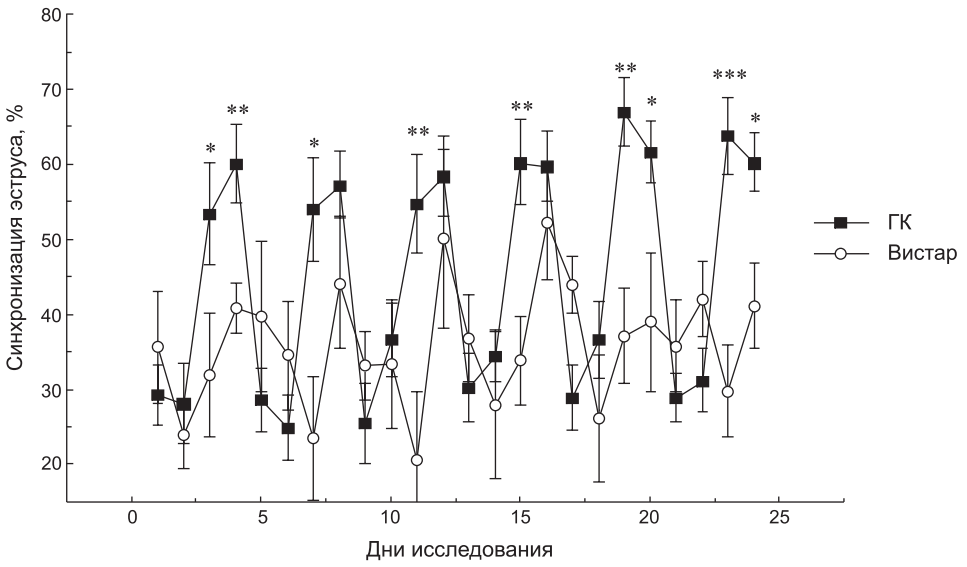


Рис. 1. Уровень синхронизации эструса (совпадения по дням исследования, %) у самок ГК и Вистар.

* $p < 0{,}05$, ** $p < 0{,}01$ – статистическая достоверность различий.

процент синхронизации фаз эструса по циклам колеблется на уровне 50–60 %, а у самок Вистар в основном на уровне 30–40 %.

Таким образом, у самок ГК при их групповом содержании в бóльшей степени, чем у самок Вистар, проявляется тенденция к синхронизации эструса и формированию «единого» группового эстрального цикла.

С помощью двухфакторного анализа было выявлено влияние генотипа на изменчивость содержания дофамина со значимой вероятностью (F [1,27] =5,95; $p < 0,02$) (см. рис. 2, а). Среднее значение содержания дофамина у крыс ГК по сравнению с Вистар достоверно ниже (0,83 ± 0,10 мкг/г у ГК и 1,12 ± 0,08 мкг/г у Вистар, t = 2,44, $p = 0,02$).

Было также показано влияние фактора генотипа (F [1,27] = 6,3; $p < 0,018$) и фактора эстральной цикличности (эструс-диэструс) (F [1,27] = 4,2; $p < 0,049$) на изменчивость уровня норадреналина в гипоталамусе крыс (см. рис. 2, а). Среднее значение уровня норадреналина у крыс ГК достоверно ниже, чем у Вистар (соответственно 1,45 ± 0,10 мкг/г у ГК и 1,83 ± 0,17 мкг/г у Вистар, t = 2,05, $p = 0,05$). Уровень тестостерона в крови обеих линий в стадии эструса существенно не различался, но в стадии диэструса концентрация тестостерона в плазме крови самок ГК была значительно выше, чем у линии Вистар ($p < 0,05$) (см. рис. 2, б).

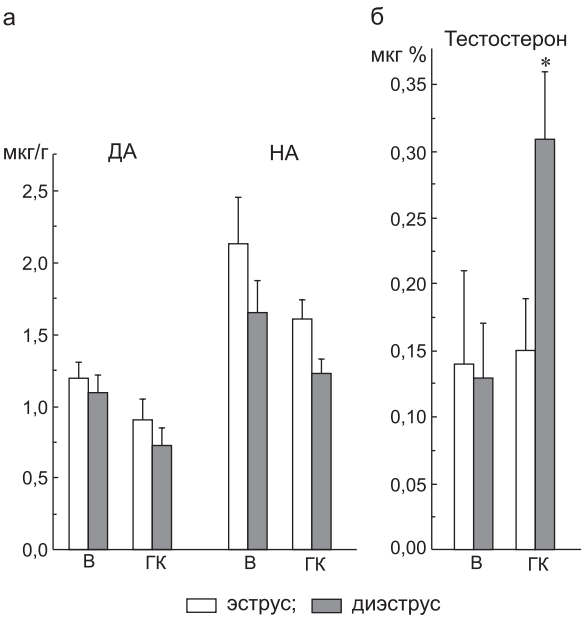


Рис. 2. Содержание дофамина и норадреналина (мкг/г) в гипоталамусе (а) и тестостерона в плазме крови (б) у самок крыс Вистар и ГК в эструсе и диэструсе.

* $p < 0,05$ – статистическая достоверность различий.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В процессе селекции у крыс линии ГК существенно снизилась масса тела, что отразилось в морфофизиологических циклических связях яичника и матки. Четко выраженная корреляция массы яичника самок ГК с весом тела (в эструсе), отсутствующая у самок Вистар, свидетельствует о значительных функциональных сдвигах в половой системе. Существенно меньшая масса яичника в стадии эструса у самок ГК по сравнению с самками Вистар указывает на снижение пролиферативных процессов и меньшую интенсивность фолликулогенеза (Клочков и др., 2011), что подтверждается и меньшей массой матки, четко реагирующей на уровень эстрогенов, секретируемых зрелыми фолликулами яичника (Панкова и др., 1985). Прослеживается определенное соответствие по морфологическим признакам между животной моделью ГК и ее прототипом. По наблюдениям Кречмера (Kretschmer, 1957), у шизотимиков преобладает астенический тип конституции. В этой связи заслуживает внимания тот факт, что у крыс линии ГК наблюдается меньший вес уже в 2-месячном возрасте и дальше эта разница прогрессирует по сравнению с крысами Вистар. Увеличенный процент самок с удлиненным эструсом в группе самок линии ГК может, по-видимому, свидетельствовать о более высоком уровне секреции эстрогенов у них. Этот факт косвенно подтверждается более высоким содержанием тестостерона в их крови в стадии диэструса по сравнению с самками Вистар. Высокая корреляция содержания эстрадиола с тестостероном в крови самок крыс была показана в наших предыдущих исследованиях (Клочков, Шульга, 1994). Но с другой стороны, меньший вес матки у самок ГК в диэструсе может свидетельствовать о более низкой чувствительности эстрогенореактивных структур матки на эстрогены.

Аналогичные взаимоотношения между активностью дофаминовой системы и содержанием эстрадиола в крови были показаны на фармакологических моделях. Инъецированный

эстрадиол ингибировал застывание и стереотипии у самок крыс, вызванные введением антагонистов дофаминовых рецепторов мозга (Gattaz *et al*., 1992). В литературе также подтвержден факт влияния эстрадиола в фазах эструса и диэструса у крыс на увеличение норадреналин-содержащих нейронов ствола мозга (Jennes *et al*.,1992).

Что касается явления синхронизации эстральной цикличности у крыс, то следует отметить работы, указывающие на сильную зависимость этого явления от ольфакторных факторов (McClintock, 1981, 2000). Вместе с тем привлечение метода Монте Карло и рандомизированных контрольных групп (Schank, 2001), а также перебор большого числа пар самок, в которых оба члена пары содержались раздельно (поодиночке) или в группах (5–7 особей) в отдельных клетках, привели к заключению, что «само предположение о наличии синхронизации полового цикла у самок животных с постоянным размножением представляется безосновательным и произвольным, ибо никакого биологического смысла в нем не усматривается» (Цит. по: Иванов и др., 2011. С. 43). Однако нельзя не обратить внимания на то, что в математических расчетах Шенка (Schank, 2001), использовавшего чисто механистический подход, и Иванова (Иванов и др., 2011), пользовавшегося простым перебором большого числа пар особей (++,+–, ––), полностью игнорировался факт 4-дневной эстральной цикличности, что привело к ложным заключениям. Приводимые нами данные свидетельствуют о средовых и генетических факторах, влияющих на процесс синхронизации. Крысы линии ГК обладают бульшей возбудимостью и подвижностью нейроэндокринных характеристик по сравнению с крысами Вистар. При длительном совместном содержании возникает тенденция формирования «общего эстрального цикла», особенно сильно выраженная у самок ГК.

В явлении синхронизации эстральной цикличности можно видеть пример «социального поведения» крыс. В этой связи уместно привести работы Д. Пфаффа и его коллег (Shelley *et al*., 2006; Pfaff *et al*., 2008), рассматривающих вообще половое поведение как прототип социального поведения и придающих большое значение его корреляции с общим возбуждением центральной нервной системы (ЦНС) (Generalized CNS arousal). По их представлениям, половое поведение, с одной стороны, зависит от лежащих в их основе механизмов общего возбуждения ЦНС, а с другой стороны, представляет собой прототип социального поведения. Те же самые гормоны и гены, определяющие половое поведение, вовлечены в процессы социального взаимодействия. Совершенно справедлива ремарка о том (Shelley *et al*., 2006), что половое поведение является квинтэссенцией социального поведения.

В этой связи синхронизация эстральной цикличности заслуживает специального изучения. Несомненно, что при синхронизации происходит активация нейроэндокринологических процессов, и сравнительное изучение их у линии ГК и Вистар может открыть новые данные в понимании как механизмов общего возбуждения ЦНС, так и «протосоциальных процессов» у этого модельного объекта.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 10-04-00616-а).

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Н.Н., Чепкасов И.Л., Алехина Т.А., Колпаков В.Г. Селекция крыс Вистар на предрасположенность к каталепсии // Генетика. 1983. Т. 19. № 12. С. 2014–2021.

Иванов Ю.Н., Клочков Д.В., Позняков М.А. Исследование синхронизации полового цикла у самок серой крысы (*Rattus norvegicus*) при совместном содержании // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 1. С. 35–44.

Клочков Д.В., Алехина Т.А., Прокудина О.И. Возрастные особенности эстральной цикличности и фолликулогенеза самок крыс линии ГК, селекционированных на проявление кататонической реактивности // Бюл. эксперим. биол. медицины. 2011. Т. 151. № 2. С. 182–185.

Клочков Д.В., Шульга В.А. Половые и кортикальные гормоны крыс, селекционированных по реакции эстрального цикла на постоянное освещение // Журн. эвол. биохим. и физиологии. 1994. Т. 30. № 3. С. 676–682.

Колпаков В.Г. Кататония у животных: генетика, нейрофизиология, нейрохимия. Новосибирск: Наука, 1990.

Колпаков В.Г., Куликов А.В., Алехина Т.А. и др. Кататония или депрессия? Линия ГК – генетическая животная модель психопатологии // Генетика. 2004. Т. 40. № 6. С. 1–7.

Панкова Т.П., Игонина Т.М., Салганик Р.И. Роль гистамина как посредника в действии эстрадиола на матку крыс: торможение гормоном индукции феромонов с помощью антагонистов гистамина // Проблемы эндокринологии. 1985. Т. 31. № 3. С. 73–78.

Шульга В.А., Барыкина Н.Н., Алехина Т.А., Колпаков В.Г. Некоторые физиологические характеристики генети-

ческой предрасположенности к каталепсии крыс в зависимости от стадии селекции // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 1996. Т. 82. № 10/11. С. 77–83.

Alekhina T.A., Gilinski M.A., Kolpakov V.G. Catecholamines level in the brain of rats with a genetic predisposition to catatonia // Biogenic Amines. 1994. V. 10. P. 443–449.

Cyr M., Calon F., Morissette M., Di Paolo Th. Estrogenic modulation of brain activity: implications for schizophrenia and Parkinsons disease // Psychiatry Neurosci. 2002. V. 27. No. 1. P. 12–27.

Fink G., Sumner B.E., McQueen J.K. *et al*. Sex steroid control of mood mental state and memory // Clin. Exp. Pharmacol. Physiol. 1998. V. 25. No. 10. P. 764–775.

Gattaz W.F., Behrens S., De Vry J., Hoffner H. Oestradiol hemmt dopamine-vermittelte verhaltenweisen bei ratten – ein Tiermodell zur untersuchung der geschlechtsspezifischen Unterschide bei der Schizophrenie (Estradiol inhibits dopamine mediates behavior in rats – an animal model of sex-specific differences in schizophrenia) // Fortschr. Neurol. Psychiatr. 1992. V. 60. No. 1. P. 8–16.

Jennes L., Jennes M.E., Purvis C., Nees M. C-fos expression in noradrenergic A2 neurones of the rat during the estrous cycle and after steroid hormone treatments // Brain Res. 1992. V. 586. No. 1. P. 171–175.

Kretschmer E. The multidimensional structure of schizophrenia in relation to therapy // Z. Pssychother. Med. Psychol. 1957. V. 7. No. 5. P. 183–191.

Leranth C., Roth E.N., Elsworth J.D. *et al*. Estrogen is essential for maintaining nigrostriatal dopamine neurons in primates: implications for Parkinson's disease and memory // J. Neurosci. 2000. V. 20. No. 23. P. 8604–8609.

Lima F.B., Szawka R.E., Anselmo-Franci J.A., Franci C.R. Pargiline effect on luteinizing hormone secretion throughout the rat estrous cycle: correlation with serotonin, catecholamines and nitric oxide in the medial preoptic area // Brain Res. 2007. V. 20. No. 1142. P. 37–45.

McClintock M.K. Social control of ovarian cycle and the function of estrous synchrony // Am. Zool. 1981. V. 21. P. 243–256.

McClintock M.K. Human pheromones: primers, releasers, or modulators? // Reproduction in Context / Eds K. Wallen, J.E. Schneider. Cambridge: The MIT Press, 2000. P. 355–420.

Morissette M., Di Paolo T. Sex and estrous cycle variations of rat striatal dopamine uptake sites // Neuroendocrinology. 1993. V. 58. No. 1. P. 16–25.

Pfaff D., Ribeiro A., Mattews J., Kow L.-M. Concepts and mechanisms of generalized central nervous system arousal // Ann. N.Y. Acad. Sci. 2008. No. 1129. P. 11–25.

Schank J.C. Do Norway rats (*Rattus norvegicus*) synchronize their estrous cycles? // Physiol. Behav. 2001. No. 72. P. 129–139.

Schlumpf M., Lichtensteiger W., Langemann H. *et al*. A fluometric microtechnique for simultaneous assay of 5-hidroxytriptamine, noradrenaline and dopamine in milligrams of brain tissue // Biochem. Pharmacol. 1974. V. 23. No. 6. P. 2337–2346.

Shelley D.N., Choleris E., Kavaliers M., Pfaff D. Mechanisms underlying sexual and affiliative behaviors of mice: relation to generalisized CNS arousal // Oxford Medicine Social Cognitive and Affective Neurosci. 2006. V. 1. Issue 3. P. 260–270.

SELECTION FOR CATATONIA: EFFECT ON THE SEXUAL FUNCTION AND ESTROUS CYCLE SYNCHRONIZATION

D.V. Klochkov, T.A. Alekhina

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: kloch@bionet.nsc.ru

Summary

Body, ovary, and uterus weights; estrous cycle; dopamine and norepinephrine levels in the hypothalamus; and testosterone levels in blood plasma have been recorded in 2–3-month old GC female rats selected for elevated catatonia response and compared with the outbred Wistar stock. The body weights of GC rats are lower, and the cyclic linkage between the ovaries and the uterus is disrupted, as apparent from a reduced diestrus ovary weight and a lower estrogen-dependent uterus weight increase in comparison to Wistar. A statistically significant synchronization of estrous cycles is observed in GC rats kept in standard cages, five to seven animals per cage. It includes a larger number of matches of individual estrus phases to form a group estrus phase of their 4–5-day long estrous cycle. Synchronized estrus phases include 50–60 % of GC rats, which is significantly more than in Wistar rats (30–40 %). With reduced dopamine and norepinephrine levels in hypothalami of GC rats, the levels of these monoamines are higher in the estrus and low in the diestrus. Testosterone levels in diestrus GC females are higher than in estrous or Wistar ones.

Key words: selection model of catatonia, microscopy, fluorescence, estrous cycle, synchronization, estrus, diestrus, catecholamines, testosterone, catatonia.

УДК 636.92,636.082.2

МЕЖПОРОДНАЯ И ВНУТРИПОРОДНАЯ РАЗНОТИПИЧНОСТЬ КРОЛИКОВ И ЕЕ РОЛЬ В СЕЛЕКЦИИ

© 2012 г. **Н.А. Балакирев[1], Р.М. Нигматуллин[2]**

[1] Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им. К.И. Скрябина, Москва, Россия, e-mail: sci@mgavm.ru; kaf_zverovod@mgavm.ru;
[2] Федеральное государственное бюджетное учреждение Казанский научный центр РАН, Казань, Россия, e-mail: marinasush@rambler.ru

Поступила в редакцию 9 марта 2012 г. Принята к публикации 2 апреля 2012 г.

У кроликов 8 наиболее распространенных пород изучена внутрипородная и межпородная изменчивость основных промеров и индексов телосложения. По величине индекса сбитости выделено три типа животных: лептосомный, мезосомный и эйрисомный. Установлено, что породы *белый великан*, *черно-бурая* и *серый великан* относятся по этой классификации к лептосомному типу; породы *венский голубой*, *серебристая* и *советская шиншилла* – к мезосомному; породы *калифорнийская* и *новозеландская белая* – к эйрисомному типу. Исследование показало, что преимущественно селекция ведется без учета характера телосложения и лишь в отдельных породах тип телосложения относится к основным признакам отбора. Из числа лептосомных пород наибольшим числом животных желательного типа отличается порода *белый великан* (78,0 % в целом, у молодых – 82,8 и взрослых – 76,7 %), среди мезосомных – порода *серебристая* (58,9 % в целом, у молодых – 61,5 и взрослых – 55,9 %). У эйрисомных пород особых различий не установлено. Доля животных желательного типа у *калифорнийской* породы составляет – 40,0 % (у молодых – 33,4 и взрослых – 46,1 %); у *новозеландской белой* – 41,4 % (у молодых – 40,8 и взрослых – 42,0 %).

Ключевые слова: кролик, порода, тип, экстерьер, телосложение, индекс, селекция.

Крупные биологи обычно публикуют свои итоговые работы, содержащие наиболее важные обобщения, в самом конце жизни. Этим, как правило, они резко отличаются от математиков и представителей других точных наук, публикующих свои наиболее важные работы чаще всего в первой половине своей научной деятельности. Это объясняется тем, что основные обобщения биолог может сделать только после того, как соберет, обдумает и сопоставит огромный материал и не из какой-нибудь узкой области, а из ряда биологических областей. Только после такой работы можно сделать важные обобщения.

А.А. Махотин, 1966.

ВВЕДЕНИЕ

В этимологическом словаре слово *порода* – производное от слова *род*. В зоотехническом определении *порода* – это достаточно многочисленная, целостная, качественно своеобразная группа домашних животных одного вида, имеющих общее происхождение, приспособленных к конкретным природным и хозяйственным условиям содержания, свойственных только их экстерьерно-конституциональным и продуктивным особенностям, которые стойко передаются потомству.

По определению Закона РФ о селекционных достижениях от 6 августа 1993 г. *порода* – это группа животных, которая независимо от охраноспособности обладает генетически обусловленными биологическими и морфологическими свойствами и признаками, причем некоторые из них специфичны для данной груп-

пы и отличают ее от других групп животных. Порода может быть представлена женской или мужской особью или племенным материалом. *Охраняемыми категориями породы* являются *тип* или *кросс линий.*

Предел изменчивости в породе ограничен *породным типом*. Породный тип – это те особенности животного, по которым можно безошибочно определить ее принадлежность к определенной породе.

Типологический подход в описании той или иной породы пришел из работ французского зоолога антиэволюциониста-креациониста, основателя палеонтологии и сравнительной анатомии Жоржа Кювье (1769–1832), создавшего теорию типов и понимавшего тип как план творения организмов (Cuvier, 1825; Кювье, 1937). Современные представления о биологической типологии как учения о разнообразии живых существ обобщены в работе сотрудников Зоологического музея МГУ «Архетип, стиль и ранг в биологической систематике» (Любарский, 1966).

Учение о типологии послужило основой для создания классификации типов сельскохозяйственных животных. Так, выпускник Московского университета, автор фундаментального труда «Происхождение домашних животных» Е.А. Богданов (1923) в предложенной им классификации типов как животных, так и человека выделял *сырой* и *сухой* тип. Основатель теории селекции животных в нашей стране, заслуженный зоотехник, член-корреспондент АН СССР, специалист по племенному разведению сельскохозяйственных животных, их экстерьеру и конституции П.Н. Кулешов (1937) выделял *грубый* и *нежный* типы.

Заслуженный зоотехник, академик ВАСХНИЛ, специалист по совершенствованию отечественных пород сельскохозяйственных животных Е.Ф. Лискун (1949) выделял типы: *дыхательный* и *пищеварительный*, *лептосомный* и *эйрисомный*.

Изменение типологии пушных зверей в ходе доместикации изучали многие исследователи. М.К. Павлов (1952, 1954) у серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) выделял два типа конституции – *нежный* и *крепкий*. Он считал, что звери крепкого типа конституции должны иметь сравнительно длинные конечности, удлиненный корпус и широкую грудь.

Ю.М. Докукин (1969) в результате глазомерной оценки соболей (*Martes zibellina*) выделил три типа конституции: *грубый*, *крепкий* и *нежный*. По этому же образцу В.Ш. Арутюнян (1981) в телосложении нутрий (*Myocastor coypus*) также выделял три конституциональных типа: *грубый*, *крепкий* и *нежный.*

Н.М. Цепков (1969) предложил ввести при описании американских норок (*Mustela vison*) два четко видимых крайних конституциональных типа – *эйрисомный* и *лептосомный* и один промежуточный – *мезосомный*.

Н.Н. Шумилина (2007), исследуя доместикационные преобразования конституциональных особенностей серебристо-черных лисиц в ходе их разведения на специализированных звероферм, показала, что в промышленных популяциях лисиц постоянно нарастает доля животных, которые по принятой классификации относятся к особям с *нежной* конституцией телосложения. Такие лисицы, достигшие половозрелого взрослого возраста, по своему профилю индексов телосложения соответствуют молодым неполовозрелым лисятам 2–4-месячного возраста (эффект неотении). На основании типологического подхода можно даже составить прогноз настрига шерсти у овец (Сушенцова, 2010).

Разведение большого числа пород кроликов с недостаточно изученными биологическими и хозяйственно полезными качествами также не дает возможности разработать научно обоснованные методы их селекции без учета их типологии. Комплекс изученных признаков, свойственных различным породам кроликов, позволяет дифференцировать их на три основных типа: *лептосомный* (узкотелый), *эйрисомный* (широкотелый) и *мезосомный* (промежуточный) (Нигматуллин, 1970, 2002; Мирошниченко, 1977). Использование разнотипичности пород кроликов в составлении прогноза селекционных результатов иллюстрирует данная работа, проведенная на кролиководческом комплексе «Рощинский» в Тюменской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследование были взяты взрослые кролики (n = 1772) и молодняк (n = 2068) 8 наиболее распространенных пород. Было проведено 19 промеров, на основании которых вычислены

индексы телосложения и построены экстерьерные профили. Для установления межпородной разнотипичности всех подопытных животных по индексу сбитости разделили на 3 группы: в первую группу вошли кролики с индексом сбитости 80,0 % и менее (лептосомный тип), во вторую – с индексом сбитости 85,0 % и более (эйрисомный тип) и в третью – с индексом сбитости 80,1–84,9 % (мезосомный тип). При среднем значении индекса сбитости у кроликов породы *белый великан* 77,4 ± 0,2 %, *черно-бурый* – 80,0 ± 0,3, *серый великан* – 79,6 ± 0,2 % их отнесли к первой группе; кроликов пород *венский голубой* (81,9 ± 0,2 %), *серебристый* (82,9 ± 0,4 %), *советская шиншилла* (82,6 ± 0,4 %) – ко второй группе; кроликов пород *калифорнийский* (84,9 ± 0,7 %) и *новозеландский белый* (84,1 ± 0,3 %) – к третьей группе. Для изучения внутрипородной разнотипичности аналогичную группировку провели в каждой из оцениваемых пород. Исследование проведено с учетом пола и возраста.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что проведение отбора только по экстерьерным особенностям без учета характера телосложения кроликов не позволяет получить однотипных животных даже в пределах выделенных групп. Так, среди пород лептосомного типа нежелательный характер телосложения имели 36,2 % животных, мезосомного типа – 48,4 % и наибольшее число нетипичных животных в третьей группе – 59,5 % (рис. 1).

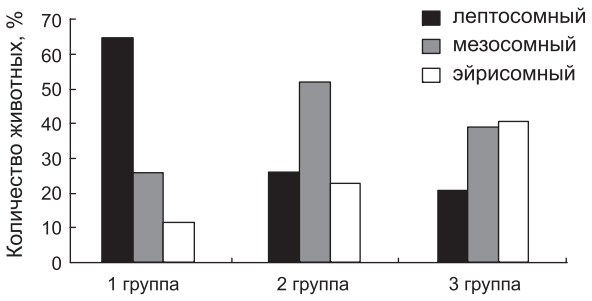


Рис. 1. Межпородная разнотипичность кроликов.

Изучение межпородной изменчивости у взрослых кроликов и ремонтного молодняка показало, что не во всех группах отбор по экстерьеру дал одинаковые результаты. Так, в первой группе отбор молодых кроликов имел более высокую эффективность, нетипичных животных оказалось только 33,8 %, а среди взрослых – 38,2 % или больше на 4,4 % (рис. 2).

Среди молодых кроликов второй группы оказалось больше животных нежелательного лептосомного типа (27,9 % против 19,5 %), а среди взрослых кроликов той же группы – эйрисомного (28,6 % против 22,5 %). В третьей группе среди молодых животных преимущество имели животные не эйрисомного, а мезосомного типа при общем количестве нежелательных особей 59,5 %, у взрослых кроликов третьей группы количество

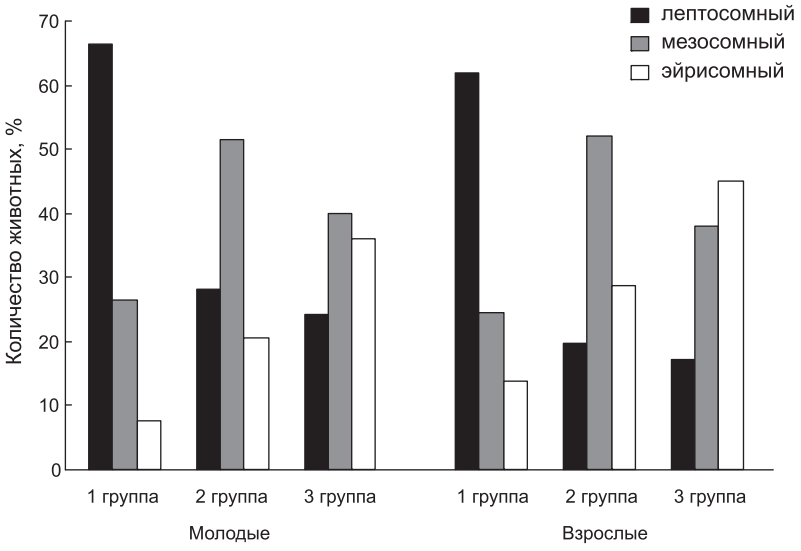


Рис. 2. Межпородная возрастная разнотипичность кроликов.

особей эйрисомного типа было больше, чем в отдельности лептосомного и мезосомного.

Анализ межпородной разнотипичности с учетом пола кроликов показал, что этот признак в меньшей степени коррелирует с изучаемым признаком (рис. 3). Так, в первой группе при равной доле животных лептосомного типа среди самок было больше, чем среди самцов, животных мезосомного типа, а среди самцов – эйрисомного.

Во второй группе аналогичная тенденция проявилась у пород *венский голубой* и *серебристый*, у породы *советская шиншилла*, наоборот, более разнотипными были молодые животные. В третьей группе большей разнотипичностью характеризовались молодые кролики породы *калифорнийская* и взрослые кролики породы *новозеландская белая*.

Во второй группе большей однородностью отличались самцы, среди которых был выше удельный вес лептосомных животных, при этом в группе крольчих было больше животных лептосомного типа, а в группе самцов – эйрисомных. Значительные половые различия прослеживаются в третьей группе. Если среди самцов преобладали животные желательного эйрисомного типа, среди самок этой группы преобладали животные мезосомного типа.

Группировка кроликов с учетом пола и возраста (рис. 4) показала, что взрослые самки в сравнении с молодыми имели меньшую разнотипичность во всех трех группах. Наибольшие различия прослеживались по третьей группе, где у молодых самок вместо эйрисомного типа преобладал мезосомный.

Изучение внутрипородной изменчивости показало, что из трех пород кроликов лептосомного типа более однотипными были кролики породы *белый великан*, среди пород мезосомного типа – кролики породы *серебристый*, среди пород эйрисомного типа различия оказались незначительными (рис. 5).

Анализ разнотипичности пород с учетом возраста показал, что в первой группе пород большей однородностью отличались молодые животные (табл. 1), при этом значительная разница прослеживалась по породе *серый великан*.

Анализ типичности кроликов по полу показал, что при отборе крольчих основного стада по отдельным породам наблюдается низкая его эффективность. Так, если в целом кролики породы *черно-бурый* имели 53,0 % животных желательного типа (табл. 2), среди крольчих таких животных было только 46,1–47,2 %.

Взрослые самцы отличались большей разнотипичностью в сравнении с молодыми, исключение составляла только третья группа, в которой доля молодых самцов эйрисомного типа была ниже, чем у взрослых. При этом значительных возрастных различий не прослеживается. В двух других породах лептосомного типа отбор сопровождался большей эффективностью, поэтому в целом среди крольчих живот-

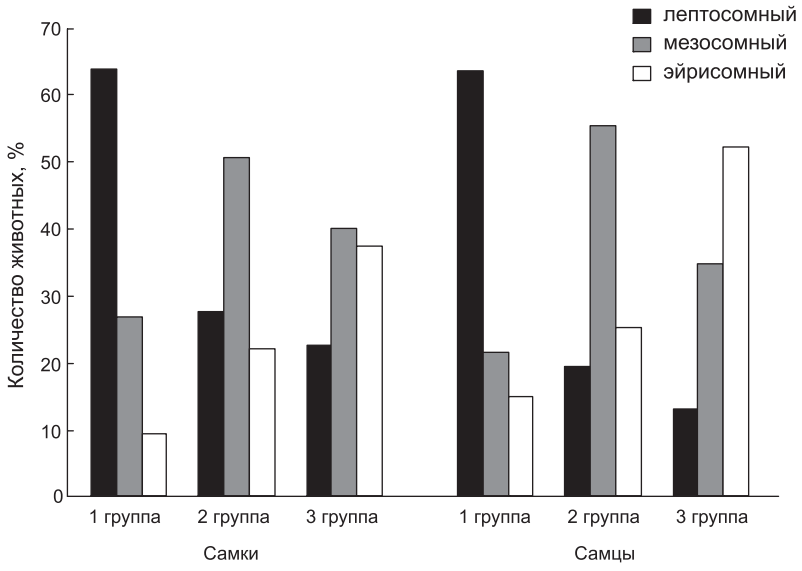


Рис. 3. Межпородная разнотипичность самок и самцов.

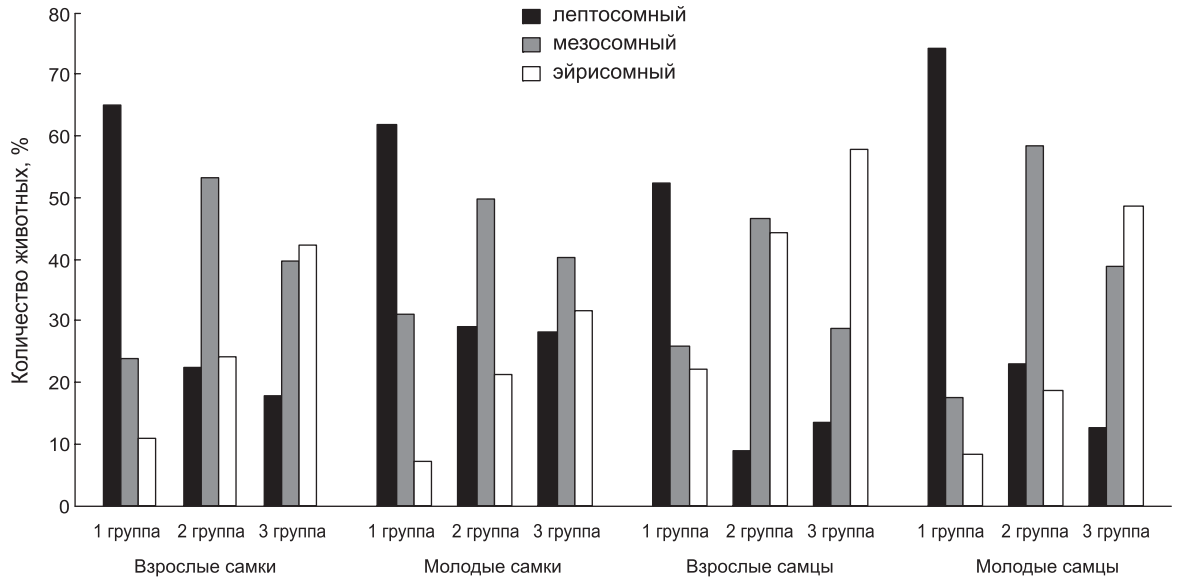


Рис. 4. Межпородная разнотипичность самок и самцов в зависимости от возраста.

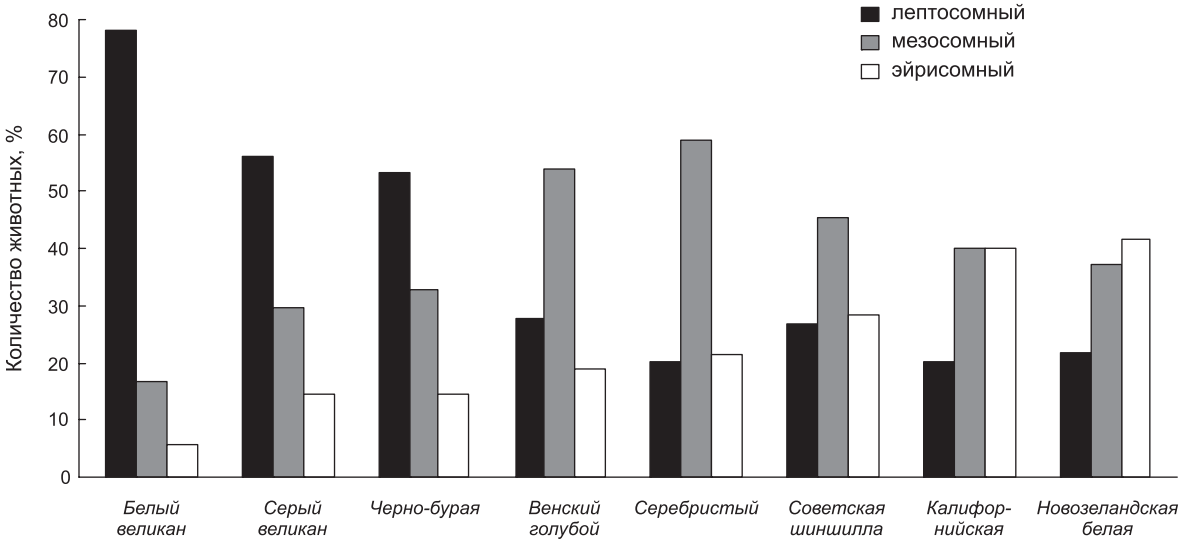


Рис. 5. Внутрипородная разнотипичность кроликов.

ных желательного типа было 63,8 %, но среди молодых животных их было только 61,9 %.

Среди пород мезосомного типа к отбору крольчих с учетом желательного типа подходили менее строго. Если в целом по группе животных желательного типа было 51,6 %, то среди крольчих – только 50,6 %. Снижение количества типичных для породы животных прослеживается по всем трем породам мезосомного типа.

Общих межвозрастных различий в этой группе не прослеживается. Если в породе *венский голубой* среди молодых крольчих было больше типичных животных, то среди пород *серебристый* и *советская шиншилла*, наоборот, меньше.

Аналогичная закономерность наблюдается и по группе пород эйрисомного типа. Количество типичных крольчих было ниже, чем в среднем по группе, а среди молодых животных было меньше, чем среди взрослых.

В группе лептосомных пород количество самцов желательного типа примерно совпадало со средними данными (63,6 и 63,7 %). Однако в

Таблица 1

Внутрипородная возрастная разнотипичность кроликов

Порода	Взрослые				Молодые			
	Кол-во животных	Тип			Кол-во животных	Тип		
		лепто-сомный	мезо-сомный	эйри-сомный		лепто-сомный	мезо-сомный	эйри-сомный
Белый великан	326	76,7	17,5	5,8	93	82,8	12,9	4,3
Серый великан	188	42,6	34,6	22,9	292	64,7	26,4	8,9
Черно-бурая	117	51,3	27,4	21,4	98	55,1	38,8	6,1
Венский голубой	105	21,9	50,5	27,6	328	29,3	54,6	16,2
Серебристый	68	14,7	55,9	29,4	78	24,4	61,5	14,1
Советская шиншилла	37	21,6	48,6	29,7	268	27,2	44,8	28,0
Калифорнийская	636	16,0	37,9	46,1	595	24,5	42,0	33,4
Новозеландская белая	295	19,7	38,3	42,0	316	23,4	35,8	40,8

Таблица 2

Разнотипичность крольчих при анализе пород и возраста

Порода	Взрослые				Молодые			
	Кол-во животных	Тип			Кол-во животных	Тип		
		лепто-сомный	мезо-сомный	эйри-сомный		лепто-сомный	мезо-сомный	эйри-сомный
Белый великан	273	76,6	17,2	6,2	56	78,6	17,9	3,6
Серый великан	110	51,8	34,5	13,6	184	62,5	28,8	8,7
Черно-бурая	89	46,1	31,5	22,5	72	47,2	47,2	5,6
Венский голубой	89	25,8	51,7	22,5	250	30,0	55,6	14,4
Серебристый	50	16,0	58,0	26,0	58	29,3	51,7	19,0
Советская шиншилла	26	23,1	50,0	26,9	236	28,0	43,2	28,8
Калифорнийская	528	16,9	40,2	43,0	454	28,2	41,2	30,6
Новозеландская белая	256	19,9	39,1	41,0	475	23,8	38,7	37,5

сравнении пород эта закономерность не имеет четкого выражения (табл. 3).

Так, среди взрослых самцов породы *серый великан* животных желательного типа было только 29,5 % или в 2,3 раза меньше, чем среди молодых. По остальным двум породам этой группы наблюдается повышение удельного веса молодых самцов желательного типа в сравнении с полновозрастными.

В группах пород мезосомного и эйрисомного типа отбор по самцам имел более высокую эффективность, чем по самкам. Как среди взрослых, так и среди молодых кроликов этих пород больший удельный вес составляли животные желательного типа.

Следовательно, совершенствование отбора кроликов по основным селекционным признакам должно идти в направлении такой их типизации, когда преимущество при отборе отдается животным желательного лептосомного, мезосомного или эйрисомного типа.

Изучение наследования типов конституции на кроликах *черно-бурой* породы показало, что при гомогенном подборе родителей особей лептосомного типа рождалось 53,4 %, мезосомного – 63,1 % и эйрисомного 45,2 %. Появление среди потомства животных всех трех типов конституции при различных вариантах подбора родительских пар свидетельствует о сложной генетической природе их конституциональных особенностей.

Таблица 3

Внутрипородная возрастная разнотипичность самцов

Порода	Взрослые				Молодые			
	Кол-во животных	Тип			Кол-во животных	Тип		
		лепто-сомный	мезо-сомный	эйри-сомный		лепто-сомный	мезо-сомный	эйри-сомный
Белый великан	53	77,4	18,9	3,8	37	89,2	5,4	5,4
Серый великан	78	29,5	34,6	35,9	108	68,5	22,2	9,3
Черно-бурая	28	67,9	14,3	17,9	26	76,9	15,4	7,7
Венский голубой	16	–	43,8	56,3	78	26,9	51,3	21,8
Серебристый	18	11,1	50,0	38,9	20	10,0	90,0	–
Советская шиншилла	11	18,2	45,5	36,4	32	21,9	56,3	21,9
Калифорнийская	108	12,0	26,9	61,1	141	12,8	44,7	42,6
Новозеландская белая	39	17,9	33,3	48,7	97	12,4	29,9	57,7

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Породы кроликов неоднородны ввиду наличия в каждой из них различных конституциональных типов. Разнотипичность – ценная биологическая особенность, имеющая значительные перспективы для совершенствования животных и увеличения их продуктивности. Наличие в каждой породе, стаде кроликов различных типов конституции дает возможность вести целенаправленную племенную работу по совершенствованию животных. Важно не только отбирать кроликов желательного конституционального типа, но и в результате направленной селекционной работы, создания определенных средовых условий (кормления и содержания) создавать животных желательного типа конституции. В каждой породе кроликов при сохранении разнообразия животных, необходимого для дальнейшего прогресса, их следует типизировать (Балакирев и др., 2010).

ЛИТЕРАТУРА

Арутюнян В.Ш. Конституциональные типы стандартных нутрий: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. п. Родники, Московской обл., 1981. 22 с.

Балакирев Н.А., Нигматуллин Р.М., Тинаев Н.И. Породы кроликов. М.: МГАВМиБ, 2010. 140 с.

Богданов Е.А. Типы телосложения сельскохозяйственных животных и человека и их значение. М.: Сельхозиздат, 1923. 311 с.

Докукин Ю.М. Размножение клеточных соболей разных типов конституции // Кролиководство и звероводство. 1969. № 6. С. 11–12.

Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара: Пер. с фр. Д.Е. Жуковского. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.

Кулешов П.Н. Выбор по экстерьеру лошадей, скота, овец и свиней. М.: Сельхозиздат, 1937. 402 с.

Лискун Е.Ф. Экстерьер сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозиздат, 1949. 382 с.

Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М., 1996. 162 с.

Махотин А.А. Основоположник эволюционной морфологии (К 100-летию со дня рождения академика А.Н. Северцова) // Общ. биология. 1966. Т. 27. № 5. С. 513–521.

Мирошниченко И.М. Конституциональные типы кроликов // Кролиководство и звероводство. 1977. № 6. С. 17–19.

Нигматуллин Р.М. Экстерьерно-конституциональные особенности кроликов разных пород // Матер. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения В.И. Ленина. Казань, 1970. С. 279–280.

Нигматуллин Р.М. Типы конституции кроликов и их связь с продуктивностью // Матер. Всерос. науч.-произв. конф. по актуальным проблемам ветеринарии и зоотехнии (часть 2). Казань, 2002. С. 323–326.

Павлов М.К. Опыт определения типов конституции серебристо-черных лисиц // Кролиководство и звероводство. 1952. № 4. С. 61.

Павлов М.К. Формирование типов конституции серебристо-черных лисиц // Тр. Московского пушно-мехового ин-та. 1954. Т. 5. С. 35–36.

Сушенцова М.А. Тип телосложения и прогноз шерстной продуктивности у овец // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 3. С. 478–488.

Цепков Н.М. Конституциональные типы норок: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. М., 1969. 21 с.

Шумилина Н.Н. Доместикационные преобразования конституциональных особенностей серебристо-чер-

ных лисиц (*Vulpes vulpes*) в ходе их промышленного разведения // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 109–114.

Cuvier B.G. Rechearches sur les ossemens fossiles de quadrupeds oŭ l'on rétablit les caractéres de plusieurs animaux don't les revolutions du globe. Paris, 1825. V. 4.

INTERBREED AND INTRABREED VARIABILITY IN RABBITS AND ITS ROLE IN BREEDING

N.A. Balakirev[1], R.M. Nigmatullin[2]

[1] Skryabin State Academy of Veterinary Medicine and Biotecnology, Moscow, Russia,
e-mail: sci@mgavm.ru, kaf_zverovod@mgavm.ru;
[2] Kazan Research Center, Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia,
e-mail: marinasush@rambler.ru

Summary

Interbreed and intrabreed variability in basic measurements and body indices was studied in rabbits of the eight most widespread breeds. Three blockiness types were recognized: narrow-bodied, intermediate, and wide-bodied. The White Giant, Black Brown, and Gray Giant breeds belonged to the narrow-bodied type; Viennese Blue, Silvery, and Soviet Chinchilla, to intermediate; and Californian and New Zealand White, to wide. Breeding is conducted mainly with no regard to body type. Only in few breeds body type is among major selection criteria. Among the narrow-bodied breeds, the greatest number of animals of the desired type was found in White Giants (78,0 % in total, 82,8 in the young, and 76,7 % in adults) and among the intermediate-type breeds, in Silvery rabbits (58,9, 61,5, and 55,9 %, respectively). No significant differences were found in wide-bodied breeds. The proportions of the desired type in the Californian breed were 40,0 in total, 33,4 in the young, and 55,9 % in adults and in the New Zealand White, 41,4, 40,8, and 42,0 %.

Key words: rabbit, breed, body type, exterior, breeding.

УДК 636.082.2:636.2.034:636.237.21

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ В МОЛОЧНОМ СКОТОВОДСТВЕ*

© 2012 г. **С.В. Титова**

ГНУ Марийский НИИСХ Россельхозакадемии, пос. Руэм, Россия,
e-mail: via@mari-el.ru

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 22 октября 2012 г.

Изучены биологические и селекционные параметры популяции черно-пестрого скота. Использована генетико-математическая модель, позволяющая выявить оптимальное соотношение переменных и постоянных факторов, при оптимизации программы селекции. Проанализировано влияние переменных факторов (количество отцов ремонтных бычков; доля коров активной части популяции, осеменяемых спермой проверяемых быков; количество эффективных дочерей; банк долговременного хранения спермы на каждого проверяемого быка) на генетический прогресс.

Ключевые слова: молочное скотоводство, черно-пестрая порода, программа селекции, оптимизация.

Вопросы повышения эффективности племенной работы, увеличения продуктивных качеств животных, роста производства продуктов животноводства настоятельно требуют создания и отработки наиболее эффективной современной системы селекционно-племенной работы. Главенствующую роль при этом играют составление и внедрение в практику научно обоснованных долгосрочных программ селекции на основе использования современных достижений зоотехнической практики, биологической науки, популяционной генетики и вычислительной техники, предусматривающих оптимизацию селекционного процесса.

Анализ методик планирования селекционного процесса и возможности их использования с учетом современных условий показал, что применительно к крупным популяциям молочного скота в России достаточно отработанной и научно обоснованной является методика, разработанная Н.З. Басовским и В.М. Кузнецовым (1977, 1982). Ключевым элементом ее является имитационная модель, которая в зависимости от изменения четырех параметров (число отцов быков, доля активной части популяции для осеменения проверяемыми по качеству потомства быками, число эффективных дочерей для проверки одного быка, банк спермы в расчете на одного проверяемого быка) позволяет проводить оценку показателей варианта программы селекции, а также его генетическую (ежегодный генетический прогресс по надою) и экономическую (чистый доход в расчете на одну корову в год) эффективность (Немцов, 2002). Данная методика была применена в условиях Республики Марий Эл при оптимизации программы селекции животных черно-пестрой породы.

При планировании программы селекции применялись константные параметры биологических факторов, характеризующих фенотипическую и генетическую структуру популяции. Для их оценки использовались генетико-статистические методы. В модельных расчетах допускалось, что селекция направлена главным образом на совершенствование животных по удою. Поэтому основным селекционируемым признаком взят удой. Для других хозяйственно полезных признаков в процессе функционирования программы селекции устанавливали нижние границы.

В основу оценки эффективности программы селекции положен расчет ожидаемого генети-

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

ческого прогресса по молочной продуктивности, определяемого по формуле:

$$\Delta G = \frac{J_{ОБ} + J_{МБ} + J_{ОК} + J_{МК}}{L_{ОБ} + L_{МБ} + L_{ОК} + L_{МК}},$$

где ΔG – ожидаемый генетический прогресс за год; J – генетическое превосходство различных категорий племенных животных; L – генерационный интервал между поколениями соответствующих категорий животных.

Для оценки эффективности возможных вариантов селекции была использована генетико-математическая модель, объединяющая в единое целое биологические и селекционные параметры популяции. Данная модель позволяет использовать различные сочетания между переменными и постоянными факторами, характеризующими данную популяцию, и выявить оптимальную комбинацию этих факторов. Значения основных биологических и селекционных параметров популяции черно-пестрого скота приведены в табл. 1.

Расчет генерационного интервала для различных категорий племенных животных проводили при следующих условиях: продолжительность контрольного осеменения коров спермой проверяемых быков – 4 месяца начиная с 15-месячного возраста бычков; сперму производителей, отобранных по качеству потомства, используют с 12 месяцев; оценка быков-производителей по качеству потомства проводится по законченной первой лактации (табл. 2).

Для оптимизации программы селекции переменным факторам задавались следующие значения: 1) количество отцов ремонтных бычков – 4, 6, 8, 10 голов; 2) доля коров активной части популяции (12000 голов), осеменяемых спермой проверяемых быков – 0,1, 0,2, 0,3, 0,4, 0,5, 0,6;

Таблица 1

Постоянные биологические и селекционные параметры

Факторы	Значения
Средний удой коров за первую лактацию, кг	4100
Фенотипическое стандартное отклонение по удою, кг	650
Коэффициент наследуемости удоя за первую лактацию	0,35
Коэффициент наследуемости по трем лактациям	0,40
Коэффициент повторяемости удоя	0,40
Размер всей популяции коров, гол.	24000
Количество коров активной части популяции, гол.	12000
Количество потенциальных матерей быков, гол.	400
Количество отобранных коров-матерей для получения одного ремонтного бычка, гол.	3
Количество лактаций, по которым отбирается потенциальная мать будущего быка	3
Количество спермодоз, необходимых для плодотворного осеменения одной коровы	3,6
Количество стельных коров, необходимых для получения одной эффективной дочери, гол.	4
Инбредная депрессия по удою на % коэффициента инбридинга	1
Доля первотелок в популяции	0,25
Средний возраст первого отела коров, мес.	30
Средний возраст третьего отела коров, мес.	55
Межотельный период, мес.	12
Доля быков, выбракованных по энергии роста	0,10
Доля быков, выбракованных по воспроизводительной способности	0,13
Доля отбора матерей коров по молочной продуктивности	0,80
Живая масса бычков в 12 мес., ц	3,5
Живая масса взрослых быков, ц	9,0

Таблица 2

Период оценки, отбора и использования быков-производителей

Периоды	Возраст быков, мес.
Проверка быков по собственной продуктивности	1–12
Селекция бычков по скорости роста	12–13
Оценка молодых бычков по спермопродукции	13–15
Контрольное осеменение коров спермой проверяемых быков	15–19
Рождение дочерей проверяемых быков	24–28
Контроль молочной продуктивности дочерей проверяемых быков по первой лактации	61–68
Оценка и отбор быков по качеству потомства	69
Осеменение коров популяции спермой отобранных быков	69–81
Рождение потомства от быков, оцененных по качеству потомства	78–90
Генерационный интервал отцов ремонтных бычков, лет	7,0
Генерационный интервал отобранных по качеству потомства быков, лет	7,0
Генерационный интервал молодых бычков, лет	2,2
Генерационный интервал матерей ремонтных бычков, лет	7,2
Генерационный интервал матерей ремонтных телок, лет	5,2
Период использования спермы отобранных быков для осеменения коров популяции, мес.	12

3) количество эффективных дочерей, необходимых для оценки быков по качеству потомства – 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 110, 120 голов; 4) банк долговременного хранения спермы на каждого проверяемого быка – 10, 20, 30, 40, 50, 60 тыс. доз. Каждая комбинация этих факторов приводила к соответствующему изменению расчетных показателей в модели программы селекции и представляла собой отдельный ее вариант с соответствующей оценкой ожидаемого генетического прогресса.

Анализ полученных вариантов программы селекции позволил изучить влияние отдельных переменных факторов на генетический прогресс и выбрать оптимальный вариант селекции с учетом сложившихся производственно-зоотехнических условий конкретной популяции.

Было установлено, что интенсивное использование отцов быков и проверяемых бычков оказывает положительное влияние на генетический прогресс популяции (табл. 3).

Например, если для получения ремонтных бычков отбирается 4 быка-производителя и создается банк спермы размером 10 тыс. спермодоз на каждого проверяемого быка, то

Таблица 3

Зависимость генетического прогресса популяции
от числа отцов быков и банка спермы на каждого проверяемого производителя

Количество отцов-быков	Число спермодоз на каждого проверяемого быка					
	10000	20000	30000	40000	50000	60000
4	1,23	1,32	1,37	1,41	1,42	1,45
6	1,10	1,23	1,25	1,29	1,32	1,43
8	1,11	1,20	1,24	1,28	1,29	1,33
10	1,07	1,15	1,19	1,23	1,24	1,28

ожидаемый генетический прогресс составит 1,23 %, или 50,3 кг молока в год. Увеличение числа отцов быков до 10 голов снижает генетический прогресс в популяции до 1,07 %, или на 7,1 кг молока в год.

С увеличением числа спермодоз, заготавливаемых на длительное хранение от проверяемых быков, генетический прогресс в популяции растет и достигает максимума (1,45 %, или 59,6 кг молока) при 60 тыс. спермодоз и использовании в качестве отцов быков 4 производителей. Минимальный генетический прогресс (1,07 %, или 43,1 кг молока) проявляется при использовании в качестве отцов быков 10 производителей и банка спермы на каждого проверяемого быка в 10 тыс. спермодоз.

Таким образом, увеличение числа отцов-быков независимо от уровня банка спермы снижает темп генетического прогресса, выраженного в процентах от средней продуктивности популяции.

Точность оценки племенной ценности производителя зависит от размера потомственной группы и наследуемости признака, по которому проводится селекция. Однако вопрос о количестве дочерей, необходимом для достоверной оценки производителя, является спорным. С этой целью был проведен анализ различных вариантов программы селекции, в которых переменными факторами были: количество эффективных дочерей и доля активной части популяции, осеменяемой спермой проверяемых быков, при постоянном количестве отцов быков (4 быка-производителя) и банке спермы на каждого проверяемого быка 20 тыс. доз (табл. 4).

Если принять количество коров, осеменяемых спермой молодых быков, постоянным, то увеличение количества дочерей ведет к уменьшению проверяемых производителей. Следовательно, с увеличением точности оценки племенной ценности производителя снижается возможность интенсивной селекции среди проверяемых быков, что в свою очередь снижает генетическое превосходство отобранных по качеству потомства быков. И, наоборот, уменьшение числа эффективных дочерей повышает интенсивность селекции быков, но снижает точность оценки их племенной ценности, что также приводит к снижению генетического прогресса популяции. Поэтому необходимо искать оптимальное число эффективных дочерей, которое способствует получению максимального эффекта селекции. В изучаемых сочетаниях переменных и постоянных факторов наибольший генетический прогресс популяции (1,46 % или 59,77 кг молока в год на корову) получен при наличии 20 эффективных дочерей и 50 % доли активной части популяции, осеменяемой спермой проверяемых быков.

Эффект, вызываемый изменением размера популяции, осеменяемой спермой молодых быков при различном уровне спермодоз, накапливаемых от каждого проверяемого быка, представлен в табл. 5.

Как видно, с увеличением банка спермы оптимальная доля популяции, осеменяемой спермой молодых быков, уменьшается. Так,

Таблица 4

Зависимость генетического прогресса популяции от количества эффективных дочерей

Доля коров активной части популяции, осеменяемой спермой проверяемых быков, %	Количество эффективных дочерей, гол.					
	20	40	60	80	100	120
10	46,80	36,77	32,10	28,87	23,34	22,98
20	50,95	45,24	40,63	35,95	29,92	26,03
30	52,82	48,16	44,77	41,76	38,82	35,68
40	56,98	50,87	48,11	45,81	43,73	41,74
50	**59,77**	51,96	49,47	47,45	45,66	44,01
60	57,87	52,82	50,47	48,63	47,03	45,57

Таблица 5

Влияние размера популяции, осеменяемой спермой молодых быков,
и банка спермы на каждого проверяемого быка на генетический прогресс популяции, кг

Доля коров активной части популяции, осеменяемой спермой проверяемых быков, %	Число спермодоз на каждого проверяемого быка					
	10000	20000	30000	40000	50000	60000
10	35,52	41,49	44,47	44,47	46,56	47,92
20	43,45	47,23	49,66	51,48	51,48	52,99
30	46,56	49,41	51,70	**54,46**	**54,46**	**55,15**
40	49,62	**53,53**	**53,84**	54,37	54,37	54,66
50	**52,78**	53,20	53,58	53,69	53,69	54,00
60	43,63	46,97	48,33	50,21	50,21	53,34

при 10 тыс. доз семени она составляет 0,5; при 20–30 тыс. – 0,4; при 40–60 тыс. – 0,3. Это объясняется снижением интенсивности отбора быков вследствие уменьшения числа проверяемых производителей.

Была выявлена корреляция между вариантами программы селекции, рассчитанной на небольшой банк спермы от проверяемых быков, и размером популяции, осеменяемой спермой молодых быков. Так, при получении от каждого проверяемого быка 10 тыс. спермодоз в размере популяции, осеменяемой спермой молодых быков 10 %, ожидаемый генетический прогресс составляет 35,52 кг молока, а при 60 % – 43,63 кг молока. В то же время при накоплении банка спермы в 50 тыс. доз эти показатели составляют соответственно 46,56 и 50,21 кг. То есть в первом случае разница составит 8,11, во втором – 3,65 кг молока. В целом можно отметить, что при отборе в качестве отцов ремонтных бычков 4 производителей изменение размера популяции коров, осеменяемой спермой молодых бычков, в пределах 30–60 % незначительно влияет на ожидаемый генетический прогресс популяции. Особенно это проявляется при накоплении банка спермы от каждого проверяемого быка в 40–60 тыс. доз. При наличии 30 эффективных дочерей на каждого проверяемого быка и отборе в качестве отцов ремонтных бычков 4 производителей размер популяции коров, осеменяемых спермой молодых бычков, может быть в пределах 30–40 %, поскольку в этих вариантах самый высокий генетический прогресс на корову в год 53,53–54,46 кг молока, или 1,31–1,33 %.

Эффективность программы селекции зависит от генетического превосходства четырех категорий племенных животных: отцов и матерей ремонтных бычков, отцов и матерей ремонтных телок. Каждая категория племенных животных имеет неодинаковый вклад в общее генетическое улучшение популяции вследствие различий в точности оценки племенной ценности, интенсивности селекции и использования. В табл. 6 показан вклад каждой категории племенных животных в общее генетическое улучшение популяции черно-пестрого скота в зависимости от размера создаваемого банка спермы на одного проверяемого быка.

В зависимости от варианта программы селекции для черно-пестрого скота вклад отцов будущих быков в общий генетический прогресс составляет 35,10–59,45 %, матерей будущих быков – 0,78–36,56 %, отцов ремонтных телок – 13,25–42,43 % и матерей ремонтных телок – 3,75–5,61 %.

Как показывают данные, вклад отцов быков в общий генетический прогресс возрастает с увеличением доли популяции, осеменяемой спермой молодых быков. Такая закономерность характерна для всех указанных уровней спермодоз, получаемых от каждого проверяемого быка. Это можно объяснить снижением вклада в общий генетический прогресс отцов коров вследствие более интенсивного использования

Таблица 6

Вклад различных категорий племенных животных
в общий генетический прогресс популяции

Доля коров, осеменяемых спермой молодых быков		Общий генетический прогресс за год, кг молока	Вклад в общий генетический прогресс, %			
			отцов		матерей	
% от активной части	голов		быков	коров	быков	коров
Банк спермы на проверяемого быка 10 тыс. доз						
10	1200	40,83	44,58	13,25	36,56	5,61
20	2400	47,17	47,79	23,14	24,22	4,86
30	3600	49,97	50,19	27,41	17,82	4,59
40	4800	53,07	53,30	29,96	12,42	4,32
50	6000	56,34	55,77	32,97	7,20	4,07
60	7200	54,52	59,45	35,48	0,87	4,20
Банк спермы на проверяемого быка 30 тыс. доз						
10	1200	49,78	36,57	28,84	29,99	4,60
20	2400	53,38	42,23	32,08	21,40	4,54
30	3600	55,11	45,51	34,18	16,16	4,36
40	4800	58,29	48,53	36,23	11,31	4,25
50	6000	61,14	51,40	38,23	6,63	4,16
60	7200	59,22	54,73	40,60	0,80	3,96
Банк спермы на проверяемого быка 50 тыс. доз						
10	1200	51,86	35,10	31,70	29,99	4,42
20	2400	55,20	40,83	34,32	20,69	4,15
30	3600	56,87	44,10	36,21	18,66	4,03
40	4800	60,12	47,06	28,17	10,97	3,81
50	6000	63,05	49,84	40,10	6,43	3,63
60	7200	61,11	53,05	42,43	0,78	3,75

проверяемых быков, генетическое превосходство которых равно нулю.

Вклад матерей быков с увеличением размера популяции, осеменяемой спермой молодых быков, снижается. Вклад матерей коров вследствие низкой интенсивности их селекции по молочной продуктивности незначителен и почти не меняется с увеличением размера популяции, осеменяемой проверяемыми быками, а также и при более интенсивном использовании отобранных производителей. Для популяции черно-пестрого скота Республики Марий Эл доля матерей коров в общем генетическом прогрессе не превышает 6 %.

Из всех вариантов программы селекции, рассчитанных для черно-пестрого скота Республики Марий Эл, был выбран вариант, обеспечивающий максимальный ожидаемый генетический прогресс по удою, который принят нами как оптимальный.

Согласно оптимальному варианту программы селекции, предусматривается: в качестве отцов ремонтных бычков использовать 4 производителя; ежегодно отбирать от заказного спаривания 96 ремонтных бычков, из которых 75 голов будут ставиться на проверку по качеству потомства; спермой проверяемых быков должно осеменяться 50 % коров активной части

популяции; достоверность оценки каждого проверяемого быка определяется по 20 эффективным дочерям; банк долговременного хранения спермы от каждого проверяемого быка составит 30 тыс. спермодоз.

В этом случае среднегодовой темп генетического улучшения популяции составит 1,5 %, или 61,14 кг молока на корову в год. Размер чистого дохода от программы селекции – 3,7 млн рублей, что в пересчете на одну корову в год составит 156 рублей.

ЛИТЕРАТУРА

Басовский Н.З., Кузнецов В.М. Методические рекомендации по разработке и оптимизации программ селекции в молочном животноводстве. Л.: ВНИИРГЖ, 1977. 87 с.

Басовский Н.З., Кузнецов В.М. Методические рекомендации по генетико-экономической оптимизации программ крупномасштабной селекции в молочном скотоводстве. М.: ВАСХНИЛ, 1982. 35 с.

Немцов А.А. Об оптимизации программ селекции в молочном скотоводстве // Докл. РАСХН. 2002. № 3. С. 36–39.

APPLICATION OF MODERN BREEDING METHODS TO DAIRY CATTLE

S.V. Titova

Research Institute for Agriculture, Ruem Village, Mary-El, Russia,
e-mail: via@mari-el.ru

Summary

Biological and breeding parameters of populations of black-and-white cattle have been studied by using a genetic-mathematical model to identify the optimal ratio of variable and fixed factors in the optimization of breeding programs. The influence of the variables (the number of replacement bull fathers, the proportion of cows of the active part of the population fertilized with sperm of checked bulls, the number of effective daughters, and a bank for long-term storage of sperm for each checked bull) on the genetic progress has been investigated.

Key words: dairy cattle, black-and-white breed, breeding program, optimization.

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 стволовых 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 растительных 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 цветушности. 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 сортотипов 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 килю, 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 сортотипами 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 F_1. 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-изыскательской 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 цветушности, предложить методы селекции скороспелых, устойчивых к цветушности 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 разумеется 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 земледельческой 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 Т-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 центральноевропейской 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 глюкозинолатов 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 вариабельная 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 Bitaminna (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 внутрипопуляционной 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 C, а также SSR-маркер для генома B. Подтверждено, что вид *B. fruticulosa* Cyr. Средиземноморская капуста принадлежит линии B-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 капустам 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, контролирующие размеры и продуктивность растения, в основном расположены в нескольких группах сцепления.

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

(Dow.) и *X. arboricola*. При этом QTL с высокой LOD-оценкой, контролирующие устойчивость к расе 1279а, 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 PWI-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 инструментом, 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 полиплодии 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 обусловливаются 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

Артемьева А.М. Листовые овощные растения вида *Brassica rapa* L. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1999. Т. 157. С. 55–66.

Артемьева 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.

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., 2004. Вып. 740. 132 с.

Артемьева 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.

Артемьева 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).

Артемьева 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.

Артемьева 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.

Артемьева А.М., Соловьева А.Е. Сорт китайской капусты Королла. Патент № 5708 от 16.12.2010.

Артемьева А.М., Чесноков Ю.В., Клоке Э. Морфолого-географический и молекулярно-генетический анализ коллекции белокочанной капусты ВИР // Докл. РАСХН. 2008а. № 5. С. 14–18.

Артемьева 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.

Дягилева 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., Артемьева 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 AABBCC рода *Brassica* L. как донора устойчивости к килю и сосудистому бактериозу крестоцветных // Изв. ТСХА. 2001. Вып. 4. С. 56–68.

Паша Л.И., Дягилева 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., 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., 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., Артемьева 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

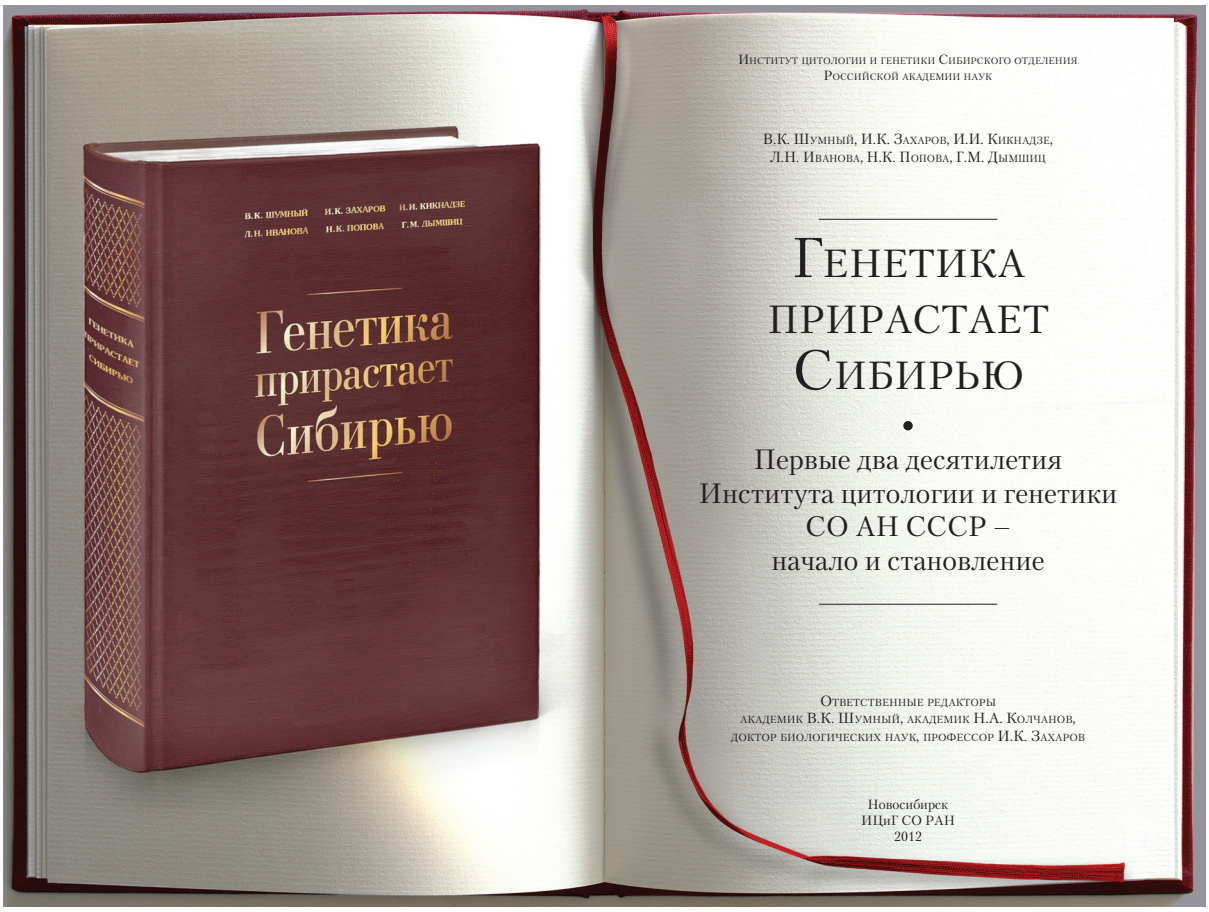
A.M. Artemyeva, Yu.V. Chesnokov

Vavilov Reseach 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.



Шумный В.К. и др.
Генетика прирастает Сибирью: Первые два десятилетия Института цитологии и генетики СО АН СССР – начало и становление / Шумный В.К., Захаров И.К., Кикнадзе И.И., Иванова Л.Н., Попова Н.К., Дымшиц Г.М.; отв. ред. В.К. Шумный, Н.А. Колчанов, И.К. Захаров. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2012. 354 с.

Книга посвящена созданию и первым двум десятилетиям истории становления и развития научно-исследовательского Института цитологии и генетики Сибирского отделения Академии наук СССР. Ему предстояло во многом быть первым – первый генетический институт на азиатской территории страны, первый в стране генетический научно-исследовательский центр после периода лесенковщины в советской биологии, он был в списке первых десяти институтов, создаваемых в Сибирском отделении АН СССР. Грандиозное по своему замыслу решение советского руководства о создании на востоке страны Новосибирского комплексного научного центра, не имеющего к тому времени аналогов не только в стране, но и за рубежом, могло бы так и остаться проектом, фантазией. Новосибирский Академгородок – Новосибирский научный центр – состоялся благодаря людям, которые проявили мудрость, патриотизм, самоотверженность и благородство первопроходцев. И это было свойственно не только руководителям Сибирского отделения, руководителям институтов и лабораторий, но и «рядовым» созидателям Академгородка.

Хотя авторы этой книги и являются не только свидетелями, но и непосредственными участниками описываемых событий, тем не менее, книга не относится к жанру воспоминаний, скорее, ее можно отнести к жанру документальной исторической прозы. Книга опирается на факты и поэтому сама становится документом.

Приводится не только цепь событий первых двух десятилетий развития Института цитологии и генетики СО АН СССР, не только характеризуются люди науки того периода, но, прежде всего, дается многосторонний и глубокий анализ стратегии развития и зарождения научных направлений и лабораторий института и описывается сложная картина начала возрождения генетики в стране. Разрушить науку можно быстро, создать науку стоит неимоверных усилий – этот урок преподала нам история борьбы с генетикой (и, к сожалению, с генетиками) в СССР. Поэтому создание Института цитологии и генетики в составе Сибирского отделения не было тривиальным событием, а стоит в особом ряду и имеет свою специфику и уникальность. Генетику в нашей стране пришлось защищать и отстаивать не одно десятилетие, и для этого потребовались каждодневный труд и мужество.

В книге уделено большое внимание системе подготовки генетиков – специалистов, которых в 1940–1950–1960-х годах в вузах не готовили. Описана история создания новой для НГУ (и для страны) специальности – математическая биология. Эта работа шла как в стенах Института цитологии и генетики СО АН СССР и в его лабораториях (послевузовская специализация), так и в аудиториях Новосибирского государственного университета.

Приведено большое количество фотографий, которые не только служат иллюстрациями к тексту, но и усиливают ее документальную канву.

Книга предназначена, прежде всего, для ученых-биологов различных специальностей – генетиков и цитологов, биохимиков и молекулярных биологов, генетиков медицинских и сельскохозяйственных специальностей, историков науки, студентов и преподавателей биологических факультетов университетов, медицинских, сельскохозяйственных и педагогических вузов – читателей, интересующихся прошлым нашей страны и людьми, составляющими ее гордость. Возраст читателя не имеет значения – у одних эта книга разбудит воспоминания, другим она позволит прикоснуться к истории науки, истории страны.