

Scientific Peer Reviewed Journal

VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING

Founded in 1997

Научный рецензируемый журнал

ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Основан в 1997 г.

«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 рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, Российский индекс научного цитирования, базу данных Ulrich's Periodicals Directory, Google Scholar, Russian Science Citation Index на платформе Web of Science.

Электронная версия журнала размещена на:
сайте ИЦиГ СО РАН – bionet.nsc.ru/vogis/;
платформе Elpub – vavilov.elpub.ru/index.php/jour;
платформе Научной электронной библиотеки – elibrary.ru/title_about.asp?id=32440.

Подписку на «Вавиловский журнал генетики и селекции» можно оформить в любом почтовом отделении России.
Индекс издания 42153 по каталогу «Пресса России».

Учредители

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук»

Межрегиональная общественная организация Вавиловское общество генетиков и селекционеров
Сибирское отделение Российской академии наук

Главный редактор

В.К. Шумный – академик РАН, д-р биол. наук, профессор (Россия)

Заместители главного редактора

Н.А. Колчанов – академик РАН, д-р биол. наук, профессор (Россия)

Н.Б. Рубцов – д-р биол. наук, профессор (Россия)

Е.К. Хлесткина – д-р биол. наук, профессор (Россия)

Ответственный секретарь

Г.В. Орлова – канд. биол. наук (Россия)

Редакционный совет

В.С. Баранов – чл.-кор. РАН, д-р мед. наук (Россия);
Л.А. Беспалова – академик РАН, д-р с.-х. наук (Россия);
А. Бёрнер – д-р наук (Германия); *В.М. Говорун* – чл.-кор. РАН, д-р биол. наук (Россия); *И. Гроссе* – д-р наук, проф. (Германия); *Г.Л. Дианов* – д-р биол. наук, проф. (Великобритания); *Ю.Е. Дуброва* – д-р биол. наук, проф. (Великобритания); *И.К. Захаров* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *И.А. Захаров-Гезехус* – чл.-кор. РАН, д-р биол. наук (Россия); *С.Г. Инге-Вечтомов* – академик РАН, д-р биол. наук (Россия); *И.Е. Керкис* – д-р наук (Бразилия); *А.В. Кильчевский* – чл.-кор. НАНБ, д-р биол. наук (Беларусь); *С.В. Костров* – чл.-кор. РАН, д-р хим. наук (Россия); *Ж. Ле Гуи* – д-р наук (Франция); *Б. Люгтенберг* – д-р наук, проф. (Нидерланды); *В.И. Молодин* – академик РАН, д-р ист. наук (Россия); *В.П. Пузырев* – академик РАН, д-р мед. наук (Россия); *А.Ю. Ржецкий* – канд. биол. наук, проф. (США); *И.Б. Рогозин* – канд. биол. наук (США); *А.О. Рувинский* – д-р биол. наук, проф. (Австралия); *К.Г. Скрыбин* – академик РАН, д-р биол. наук (Россия); *К.В. Славин* – д-р наук, проф. (США); *И.А. Тихонович* – академик РАН, д-р биол. наук (Россия); *Л.В. Хотылева* – академик НАНБ, д-р биол. наук (Беларусь); *Э.К. Хуснутдинова* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *М.Ф. Чернов* – д-р мед. наук (Япония); *С.В. Шестаков* – академик РАН, д-р биол. наук (Россия); *Н.К. Янковский* – чл.-кор. РАН, д-р биол. наук (Россия)

Редакционная коллегия

Т.Г. Амтиславская – д-р биол. наук, доцент (Россия);
Е.Е. Андронов – канд. биол. наук (Россия); *Ю.С. Аульченко* – д-р биол. наук (Россия); *Д.А. Афонников* – канд. биол. наук, доцент (Россия); *Л.И. Афтанас* – академик РАН, д-р мед. наук (Россия); *Е.В. Березиков* – канд. биол. наук, проф. (Россия, Нидерланды); *С.А. Боринская* – д-р биол. наук (Россия); *П.М. Бородин* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *М.И. Воевода* – чл.-кор. РАМН, д-р мед. наук (Россия); *Т.А. Гавриленко* – д-р биол. наук, доцент (Россия); *В.Н. Даниленко* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *С.А. Демаков* – д-р биол. наук (Россия); *Е.А. Долгих* – канд. биол. наук (Россия); *Н.Н. Дыгало* – чл.-кор. РАН, д-р биол. наук (Россия); *С.Л. Киселев* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *В.А. Козлов* – академик РАН, д-р мед. наук (Россия); *Ю.М. Константинов* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *А.В. Кочетов* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *О. Кребс* – д-р биол. наук, проф. (Германия); *И.Н. Лаврик* – канд. хим. наук (Германия); *Л.А. Лутова* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *В.Ю. Макеев* – д-р физ.-мат. наук (Россия); *М.П. Мошкин* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *Н.А. Проворов* – д-р биол. наук (Россия); *Д.В. Пышный* – д-р хим. наук, проф. (Россия); *А.В. Ратушный* – канд. биол. наук (США); *Е.А. Салина* – д-р биол. наук, проф. (Россия); *М.Г. Самсонова* – д-р биол. наук (Россия); *В.А. Степанов* – д-р биол. наук, проф. (Россия)

Оценка генофондов культурных растений

- 277 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Источники хозяйственно ценных признаков для селекции пшеницы мягкой яровой (*Triticum aestivum* L.) в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области
В.В. Пискарев, Н.И. Бойко, И.В. Кондратьева
- 286 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Разнообразие культурного овса по хозяйственно ценным признакам и их связь с устойчивостью к фузариозу
И.Г. Лоскутов, Е.В. Блинова, О.П. Гаврилова, Т.Ю. Гагкаева
- 295 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Разнообразие яровых гексаплоидных тритикале по времени наступления фаз развития в условиях Приобья Западной Сибири
М.В. Емцева, П.И. Стёпочкин
- 303 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Генетическое разнообразие сортов сои различных групп спелости по признакам продуктивности и качества
А.И. Аbugалиева, С.В. Дидоренко

Селекция растений на иммунитет и продуктивность

- 311 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum* / *Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням
И.Н. Леонова, Е.Б. Будашкина
- 320 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России
И.Ф. Лапочкина, О.А. Баранова, В.П. Шаманин, Г.В. Волкова, Н.Р. Гайнуллин, А.В. Анисимова, Д.Н. Галингер, Е.Н. Лазарева, Е.В. Гладкова, О.Ф. Ваганова

- 329 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Отбор перспективных генотипов яблони на колонновидность и устойчивость к парше с помощью диагностических ДНК-маркеров
Н.И. Савельев, А.С. Лыжин, Н.Н. Савельева

- 333 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Оценка селекционных линий риса (*Oryza sativa* L.), содержащих ген *Pi-40*, на устойчивость к краснодарской популяции возбудителя пирикулярриоза
И.И. Супрун, В.С. Ковалев, Е.С. Харченко, Е.Г. Савенко

- 337 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Признаки с отрицательными эффектами и их значение для селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)
С.Б. Лепехов

Селекция растений на симбиотические свойства

- 344 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Изучение симбиотических признаков – нодуляции и активности азотфиксации – у разных сортов вики яровой (*Vicia sativa* L.)
К.К. Сидорова, А.В. Гончарова
- 348 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Изучение нодуляции и азотфиксации у двух сортов вигны [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] при инокуляции разными штаммами ризобий (*Bradyrhizobium* sp.)
Ю.В. Фотев, К.К. Сидорова, Т.И. Новикова, В.П. Белоусова

Генетика и цитогенетика растений

- 355 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Наследование признака «многоцветковость» у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F₂
В.С. Арбузова, О.Б. Добровольская, П. Мартинек, Е.В. Чуманова, Т.Т. Ефремова
- 364 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Генетическое разнообразие канареечника (*Phalaris arundinaceae* L.), выявленное с помощью изоферментных маркеров
Р.С. Юдина, Е.К. Хлесткина

Цитогенетика растений

- 370 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Изучение фертильности
и цитогенетической изменчивости
у андрогенных растений (R_0 и R_1)
аллоплазматических
интрогрессивных линий
мягкой пшеницы
*Т.С. Осадчая, Н.В. Трубочеева, Л.А. Кравцова,
И.А. Белан, Л.П. Россеева, Л.А. Першина*

- 378 **ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ**
Микроэволюционная
дифференциация тетраплоидных
видов злаков путем формирования
рекомбинантных геномов
Н.И. Дубовец, Е.А. Сычева

Физиологическая генетика растений

- 386 **ОБЗОР**
Механизмы регуляции передачи
этиленового сигнала у растений
*Е.В. Землянская, Н.А. Омелянчук, А.А. Ермаков,
В.В. Миронова*

Characterization of crop gene pools

- 277 ORIGINAL ARTICLE
Sources of agronomically important traits for breeding of soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in the forest steppe of Novosibirsk region
V.V. Piskarev, N.I. Boyko, I.V. Kondratieva

- 286 ORIGINAL ARTICLE
The valuable characteristics of oats genotypes and resistance to *Fusarium* disease
I.G. Loskutov, E.V. Blinova, O.P. Gavrilova, T.Yu. Gagkaeva

- 295 ORIGINAL ARTICLE
The diversity of spring hexaploid triticales, differing on the time of the onset of developmental phases under conditions of near Ob region of Western Siberia
M.V. Emtseva, P.I. Steepochkin

- 303 ORIGINAL ARTICLE
Genetic diversity of soybean cultivars belonging to different ripeness groups with regard to performance and quality
A.I. Abugaliyeva, S.V. Didorenko

Plant breeding for immunity and performance

- 311 ORIGINAL ARTICLE
The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum* / *Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases
I.N. Leonova, E.B. Budashkina

- 320 ORIGINAL ARTICLE
The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), uncluding race Ug99, in Russia
I.F. Lapochkina, O.A. Baranova, V.P. Shamanin, G.V. Volkova, N.R. Gainullin, A.V. Anisimova, D.N. Galinger, E.N. Lazareva, E.V. Gladkova, O.F. Vaganova

- 329 ORIGINAL ARTICLE
Selection of promising apple genotypes for columnar growth habit and scab resistance using diagnostic DNA markers
N.I. Savel'ev, A.S. Lyzhin, N.N. Savel'eva

- 333 ORIGINAL ARTICLE
Assessment of breeding lines of rice (*Oryza sativa* L.) carrying the *Pi-40* gene for resistance to rice blast strains from Krasnodar region
I.I. Suprun, V.S. Kovalyev, E.S. Kharchenko, E.G. Savenko

- 337 ORIGINAL ARTICLE
Traits with negative effects and their benefits for soft wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding
S.B. Lepekhov

Plant breeding for symbiotic properties

- 344 ORIGINAL ARTICLE
The study of symbiotic traits – nodulation and activity of nitrogen fixation – in different cultivars of spring vetch (*Vicia sativa* L.)
K.K. Sidorova, A.V. Goncharova

- 348 ORIGINAL ARTICLE
Study of nodulation and nitrogen fixation in two cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] cultivars inoculated with different strains of *Bradyrhizobium* sp.
Yu.V. Fotev, K.K. Sidorova, T.I. Novikova, V.P. Belousova

Plant genetics and cytogenetics

- 355 ORIGINAL ARTICLE
Inheritance of signs of «many-flowered» common wheat and evaluation of productivity of the spike of F₂ hybrids
V.S. Arbuzova, O.B. Dobrovolskaya, P. Martinek, E.V. Chumanova, T.T. Efremova

- 364 ORIGINAL ARTICLE
The genetic diversity of reed canarygrass (*Phalaris arundinaceae* L.) assessed by isozyme markers
R.S. Yudina, E.K. Khlestkina

Plant cytogenetics

- 370 **ORIGINAL ARTICLE**
Study of fertility and cytogenetic variability in androgenic plants (R_0 and R_1) of alloplasmic introgression lines of common wheat
T.S. Osadchaya, N.V. Trubacheeva, L.A. Kravtsova, I.A. Belan, L.P. Rosseeva, L.A. Pershina

- 378 **ORIGINAL ARTICLE**
Microevolutionary differentiation of cereal tetraploid species by formation of recombinant genomes
N.I. Dubovets, Ye.A. Sycheva

Physiological genetics of plants

- 386 **REVIEW**
Regulatory mechanisms tuning ethylene signaling in plants
E.V. Zemlyanskaya, N.A. Omelyanchuk, A.A. Ermakov, V.V. Mironova

Уважаемые коллеги, дорогие читатели! Тематическая направленность настоящего выпуска приурочена к 80-летию Сибирского НИИ растениеводства и селекции (СибНИИРС). Институт ведет свою историю с момента организации в 1936 г. Западно-Сибирской краевой опытной станции зернового хозяйства, которая со временем преобразовалась в один из ведущих научно-исследовательских институтов сначала ВАСХНИЛ, а затем Россельхозакадемии по направлению селекции растений. СибНИИРС с 2015 г. стал частью одного из первых в России федеральных исследовательских центров, присоединившись к Институту цитологии и генетики СО РАН.

Одно из приоритетных направлений работ СибНИИРС – сбор, сохранение и изучение растительных ресурсов, сформированных в условиях сибирского региона. В генофонде института сохраняется более 12 тыс. образцов зерновых, зернобобовых и овощных культур. Настоящий выпуск «Вавиловского журнала генетики и селекции», подготовленный при активном участии ответственного редактора номера профессора Е.А. Салиной, открывает рубрика «Оценка генофондов культурных растений». Первой в этом разделе представлена статья сотрудников СибНИИРС, посвященная изучению коллекции сортообразцов пшеницы мягкой яровой. Акцент сделан на сравнении продуктивности у сортообразцов разных групп спелости и показано, что в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области имеется тенденция увеличения ряда показателей продуктивности в зависимости от продолжительности вегетационного периода сортообразцов.

Подобный подход, основанный на сравнительной оценке сортов разных групп спелости, использован и для оценки коллекции сои. Эта работа представлена авторами из Казахского НИИ земледелия и растениеводства. Максимальная продуктивность отмечена для группы среднепоздних и среднеспелых сортов сои, наиболее адаптированных к условиям возделывания на юго-востоке Казахстана. Важное наблюдение, сделанное авторами, – положительная корреляция между скороспелостью и повышенным содержанием белка.

Комплексное полевое и лабораторное изучение эколого-географического и внутривидового разнообразия обширной коллекции овса проведено авторами из Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербургского государственного университета и Всероссийского НИИ защиты растений (ВИЗР). Акцент сделан на взаимосвязи различных хозяйственно ценных признаков с устойчивостью к фузариозу. По совокупности изученных характеристик выделены генотипы овса с высокой продуктивностью и устойчивостью к фузариозу.

Еще одна статья в разделе «Оценка генофондов культурных растений» посвящена изучению разнообразия яровых гексаплоидных тритикале по времени наступления фаз развития в условиях Приобья Западной Сибири. Работа представлена авторами из СибНИИРС. Установлено, что изученные образцы гексаплоидных тритикале обладают различными временем наступления фаз развития и реак-

цией на два срока сева, что указывает на их возможное использование в регионах с разной длиной светового дня.

Следующий раздел текущего номера журнала посвящен селекции растений на иммунитет и продуктивность. Здесь представлены результаты оригинальных работ по селекции яблони (Всероссийский НИИ генетики и селекции плодовых растений, Мичуринск), риса (Всероссийский НИИ риса, Краснодар) и пшеницы (работы из ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, и Алтайского НИИСХ, Барнаул, а также совместная работа Московского НИИСХ, Омского государственного аграрного университета, Всероссийского НИИ биологической защиты растений, Краснодар, и ВИЗР, Санкт-Петербург). Важно отметить, что практически все эти исследования основаны на использовании современных методов маркер-ориентированной селекции, позволяющей ускорять процесс отбора иммунных форм за счет использования диагностических ДНК-маркеров.

В следующем разделе номера вниманию читателя предлагаются оригинальные статьи, посвященные исследованию сортообразцов бобовых на симбиотические свойства. Существенный вклад в работу по изучению симбиотических признаков вики яровой внесла автор сортов вики сотрудник СибНИИРС, чл.-корр. РАСХН, заслуженный работник сельского хозяйства А.В. Гончарова, недавно отметившая свой 80-летний юбилей. Редколлегия журнала сердечно поздравляет Антонину Васильевну и желает ей крепкого здоровья и долголетия.

В разделе «Генетика растений» представлены результаты совместной российской-чешской работы «Наследование признака “многоцветковость” у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F_2 ». Полученная авторами информация может быть использована при разработке программ по улучшению продуктивности сортов мягкой пшеницы с включением признака «многоцветковость». Другая работа в этом разделе посвящена исследованию генетического разнообразия коллекции канареечника – ценного источника сырья для биотоплива.

Совместная работа авторов из ИЦиГ СО РАН (Новосибирск) и Сибирского НИИСХ (Омск) (раздел «Цитогенетика растений») посвящена изучению фертильности и цитогенетической изменчивости у андрогенных растений аллоплазматических интрогрессивных линий мягкой пшеницы. Работа имеет важную практическую ценность: по результатам исследования авторы дают рекомендации, на каком этапе целесообразно проводить отбор растений для формирования дигиплоидных линий, имеющих важное значение для ускорения современных селекционно-генетических исследований. Другая работа в данном разделе, представленная авторами из Института генетики и цитологии НАН Беларуси, описывает результаты оригинального исследования процесса микроэволюционной дифференциации злаков путем формирования рекомбинантных геномов. Модельной системой для исследования процесса стабилизации рекомбинантных геномов служили тетраплоидные пшенично-ржаные амфидиплоиды (тритикале). Основные методы исследования – гибридизация и кариотипирование. Авторам удалось получить весомые свидетельства в пользу «сет-

чатого» видообразования в эволюционном становлении семейства Злаковые.

Завершает номер обзорная статья, посвященная генетическим механизмам формирования и передачи этиленового сигнала у растений. Авторы обобщают данные о механизмах регуляции биосинтеза этилена и передачи его сигнала, описывают ключевые факторы транскрипционной и посттрансляционной регуляции, контролирующей эти два процесса, а также множественные обратные связи, дополняющие линейную модель сигнального пути. Обсуждаются возможные молекулярные основы разнообразия физиологических ответов на этилен. Этот обзор будет интересен широкому кругу специалистов в области биологии растений.

В следующем номере журнала будут представлены обзорные статьи по различным направлениям генетики. Эти публикации приурочены к знаменательному событию – 50-летию Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Спустя ровно 50 лет со дня проведения учредительного собрания ВОГиС и принятия его первого Устава, 31 мая 2016 г. состоялось торжественное заседание редакционного совета и редакционной коллегии «Вавиловского журнала генетики и селекции», на котором были рассмотрены важнейшие вопросы, касающиеся развития журнала, его ближайших и долгосрочных планов. Одним из важных итогов стало решение об увеличении частоты выхода номеров. С 2017 г. будет издаваться восемь номеров журнала в год. Редакция делает все возможное для сокращения срока от поступления статей до их опубликования. Ранее также в работу журнала был внедрен формат выпуска статей в режиме online-first, позволяющий как можно раньше доводить до читателя новые статьи в электронном формате.

В связи с юбилеем ВОГиС обогащается и содержание нового цифрового издания «Письма в Вавиловский журнал». Серию статей об истории ВОГиС и его региональных отделений открыли статьи из Саратовского и Мичуринского отделений ВОГиС. К сожалению, за последние полгода ушли из жизни руководители этих отделений – доктор биологических наук, заведующий кафедрой генетики Саратовского государственного университета Валерий Степанович Тырнов, почетный член ВОГиС, сыгравший большую роль в возрождении Общества после развала Советского Союза, и академик РАН, директор Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина Николай Иванович Савельев – видный ученый в области генетики и селекции плодовых культур, автор и соавтор около 20 сортов. Николай Иванович активно заботился о подготовке молодых кадров по данному направлению исследований и внедрял в работу современные методы маркер-ориентированной селекции. Мы надеемся, что его ученики продолжают эти пионерские работы.

Ушел из жизни и организатор чествуемого в этом номере института-юбилера – академик РАН Пётр Лазаревич Гончаров, генеральный директор СибНИИРС с 1976 по

2004 г., видный ученый в области селекции и семеноводства кормовых культур, автор и соавтор более 40 сортов, инициатор сбора коллекции дикорастущей растительности на территории Сибири и за ее пределами.

Читатели, интересующиеся историей генетики, найдут на сайте издания «Письма в Вавиловский журнал» новые статьи, посвященные этой теме. Одна из них – воспоминания о Н.В. Тимофееве-Ресовском М. Раевского, сына близкого друга Николая Владимировича. Манфред Раевский – директор-организатор Института клеточной биологии в г. Эссен (Германия), специализирующегося на фундаментальных исследованиях и клинических испытаниях в области онкологии, написал свои воспоминания о Николае Владимировиче с позиции одновременно и друга семьи Тимофеевых-Ресовских и ученого. Этот оригинальный труд впервые публикуется на русском языке. Следующая статья в рубрике «История генетики» рассказывает о первой генетической кафедре в России – кафедре генетики и селекции (с 2012 г. – генетики и биотехнологии) Санкт-Петербургского государственного университета. Автор статьи академик РАН С.Г. Инге-Вечтомов, возглавлявший кафедру в течение 45 лет, делится опытом эффективной организации генетического образования в другой статье, вышедшей в новой рубрике «Генетическое образование» в соавторстве с доцентом И.С. Бузовкиной.

Пополнился новыми статьями и раздел, посвященный итогам научных мероприятий. Вышли статьи, подводящие итоги состоявшейся в 2015 г. Международной школы молодых ученых «Системная биология и биоинформатика» и прошедшего недавно круглого стола с международным участием «Современные технологии и научно-технические решения на рынке продуктов питания и сырья в контексте продовольственной безопасности», который состоялся в рамках X Сибирской венчурной ярмарки и международного технологического форума «Технопром-2016».

Обсуждение тематики, заданной на круглом столе, продолжится на площадке первого международного симпозиума «Генетика и геномика растений для продовольственной безопасности» в рамках мультikonференции BGRS-2016. О предстоящей юбилейной конференции BGRS и проводимых в ее рамках симпозиумах можно узнать на сайте организатора (<http://www.bionet.nsc.ru/nauka/konferenczii/>), а итоги этих мероприятий будут освещены после их проведения на страницах издания «Письма в Вавиловский журнал».

Редакция ждет ваши оригинальные статьи по истории генетики, персоналии, комментарии, заметки об итогах научных мероприятий, повествования об экспедициях и другие интересные для генетического сообщества материалы по адресу: vavilov_journal@bionet.nsc.ru с пометкой в теме сообщения: «Письма в Вавиловский журнал».

Обзорные статьи и результаты оригинальных исследований принимаются через сайт журнала (vavilov.elpub.ru/jour).



Источники хозяйственно ценных признаков для селекции пшеницы мягкой яровой (*Triticum aestivum* L.) в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области

В.В. Пискарев¹✉, Н.И. Бойко¹, И.В. Кондратьева²

¹ Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», пос. Краснообск, Новосибирская область, Россия

² Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский государственный аграрный университет», Новосибирск, Россия

Эффективность использования доноров в селекции растений в значительной мере зависит от степени изученности физиолого-генетической природы селекционно ценных признаков. Работа направлена на оценку количественных признаков (масса 1000 зерен, масса зерна, число зерен и число колосков колоса) у сортов пшеницы мягкой яровой различных групп спелости с целью выявления образцов с высокой продуктивностью и устойчивостью к стрессам, наиболее экологически адаптированных к региону. Количественные признаки были изучены у 139 сортообразцов пшеницы мягкой яровой, сгруппированных по продолжительности вегетационного периода: среднеранние и ранние, средне-спелые и среднепоздние. Показано, что средние за 3 года значения массы зерна колоса, числа зерен с колоса, числа колосков в колосе сортов Ленинградская 97 и Росинка 1 среднеранней и ранней групп спелости достоверно превышают средние значения признаков в группе спелости. В группе среднеспелых сортов высокой выраженностью двух и более признаков характеризовались сорта Баганская 51, Прохоровка, Омская кормовая, Амир и Лада, достоверно превысившие средние значения по группе. В среднепоздней группе спелости выделены: Омская 24 (масса зерна, число зерен и колосков в колосе), Сибирская 16 (масса зерна и число колосков в колосе) и Ишимская 98 (масса 1000 зерен и число колосков в колосе). Выделенные и охарактеризованные по ряду признаков сорта могут быть использованы в селекционном процессе как источники увеличения массы 1000 зерен, числа зерен колоса, числа колосков в колосе и массы зерна колоса. Показана тенденция увеличения массы 1000 зерен, массы зерна с колоса и числа колосков в колосе в зависимости от продолжительности вегетационного периода сортообразцов. Не выявлено сокращения вегетационного периода в годы эпифитотий у сортов, поражаемых болезнями, в сравнении с устойчивыми сортами.

Ключевые слова: пшеница мягкая яровая; источник; масса 1000 зерен; масса зерна колоса; число зерен колоса; число колосков в колосе.

Sources of agronomically important traits for breeding of soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in the forest steppe of Novosibirsk region

V.V. Piskarev¹✉, N.I. Boyko¹, I.V. Kondratieva²

¹ Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

The efficiency of donors in plant breeding depends on the degree of knowledge of the physiological and genetic background of agronomic characters. The research is aimed to assess quantitative agronomic traits (1000-grain weight, grain weight, grain number per spike and spikelet number per spike) in soft spring wheat varieties with different maturation timing in order to identify genotypes that show the best adaptation to the regional environment, high yield and resistance to stress. Agronomic traits were studied in 139 soft spring wheat varieties in contrasting years. The cultivars were divided into the following maturation groups: mid-early and early (31 plants), middle (94 plants) and mid-late (14 plants). In the mid-early and early group, Leningradskaya 97 and Rosinka 1 had three measures of maturation (grain weight per ear, grain number per spike, and spikelet number per spike) higher than the group average. In the middle group, Baganskaya 51, Prokhorovka, Omskaya kormovaya, Amir and Lada each had two or more measures significantly higher than the group average. In the mid-late group, the winners were Omskaya 24 (grain weight per spike, grain number per spike and spikelet number per spike), Sibirskaia 16 (grain weight per spike and spikelet number per spike) and Ishimskaya 98 (1000-grain weight and spikelet number per spike). Varieties identified and characterized in this way can be used in the selection process as a source of higher 1000-grain weight, grain number per spike, spikelet number per spike and grain weight per ear. A tendency towards increase has been demonstrated for 1000-grain weight, spikelet number

per spike and grain weight per ear depending on the length of the growing season. No reduction in vegetation period was observed in epiphytotic years in susceptible varieties as compared to resistant varieties.

Key words: spring soft wheat; source; 1000-grain weight; grain weight per spike; grain number per spike; spikelet number per spike.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Пискарев В.В., Бойко Н.И., Кондратьева И.В. Источники хозяйственно ценных признаков для селекции пшеницы мягкой яровой (*Triticum aestivum* L.) в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):277-285. DOI 10.18699/VJ16.166

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Piskarev V.V., Boyko N.I., Kondratieva I.V. Sources of agronomically important traits for breeding of soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in the forest steppe of Novosibirsk region. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):277-285. DOI 10.18699/VJ16.166

Одним из основных способов создания сортов сельскохозяйственных культур до сих пор остается гибридизация с последующим отбором рекомбинантов с яркой выраженностью комплекса селекционно ценных признаков (Апанасенко и др., 2015; Баталова, 2015, Маркелова, 2015). Для успешной селекционной работы в регионе необходимо создавать и изучать коллекции идентифицированного генофонда, включающие экологически адаптированные к региону сортообразцы с высокой продуктивностью, качеством продукции и устойчивостью к стрессорам (Андреева, 2010).

Различия по степени проявления количественных признаков и изменение характера наследования в связи с влиянием условий внешней среды как по годам (Цильке, 1974), так и эколого-климатическим зонам (Драгавцев и др., 1984) носят регулярный характер. Это объясняет необходимость изучения количественных признаков и выделения источников в тех почвенно-климатических условиях, для которых создается селекционный материал.

В условиях Сибири урожайность яровой мягкой пшеницы состоит из трех основных компонентов: числа продуктивных колосьев на единицу площади, числа зерен в колосе и массы зерна колоса. Число колосьев значительно варьирует в зависимости от норм высева (Прохоренко и др., 2007) и слабо – от коэффициента продуктивной кустистости генотипа (Цильке, 1974) с авторегулирующими способностями сорта яровой пшеницы в стеблестое (Лубнин, 2006). Поэтому выделить источники высокой продуктивной кустистости сложно из-за наложения сильного модифицирующего влияния среды. Число зерен колоса напрямую связано с фертильностью и числом колосков в колосе, при этом фертильность напрямую зависит от погодных условий (Обухова, 2014), тогда как число колосков в колосе является относительно стабильным признаком (Цильке, 1974; Шиндин, 2008; Гагаринский и др., 2015). Масса зерна колоса складывается из числа зерен в колосе и крупности зерна, которая выражается в массе 1000 зерен.

Актуальность сохранения, изучения и пополнения генофонда новыми формами связана с необходимостью целенаправленного подбора исходного материала для селекционных программ и научно-исследовательских работ по экологической адаптации и хозяйственной пригодности культурных растений (Лихенко и др., 2014).

Изучение полиморфизма признака у коллекционных образцов позволяет определить границы изменчивости. Н.И. Вавилов считал, что селекция должна включать систематизированные научные знания, вскрывающие сортовую амплитуду видов, систему видов, крайние варианты, амплитуду физиологических, химических и иных свойств (Вавилов, 1987). Это в свою очередь позволяет выделить источники и доноры хозяйственно ценных признаков.

Определение эффективных аллелей в выделенных сортообразцах коллекции позволит создавать сорта с требуемыми параметрами (Леонова, 2013; Leonova, 2013; Randhawa et al., 2013; Wessels et al., 2014). Уверенно прогнозировать селекционную ценность коллекционных образцов можно только когда известен их потенциал (Давыдова, Казаченко, 2013). В связи с этим расширение и углубление исследований, направленных на создание и использование источников и доноров селекционно ценных признаков пшеницы, представляют собой важную и актуальную задачу.

Цель работы – изучение селекционно ценных количественных признаков (масса 1000 зерен, масса зерна, число зерен и число колосков колоса) у сортообразцов пшеницы мягкой яровой различных групп спелости для выявления образцов, наиболее экологически адаптированных к региону, с высокой продуктивностью и устойчивостью к стрессам.

Материал и методы

Экспериментальную часть работ проводили в лесостепи Приобья на опытном участке лаборатории генофонда растений СибНИИРС. Погодные условия в 2011 г. были близкими к среднемноголетним. Гидротермический коэффициент (ГТК) равен 1,22. В 2012 г. наблюдали дефицит по влагообеспеченности на фоне высоких температур, ГТК = 0,59. В 2013 г. наблюдали дефицит тепла на фоне избыточного увлажнения, ГТК = 2,86.

В опыт включены 139 коллекционных сортообразцов пшеницы мягкой яровой селекции различных научно-исследовательских и селекционных учреждений, в том числе образцы иностранной селекции (Республика Казахстан и Украина). Сорта и линии коллекции СибНИИРС сгруппированы в группы спелости исходя из характеристик Госсортсети и результатов наблюдений прошлых лет: среднеранние и ранние – 31 сортообразец, среднеспелые – 94,

среднепоздние – 14. Посев проводили в 2011 г. – 14 мая, 2012 г. – 12 мая, 2013 г. – 20 мая вручную в двукратной повторности. Предшественник – чистый пар.

В течение вегетации проводили фенологические наблюдения по методическим указаниям, в том числе оценивали устойчивость к бурой ржавчине, мучнистой росе и засухе (Мережко и др. 1999). В фазу восковой спелости растения убирали в снопы и высушивали, после чего проводили структурный анализ, учитывая следующие структурные элементы: число растений с делянки, число продуктивных стеблей с делянки, число колосков в колосе (по 10 колосьям с делянки), массу зерна со снопа и массу 1 000 зерен. Массу зерна колоса вычисляли методом деления общей массы зерна со снопа на число продуктивных стеблей. Число зерен колоса вычисляли по формуле:

$$\begin{aligned} \text{Число зерен колоса} &= \\ &= \text{масса зерна со снопа} \times \frac{\text{масса 1 000 зерен}}{1 000} \end{aligned}$$

Математическую обработку результатов проводили с помощью программы MS Excel по Б.А. Доспехову (1985).

Результаты

В результате проведенных исследований выявлено значительное варьирование признаков по годам исследования и группам спелости (табл. 1).

Следует отметить, что сорта 1-й и 3-й групп достоверно отличались по средним значениям массы 1 000 зерен, также выявлена тенденция увеличения массы зерна колоса от 1-й к 3-й группам спелости.

Продолжительность периода «всходы – колошение» в среднем у всех изученных сортов составила 42,2, 43,4, и 48,4 дня для 1-, 2- и 3-й групп соответственно, при этом достоверные отличия отмечены лишь между сортами среднепоздней и среднеранней – ранней групп спелости, среднепоздней и среднеспелой групп. Показано значительное варьирование продолжительности периодов от всходов до колошения и от всходов до созревания в зависимости от года, что обусловлено погодными условиями. Так в 2012 г. наблюдали ощутимое сокращение продолжительности периодов, особенно для периода «колошение – созревание», тогда как в 2013 г. произошло значительное увеличение межфазных периодов (табл. 1).

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа данных, полученных в эксперименте у сортов и линий пшеницы мягкой яровой различных групп спелости, можно отметить, что варианты, отражающие изменчивость, вызванную условиями, сложившимися в разные годы исследований, и варианты, отражающие генотипическую изменчивость, достоверны по всем изученным признакам, но с разным уровнем значимости (табл. 2). Почти по всем группам спелости более 50 % изменчивости признаков (масса зерна колоса, масса 1 000 зерен и число зерен колоса) связано с погодными условиями, сложившимися в годы изучения. При этом изменчивость числа колосков в колосе во всех группах спелости обусловлена в большей мере различием генотипов, чем погодными условиями года.

На основе оценки количественных признаков коллекционных сортообразцов пшеницы мягкой яровой выделены

источники, характеризующиеся высокой выраженностью этих признаков. По среднеранней и ранней группам спелости выделены образцы, достоверно превышающие среднее значение в группе по следующим признакам: масса 1 000 зерен – Тюменская 80, масса зерна колоса – Ленинградская 97 и Росинка 1, число зерен колоса – Ленинградская 97, Росинка 1 и Энита, число колосков в колосе – Ирень, Ленинградская 97, Новосибирская 31, Росинка 1, Черемшанка и Энита (табл. 3).

По комплексу признаков продуктивности выделены 3 образца: Ленинградская 97 Росинка 1 и Черемшанка. Особо стоит отметить сорт Ленинградская 97, который характеризовался высокой выраженностью сразу трех признаков (масса зерна, число зерен и число колосков колоса), при этом по двум признакам значения характеризовались по годам средним варьированием (число зерен колоса, $C_v = 19$) и слабым (число колосков в колосе, $C_v = 8$). В целом среди изученных признаков наиболее стабильные значения в годы исследований наблюдали по числу колосков колоса, коэффициент вариации у сортов средний или низкий, тогда как самый нестабильный признак у сортов – масса зерна колоса, коэффициент вариации высокий.

Среди 94 сортообразцов среднеспелой группы, включенных в эксперимент, выделены 13 (Альбидум 31, АН-34, Баганская 51, Казахстанская 32, Катюша, Лютесценс 148, Лютесценс 85, Мариинка, Омская кормовая, Саратовская 62, Серебрина, Харьковская 22 и Юлия), характеризующихся высокой выраженностью массы 1 000 зерен (33,1–37,3 г) (табл. 3). У четырех сортов (Баганская 51, Омская кормовая, Прохоровка и Харьковская 22) масса зерна с колоса варьировала от 0,97 до 1,11 г. С наибольшими показателями по числу зерен колоса в опыте выделили четыре сорта (Амир, Баганская 51, Лада и Прохоровка), а по числу колосков в колосе – семь сортов (Амир, Баганская 51, Бэль, Диас 2, Лада, Омская 31 и Прохоровка).

При детальном рассмотрении показателей количественных признаков изученных сортов среднеспелой группы были выделены образцы, характеризующиеся стабильным проявлением признака в различные годы. Так, средняя изменчивость массы 1 000 зерен в годы исследования отмечена у сортообразцов АН-34, Баганская 51, Казахстанская 32, Лютесценс 148 и Мариинка, у которых коэффициент вариации признака за годы изучения варьировал от 13 до 19 % (табл. 3). Изменчивость массы зерна колоса в годы исследований у представленных в таблице образцов была значительная, коэффициент вариации составил 31–57 %, что говорит о сильной зависимости признака от погодных условий, складывающихся в период вегетации.

Высокими значениями массы зерна колоса и средним варьированием данного признака в годы исследований характеризовались два сортообразца, Амир (29,9 шт., $C_v = 18$ %) и Лада (30,6 шт., 19 %). Четыре сортообразца (Амир, Баганская 51, Диас 2 и Омская 31) формировали стабильно высокое по годам число колосков в колосе. Следует также отметить, что число колосков в колосе – наиболее стабильный признак у изученных образцов, коэффициент вариации у сортов за годы исследования составил 7–16 %.

Таблица 1. Варьирование количественных признаков у сортов пшеницы мягкой яровой различных групп спелости за годы исследования (пос. Краснообск)

Признак	Группа спелости ¹	2011	2012	2013	\bar{X}	НСР ²
Масса 1000 зерен, г.	1	35,8±2,5	22,6±2,0	30,5±2,9	29,6*±2,0	2,7
	2	38,2±3,8	24,6±2,6	31,0±3,1	31,3±2,7	
	3	40,3±3,7	26,5±2,9	32,6±2,4	33,2*±2,4	
Масса зерна колоса, г.	1	1,13±0,16	0,49±0,05	0,68±0,12	0,77±0,09	0,16
	2	1,20±0,19	0,50±0,06	0,72±0,11	0,81±0,10	
	3	1,30±0,22	0,60±0,9	0,78±0,15	0,89±0,13	
Число зерен колоса, шт.	1	31,3±4,5	21,7±2,2	22,5±3,2	25,2±2,8	4,3
	2	31,4±3,7	20,5±2,2	23,4±3,2	25,1±2,4	
	3	32,0±4,0	22,8±3,0	24,0±3,7	26,2±3,1	
Число колосков колоса, шт.	1	14,5±1,1	12,2±1,1	13,7±1,8	13,5±1,2	1,1
	2	14,6±1,2	12,2±1,0	14,2±1,3	13,7±1,1	
	3	15,0±1,8	13,3±1,9	15,3±1,9	14,5±1,8	
Период						
«всходы – колошение», дни	1	41,3±1,8	40,0±1,7	45,3±1,2	42,2*±1,1	2,1
	2	42,7±1,7	41,4±1,5	46,1±1,1	43,4*±1,0	
	3	46,0±2,0	43,9±2,1	48,4±1,2	46,1*±1,7	
«всходы – восковая спелость», дни	1	77,9±2,0	67,1±2,1	81,1±2,2	75,4*±1,8	3,2
	2	83,7±1,7	68,6±1,5	86,6±2,0	79,6*±1,6	
	3	89,6±1,7	72,6±2,3	91,7±1,4	84,6*±1,5	

¹ 1 – среднеранние и ранние, 2 – среднеспелые, 3 – среднепоздние; ² наименьшая существенная разница. * Различия между значениями достоверны на 95 % уровне значимости.

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, выполненного на основе данных оценки количественных признаков

Признак	Фактор	Группа					
		1		2		3	
		F	η	F	η	F	η
Число колосков в колосе	A	127,6**	31,1	287,6**	35,6	28,4*	17,2
	B	12,2**	44,6	6,5**	37,1	16,3**	64,3
	A×B	1,8**	12,9	0,9	9,8	0,7	5,8
Масса 1000 зерен	A	395,1**	75,7	1500,1**	69,8	371,5**	75,4
	B	3,6**	10,5	7,3**	15,9	9,7**	12,8
	A×B	0,8	4,9	1,8**	7,7	2,9**	7,5
Число зерен колоса	A	139,7**	50,9	393,6**	55,6	51,6*	46,7
	B	3,9**	21,4	2,3**	15,3	4,4**	25,9
	A×B	1,0	10,7	0,7	9,2	0,7	8,4
Масса зерна колоса	A	482,0**	76,8	1295,9**	76,4	178,3**	71,9
	B	3,8**	9,1	3,1**	8,5	5,0**	13,0
	A×B	1,4*	6,7	1,2*	6,8	1,2	6,5

A – фактор «год», B – фактор «генотип», A×B – взаимодействие факторов; F – критерий Фишера; η – вклад фактора в фенотипическое проявление признака, %; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

Таблица 3. Сортообразцы пшеницы мягкой яровой различных групп спелости, характеризующиеся высокой выраженностью признаков для условий лесостепи Приобья

Сортообразец	Масса 1000 зерен		Масса зерна колоса		Число зерен колоса		Число колосков в колосе	
	\bar{X}	Cv, %	\bar{X}	Cv, %	\bar{X}	Cv, %	\bar{X}	Cv, %
Среднеранняя и ранняя группы спелости								
Ирень	28,8	20	0,82	35	27,7	22	14,6*	8
Ленинградская 97	29,3	24	0,91*	41	30,3*	19	15,3*	9
Новосибирская 31	28,5	24	0,81	50	27,0	28	15,2*	16
Росинка 1	29,8	22	0,95*	51	30,5*	33	15,2*	11
Тюменская 80	33,1*	28	0,83	40	24,1	17	13,0	10
Черемшанка	31,0	22	0,89*	41	27,7	20	15,3*	12
Энита	25,9	19	0,86	41	32,2*	24	16,1*	11
Среднее по группе	29,6		0,77		25,2		13,5	
НСР при $p < 0,05$	3,0		0,10		4,1		0,9	
Среднеспелая группа								
Альбидум 31	35,8*	23	0,81	48	21,6	27	11,0	12
Амир	25,8	17	0,77	31	29,9*	18	15,0*	8
АН-34	34,5*	14	0,90	38	25,6	24	14,5	11
Баганская 51	35,7*	15	1,08*	36	30,1*	25	16,1*	9
Бэль	29,0	24	0,83	43	27,6	22	16,1*	11
Диас 2	33,7	26	0,76	42	22,1	23	15,1*	9
Казахстанская 32	37,3*	13	0,78	43	20,2	30	13,0	9
Катюша	35,0*	27	0,94	44	25,9	21	13,1	10
Лада	30,5	19	0,96	34	30,6*	19	15,8*	10
Лютесценс 148	36,7*	18	0,84	34	22,6	18	13,2	7
Лютесценс 85	35,4*	24	0,92	54	24,8	32	13,8	9
Мариинка	35,1*	14	0,88	37	24,3	22	13,4	13
Омская 31	31,4	20	0,88	48	26,9	29	15,2*	7
Омская кормовая	38,3*	24	1,11*	57	27,3	36	13,5	15
Прохоровка	30,9	28	1,00*	48	31,2*	28	15,4*	16
Саратовская 62	35,4*	20	0,77	37	21,4	20	12,0	13
Серебрина	34,3*	25	0,84	46	23,7	26	13,9	14
Харьковская 22	35,6*	24	0,97*	45	26,1	22	13,5	10
Юлия	35,1*	22	0,94	44	25,7	22	12,5	9
Среднее по группе	31,3		0,81		25,1		13,7	
НСР при $p < 0,05$	2,7		0,15		4,4		1,2	
Среднепоздняя группа спелости								
Ишимская 98	36,0*	19	0,97	42	26,1	26	16,0*	10
Казахстанская 10	32,3	30	0,83	43	24,8	14	15,8*	12
Кинельская 60	35,6*	17	1,01	45	27,2	29	12,1	10
Омская 24	33,7	21	1,14*	37	32,9*	17	16,9*	5
Сибирская 12	30,2	17	0,82	29	26,7	13	16,6*	9
Сибирская 16	35,1	23	1,07*	35	30,0	14	15,9*	8
Шортандинская 95	37,8*	21	1,01	38	26,3	21	15,0	4
Среднее по группе	33,2		0,89		26,2		14,5	
НСР при $p < 0,05$	2,2		0,17		4,3		1,2	

* Значение достоверно превышает среднее по группе спелости за 3 года. Cv – коэффициент вариации.

По сочетанию комплекса признаков с высокой выраженностью можно выделить следующие сорта: Баганская 51 (масса 1000 зерен, масса зерна, число зерен и число колосков в колосе); Прохоровка (масса зерна, число зерен и число колосков в колосе); Омская кормовая и Харьковская 22 (масса 1000 зерен и масса зерна колоса), Амир и Лада (число зерен и число колосков в колосе).

В результате изучения 14 сортообразцов среднепоздней группы спелости выделены сорта Ишимская, Кинельская 60 и Шортандинская 95, характеризующиеся высокой выраженностью массы 1000 зерен (35,6 г – 37,8 г) (табл. 3). Два сорта (Омская 24 и Сибирская 16) отличались высокой массой зерна колоса (1,07 и 1,14 г). У пяти сортов (Ишимская 98, Казахстанская 10, Омская 24, Сибирская 12 и Сибирская 16) были установлены наиболее высокие показатели числа колосков в колосе, а у сорта Омская 24 – числа зерен колоса. При этом за годы исследования сорт Омская 24 характеризовался средней изменчивостью числа зерен колоса.

По сочетанию высокой выраженности двух и более признаков можно выделить следующие образцы: Омская 24 (масса зерна, число зерен и число колосков в колосе); Сибирская 16 (масса зерна и число колосков в колосе) и Ишимская 98 (масса 1000 зерен и число колосков в колосе). Средней изменчивостью в сочетании с высокой выраженностью массы 1000 зерен характеризовались сорта Ишимская 98 и Кинельская 60. Достоверное превышение по числу колосков в колосе с низким коэффициентом вариации наблюдали у сортов Омская 24, Сибирская 12 и Сибирская 16.

Образцы, выделившиеся по количественным признакам среди всех групп спелости, были изучены по продолжительности периодов «всходы – колошение», «всходы – восковая спелость», устойчивости к грибным болезням и засухоустойчивости (табл. 4). Продолжительность периода «всходы – колошение» варьировала от 40,3 (Казахстанская 32) до 45,3 дня (Баганская 51 и Юлия), кроме того более коротким периодом характеризовались сорта Саратовская 62 (41,3 дня) и Харьковская 22 (41,7 дня).

Продолжительность периода от всходов до восковой спелости у образцов среднеранней, ранней и среднепоздней групп спелости варьировала в пределах НСР при $p < 0,05$, отклонения по продолжительности межфазных периодов также не выявлены. У образцов среднеспелой группы продолжительность данного периода в среднем за годы исследования варьировала от 76,7 (Казахстанская 32) до 81,3 дня (Харьковская 22), при этом достоверное отличие наблюдали лишь у сорта Казахстанская 32. Достоверных отличий в продолжительности межфазных периодов у сортов от среднего значения по группе наблюдали значительно больше.

Меньшей продолжительностью периода «колошение – восковая спелость», чем среднее значение по группе, характеризовались сортообразцы АН-34 (34,3) и Баганская 51 (33,3), большей – Лютесценс 85 (38,0), Омская кормовая (39,0), Саратовская 62 (3,1) и Харьковская 22 (+3,4), при этом варьирование признака у сортов в группе составило 33,3–39,7 дня.

Поражение изученных образцов мучнистой росой и бурой ржавчиной представлено по результатам полевой оценки в год наибольшего распространения инфекции (2013 г.). Наибольшей устойчивостью к мучнистой росе характеризовались сорта Юлия и Энита (9 баллов), бурой ржавчине – сорта Юлия и Альбидум 31, Амир и Прохоровка.

Погодные условия 2012 г. позволили дать оценку засухоустойчивости образцов, включенных в изучение. По результатам этой оценки выделенные по количественным признакам образцы значительно различались. Наименее устойчивыми к засухе были образцы Бэль и Лютесценс 85 (балл 3), 18 сортов характеризовались высокой устойчивостью к засухе (7 баллов) и 13 образцов – средней (5 баллов).

Обсуждение

Во многих работах, опубликованных по результатам изучения сортов зерновых культур различных групп спелости, авторы приходят к выводу о зависимости выраженности количественных признаков, особенно урожайности, от продолжительности вегетационного периода (Ведров, Халипский, 2009; Мных и др., 2014; Мальчиков, Мясникова, 2015; Malchikov, Myasnikova, 2016).

В нашем исследовании масса 1000 зерен выделившихся по этому признаку сортов в среднеранней и ранней группах составила 33,1 г (Тюменская 80), в среднеспелой – 34,3–38,3 г (Серебряна, Омская кормовая), в среднепоздней – 35,6 – 37,8 г (Кинельская 60, Шортандинская 95), при этом наблюдали тенденцию увеличения выраженности признака от ранних сортов к поздним. Исключение составляет сорт Омская кормовая, формирующий самое крупное зерно в эксперименте, но входящий в группу среднеспелых образцов.

По признакам «масса зерна колоса» и «число колосков в колосе» наблюдается та же тенденция, что и по массе 1000 зерен. Так, по массе зерна колоса варьирование у лучших образцов в группе составило: 1-я группа спелости – 0,89–0,95 г (Черемшанка, Росинка 1), 2-я – 0,97–1,11 г (Харьковская 22, Омская кормовая) и 3-я – 1,07–1,14 г (Сибирская 16, Омская 24). У выделившихся в группах сортообразцов число колосков в колосе увеличивалось от 1-й к 3-й группе спелости, при этом варьирование в группах составило: 1-я группа спелости – 14,6–16,1 шт. (Ирень, Энита), 2-я – 15,0–16,1 шт. (Амир, Баганская 51 и Бэль), 3-я – 15,8–16,9 шт. (Казахстанская 10, Омская 24).

По числу зерен колоса подобной тенденции между группами спелости не выявлено. Число зерен колоса у лучших образцов 1-й группы спелости варьировало от 30,3 (Ленинградская 97) до 32,2 шт. (Энита), тогда как во 2-й – от 29,9 (Амир) до 31,2 шт. (Прохоровка), а в 3-й значение признака у лучшего образца Омская 24 составило 32,9.

Значительную роль в продолжительности отдельных фаз развития растений играют условия вегетации (Исачкова, Ганичев, 2012; Гончаров и др., 2013). Нередко в годы с высокими температурами на фоне недостатка влаги в фазу колошения сорта из различных смежных групп спелости вступают в эту фазу почти одновременно

Таблица 4. Результаты фенологических наблюдений за коллекционными образцами пшеницы мягкой яровой, выделившимися по количественным признакам

Сортообразец	Всходы – колошение, дни	Всходы – восковая спелость, дни	Колошение – восковая спелость, дни	Мучнистая роса, балл	Бурая ржавчина, балл	Засухо- устойчивость, балл
	\bar{X} 2011–2013	\bar{X} 2011–2013	\bar{X} 2011–2013	2013 г.	2013 г.	2012 г.
1-я группа спелости \bar{X}	42,2	75,4	33,2			
Ирень	42,3	75,3	33,0	7	3	5
Ленинградская 97	43,7	76,0	32,3	7	7	7
Новосибирская 31	41,7	76,0	34,3	3	3	5
Росинка 1	42,0	75,3	33,3	7	3	7
Тюменская 80	41,3	74,7	33,3	7	7	5
Черемшанка	42,3	75,0	32,7	7	7	7
Энита	42,0	75,3	33,3	9	5	7
2-я группа спелости \bar{X}	43,4	79,6	35,7			
Альбидум 31	42,7	78,7	36,0	3	9	5
Амир	42,7	79,0	36,3	7	9	7
АН-34	43,0	77,3	34,3*	5	7	7
Баганская 51	45,3*	78,7	33,3*	3	5	7
Бэль	43,0	79,0	36,0	5	3	3
Диас 2	44,0	79,7	35,7	5	5	7
Казахстанская 32	40,3*	76,7*	36,3	5	7	7
Катюша	44,3	79,3	35,0	5	5	7
Лада	44,7	79,3	34,7	5	7	7
Лютесценс 148	44,0	80,3	36,3	3	7	5
Лютесценс 85	42,7	80,7	38,0*	7	7	3
Мариинка	44,7	80,7	36,0	5	7	7
Омская 31	44,3	80,3	36,0	5	7	5
Омская кормовая	42,0	81,0	39,0*	3	7	5
Прохоровка	44,7	80,0	35,3	7	9	7
Саратовская 62	41,3*	80,7	39,3*	7	3	5
Серебрина	44,0	79,3	35,3	7	5	5
Харьковская 22	41,7*	81,3	39,7*	5	5	7
Юлия	45,3*	81,0	35,7	99	99	5
3-я группа спелости \bar{X}	46,1	84,6	38,5			
Ишимская 98	46,0	83,7	37,7	5	3	5
Казахстанская 10	45,0	83,3	38,3	5	3	5
Кинельская 60	47,3	85,3	38,0	5	7	7
Омская 24	46,0	85,0	39,0	5	3	7
Сибирская 12	46,3	84,7	38,3	5	5	7
Сибирская 16	46,3	84,7	38,3	7	3	5
Шортандинская 95	45,7	85,7	40,0	7	7	7
НСР при $p < 0,05$	1,5	2,4	1,7			

Устойчивость к мучнистой росе: 99 – признаки поражения отсутствуют, 9 – очень высокая, 7 – высокая, 5 – средняя, 3 – низкая, 1 – очень низкая; устойчивость к бурой ржавчине: 99 – признаки поражения отсутствуют, 9 – поражение менее 5 %, 7 – 6–10 %, 5 – 11–20 %, 3 – 21–50 %; 1 – более 50 %; засухоустойчивость: 9 – очень высокая, 7 – высокая, 5 – средняя, 3 – низкая, 1 – очень низкая. * Значение достоверно отличается от среднего по группе спелости.

(различия составляют 1–3 дня) или переходят в другую группу спелости. Кроме того, большое влияние на сроки созревания в период налива зерна имеет наличие поражения листостебельными болезнями. В годы эпифитотий сорта, неустойчивые к листостебельным заболеваниям, созревают раньше устойчивых, так как сильно пораженные листья скручиваются и засыхают (Пересыпкин, 1979), в результате чего селекционеры могут отнести их в смежную, более раннюю группу спелости.

В наших исследованиях основная часть выделенных по количественным признакам образцов выколашивались в 2012 г. на 1–5 дней раньше, чем в 2011 г. При этом выявлены сортообразцы, вступающие в фазу колошения как в засушливом 2012, так и в благоприятном 2011 г. в одинаковые сроки: Тюменская 80 (40 дней), Баганская 51 (44), Омская 31 (43). Кроме того, имелись образцы Ленинградская 97, Мариинка, Диас 2 и Харьковская 22, которые в 2012 г. выколашивались на 1–3 дня позже, чем в 2011 г. В 2013 г. все, кроме сорта Юлия, вступали в фазу колошения на 1–8 дней позже, чем в 2011 г. Наибольшее увеличение межфазного периода отмечено у сортов Ленинградская 97 (6 дней), АН-34 (7) и Харьковская 22 (8).

Из всех 139 изученных в работе сортов, устойчивых к двум болезням, при этом имеющих высокую массу 1000 зерен, был лишь сорт Юлия селекции Пензенского и Самарского НИИСХ. Кроме того, сорт формировал более продуктивный колос, чем в среднем сорта среднепоздней группы, и большее число зерен. Продолжительность вегетации у сорта Юлия в 2013 г. была лишь на два дня больше, чем в 2011 г., в сравнении с сортами АН-34, Казахстанская 32, Лада и Омская 24, отличавшимися большей задержкой созревания (5–8 дней) и поражавшимися бурой ржавчиной и мучнистой росой. Таким образом, полученные нами результаты не позволяют сделать вывод о сокращении вегетационного периода в годы эпифитотий у сортов, поражаемых болезнями, в сравнении с устойчивыми.

Авторы (Живодёрова и др., 2009) наблюдали редукцию колосков в колосе под влиянием высоких температур воздуха и дефицита влаги в период прохождения озимой пшеницей V–XI этапов органогенеза, которая в зависимости от сорта и нормы высева варьировала от 0,8 до 2,9 шт. При этом в ряде исследований (Цильке, 1974; Шиндин, 2008; Гагаринский и др., 2015) авторы отмечают высокую стабильность признака «число колосков в колосе» по годам изучения на сортах и гибридах. В наших исследованиях сорта по-разному реагировали на высокие температуры и отсутствие осадков во время прохождения растениями V–XI этапов органогенеза растений в 2012 г. Сорта Альбидум 188 и Куйбышевская 2, имеющие самые высокие значения коэффициента вариации признака (20 и 18 % соответственно), характеризовались редукцией 4,8 колосков в засушливом 2012 г. по сравнению с благоприятным 2011 г., что составило, соответственно, 35 и 32 % от благоприятного года. Оба сорта являются среднеспелыми. В группе среднеранних и ранних сортов наибольшее снижение числа колосков в колосе в засушливый год (5,5 шт., 30 %) отмечено у среднераннего интенсивного сорта Новосибирская 31 (Лихенко и др., 2014); в группе среднепоздних – у сорта Казахстанская 10 (3 шт., 18 %).

Кроме того, следует отметить, что сорта среднепозднего срока созревания в целом меньше (–1,7 шт.), чем сорта среднераннего, раннего (–2,3 шт.) и среднеспелого (–2,4 шт.) сроков созревания, редуцировали колоски в условиях засухи 2012 г. по сравнению с 2011 г. Таким образом, в наших исследованиях выявлены значительные различия по стабильности признака «число колосков в колосе». В зависимости от сорта число колосков в колосе в условиях засухи 2012 г. снижалось по сравнению с 2011 г. на 4 (Омская 24, Лютеценс 148) – 35 % (Альбидум 188). В целом же средние значения по группам спелости в условиях 2012 г. были на 11–16 % меньше по сравнению с 2011 г., что говорит о стабильности признака по группе сортов.

Проведенное изучение коллекционных образцов пшеницы мягкой яровой в контрастных погодных условиях позволило выделить образцы для каждой группы спелости, характеризующиеся высокими показателями как отдельных признаков, так и их комбинаций. Дополнительно к оценке количественных признаков образцы были охарактеризованы по устойчивости к бурой ржавчине, мучнистой росе и засухе в полевых условиях, продолжительности периода вегетации и межфазных периодов, что позволяет подбирать коллекционные образцы для селекционного использования по комплексу признаков.

Благодарности

Оценка сортов по продолжительности вегетационного периода, устойчивости к грибным болезням и засухоустойчивости проводилась в рамках госзадания по проекту №0324-2015-0005. Анализ количественных признаков и статистическая обработка результатов выполнены при финансовой поддержке гранта РФ №16-16-00011.

Конфликт интересов


Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Андреева З.В. Доля генотипической и паратипической изменчивости урожайности зерна при испытании сортов мягкой яровой пшеницы в условиях Омской, Новосибирской, Томской областей и Алтайского края. Вестн. Новосибирского ГАУ. 2010; 3(15):9-13.
- Апанасенко В.В., Егорова И.Н., Бардунов А.О. Сортовое районирование сельскохозяйственных культур в Новосибирской области на 2015 год. Филиал ФГБУ «Госсорткомиссия» по Новосибирской области. Новосибирск: «Ареал», 2015.
- Баталова Г.А. Использование гибридизации и отбора в селекции голозерного овса. Зерновое хозяйство России. 2015;2:25-28.
- Вавилов Н.И. Селекция как наука. Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987.
- Ведров Н.Г., Халипский А.Н. Сравнительная оценка сортов яровой пшеницы западносибирской и восточносибирской селекции. Вестн. Красноярского ГАУ. 2009;7:95-102.
- Гагаринский Е.Л., Степанов С.А., Сигнаевский В.Д. Микроэволюция элементов продуктивности побега яровой мягкой пшеницы саратовской селекции. Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. 2015;13:171-181.
- Гончаров П.Л., Куркова С.В., Осипова Г.М. Реакция сортов яровой мягкой пшеницы на условия внешней среды в степной зоне Западной Сибири (Северная Кулунда). Достижения науки и техники АПК. 2013;1:5-7.

- Давыдова Н.В., Казаченко А.О. Особенности подбора исходного материала для селекции яровой мягкой пшеницы в условиях Центрального Нечерноземья. Вестн. Алтайского ГАУ. 2013;5:5-9.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985.
- Драгавцев А.Г., Цильке Р.А., Рейтер Б. Г. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984.
- Живодёрова С.П., Архипова, Н.А., Иванова Л.В. Редукция колосков в колосе у сортов озимой пшеницы в зависимости от густоты продуктивного стеблестоя в условиях Оренбургского Предуралья. Изв. Оренбургского ГАУ. 2009;22-2:37-39.
- Исачкова О.А., Ганичев Б.Л. Вегетационный период сортообразцов голозерного овса в условиях северной лесостепи Кемеровской области. Достижения науки и техники АПК. 2012;10:26-29.
- Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(2):314-325.
- Лихенко И.Е., Артёмова Г.В., Степочкин П.И., Сотник А.Я., Гринберг Е.Г. Генофонд и селекция сельскохозяйственных растений. Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2014;5:35-41.
- Лихенко И.Е., Зыбченко Д.П., Замиралова В.И. Формирование цензов пшеницы в засушливых условиях сибирской лесостепи. Достижения науки и техники АПК. 2014;3:44-46.
- Лубнин А.Н. Селекция мягкой яровой пшеницы в Сибири. Новосибирск: ООО ИПЦ «Юпитер», 2006.
- Маркелова Т.С. Результаты селекции озимой и яровой пшеницы на устойчивость к болезням в условиях Нижнего Поволжья. Аграрный научный журнал. 2015;4:26-27.
- Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Возможности создания сортов яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) с широкой изменчивостью параметров вегетационного периода. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):176-184.
- Мережко А.Ф., Удачин Р.А., Зуев В.Е., Филатенко А.А. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале (Методические указания). Под ред. А.Ф. Мережко. Санкт-Петербург: ВИР, 1999.
- Мных С.В., Бугрей И.В., Рыжов В.А. Влияние длины вегетационного периода на урожайность риса. Современные технологии сельскохозяйственного производства и приоритетные направления развития аграрной науки. Материалы международной научно-практической конференции. 2014:124-126.
- Обухова Е.О. Роль экологических факторов в формировании урожайности мягкой яровой пшеницы в условиях Канской лесостепи. Вестн. Хакасского государственного ун-та им. Н.Ф. Катанова. 2014;9:135-138.
- Пересыпкин В.Ф. Болезни зерновых культур. М.: Колос, 1979.
- Прохоренко К.С., Горяев Д.Ю., Дмитриев В.Е. Использование методов контрастных сроков посева при изучении нормы высева яровой пшеницы. Вестн. Красноярского ГАУ. 2007;3:84-87.
- Цильке Р. А. Изменчивость характера наследования количественных признаков у мягкой яровой пшеницы в зависимости от условий вегетации. Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 1974;2:31-39.
- Шиндин И.М. Наследование количественных признаков гибридами мягкой яровой пшеницы в условиях Дальнего Востока. Вестн. Красноярского ГАУ. 2008;4:66-70.
- Leonova I.N. Molecular markers: implementation in crop plant breeding for identification, introgression, and gene pyramiding. Rus. J. Genet.: Appl. Res. 2013;3(6):464-473. DOI 10.1134/S2079059713060051
- Malchikov P.N., Myasnikova M.G. Approaches to the development of durum wheat cultivars (*Triticum durum* Desf.) with a wide variability of the growth season. Rus. J. Genet.: Appl. Res. 2016;6(3):249-257. DOI 10.1134/S2079059716030072
- Randhawa H.S., Graf R.J., Pozniak C., Clarke J.M., Asif M., Hucl P., Spaner D., Fox S.L., Humphreys D.G., Knox R.E., Depauw R.M., Singh A.K., Cuthbert R.D. Application of molecular markers to wheat breeding in Canada. Plant Breeding. 2013;132(5):458-471.
- Wessels E., Botes W.C. Accelerating resistance breeding in wheat by integrating marker-assisted selection and doubled haploid technology. South African J. Plant Soil. 2014;31(1):35-43.

Разнообразие культурного овса по хозяйственно ценным признакам и их связь с устойчивостью к фузариозу

И.Г. Лоскутов^{1, 2} , Е.В. Блинова¹, О.П. Гаврилова³, Т.Ю. Гагкаева³

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург, Россия

² Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург, Россия

³ Федеральное государственное бюджетное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

Комплексное полевое и лабораторное изучение эколого-географического и внутривидового разнообразия овса способствует определению параметров, на основании которых возможно отбирать генотипы, являющиеся генетическими источниками для селекции. Целью исследований являлся анализ взаимосвязи хозяйственно ценных признаков генотипов овса из коллекции ВИР с устойчивостью к фузариозу зерна. В 2007–2009 гг. и 2014 г. проведено полевое и лабораторное изучение по агрономическим признакам и устойчивости к заболеваниям 340 генотипов пленчатого и голозерного овса культурных видов *Avena sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hoch. и *A. strigosa* Schreb. различного географического происхождения из коллекции ВИР. На искусственном инфекционном фоне гриба *Fusarium sporotrichioides* Sherb. генотипы овса оценили по зараженности зерна и накоплению микотоксинов. Комплексное изучение показало, что увеличение продолжительности второй половины вегетации, наличие устойчивости к полеганию и заражению патогенами, уменьшение высоты растений и увеличение длины метелки способствовали увеличению зараженности зерна грибами *Fusarium*. Было установлено, что овес песчаный (*A. strigosa*) и посевной (*A. sativa*) в меньшей степени подвержены заболеванию фузариозом, чем византийский (*A. byzantina*) и абиссинский (*A. abyssinica*). Голозерные формы овса в большей степени устойчивы к фузариозу зерна по сравнению с пленчатыми. Сопоставление результатов оценки местных и селекционных генотипов показало, что местные образцы с одногривой метелкой и темноокрашенными цветковыми чешуями более устойчивы к фузариозу. При рассмотрении географического происхождения установлено, что селекционные сорта из России, Белоруссии и США и местные сорта из Китая обладали более высокой устойчивостью к фузариозу по сравнению с генотипами из других стран. По совокупности изученных характеристик выделены генотипы овса с высокой продуктивностью и устойчивостью к фузариозу.

Ключевые слова: *Avena* spp.; генотип; хозяйственно ценные признаки; устойчивость; фузариоз; микотоксины; факторный анализ.

The valuable characteristics of oats genotypes and resistance to *Fusarium* disease

I.G. Loskutov^{1, 2} , E.V. Blinova¹, O.P. Gavrilo³, T.Yu. Gagkaeva³

¹ N.I. Vavilov Research Institute of Plant Industry, Saint-Petersburg, Russia

² Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

³ All-Russian Institute of Plant Protection, Saint-Petersburg, Pushkin, Russia

A comprehensive field- and laboratory-based assessment of the eco-geographical and intraspecific diversity of oats helps determine the parameters, on the basis of which it is possible to select genotypes that may serve as genetic sources for breeding. The study aims to analyze the relationship of agronomic traits of oat genotypes from the VIR collection with resistance to *Fusarium* disease. The agronomic characters and disease resistance of 340 genotypes of hulled and naked oats belonging to the cultivated species *Avena sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hoch. and *A. strigosa* Schreb. of different geographical origin have been tested in field and laboratory conditions in 2007–2009 and in 2014. The artificial infection with *Fusarium sporotrichioides* Sherb. was used to evaluate bacterial loads and mycotoxin contamination in the oat genotypes. An integral analysis has shown that the duration of the second half of the vegetation period, resistance to lodging and pathogen infection, plant height and panicle elongation facilitated grain infection. It has been found that *A. strigosa* and *A. sativa* are less susceptible to *Fusarium* than *A. byzantina* and *A. abyssinica*. Naked oats are more resistant to *Fusarium* disease if compared to the hulled ones. A comparison of evaluation results for the local and bred genotypes has shown that local accessions with the unilateral panicle and dark-colored floral glumes are more resistant to *Fusarium* disease. When considering the geographical

origin, a higher degree of resistance was discovered in local varieties from China as well as in some accessions from Russia and USA and bred cultivars from Belarus. In total, the characters studied made it possible to identify oat genotypes with high yield and resistance to *Fusarium* disease.

Key words: *Avena* spp.; genotype; valuable characters; resistance; *Fusarium* disease; mycotoxins; principal component analysis.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Гаврилова О.П., Гагкаева Т.Ю. Разнообразие культурного овса по хозяйственно ценным признакам и их связь с устойчивостью к фузариозу. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):286-294. DOI 10.18699/VJ16.151

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Loskutov I.G., Blinova E.V., GavriloVA O.P., Gagkaeva T.Yu. The valuable characteristics of oats genotypes and resistance to *Fusarium* disease. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):286-294. DOI 10.18699/VJ16.151

Главным направлением селекции зерновых культур является увеличение урожайности и улучшение качественных показателей зерна. Для формирования растениями максимального урожая необходимо создание сортов с высоким потенциалом продуктивности и качества, а также устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам среды.

В результате возросшего в последние годы спроса на качественное зерно овса, которое стали активно использовать в пищевой промышленности, значительно повысился интерес к селекции новых устойчивых к различным заболеваниям сортов овса. Успехи в создании перспективных высококачественных сортов в значительной мере зависят от разнообразия исходного генетического материала. Хозяйственно ценные признаки (длина вегетационного периода, высота растений, устойчивость соломины к полеганию, а также форма, длина и строение метелки, урожайность) источников и доноров, используемых в селекционном процессе, могут существенно изменять свойства нового, созданного с их участием генотипа. Однако сочетания привносимых признаков могут по-разному влиять на устойчивость растений к заболеваниям (Родионова и др., 1994; Лоскутов, 2007).

Основными вредоносными заболеваниями овса являются корончатая и стеблевая ржавчина, головневые заболевания, вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ). В последнее время в России отмечено увеличение распространения листовых пятнистостей, вызываемых *Drechslera avenae* (Eidam.) Ito et Kuribay., *Septoria avenae* Frank., *Myrothecium verrucaria* Ditmar. (Loskutov, Rines, 2011). Особое значение приобрело заболевание, связанное с грибами *Fusarium*, фузариоз зерна, которое значительно уменьшает получаемый урожай и, кроме того, за счет способности некоторых видов фузариевых грибов образовывать микотоксины снижает качество получаемого зерна (Tekauz et al., 2004; Гагкаева, Гаврилова, 2011; Гагкаева и др., 2011; Martinelli et al., 2014).

Многие исследователи отмечают, что голозерные сорта овса более устойчивы к поражению зерна грибами и меньше накапливают микотоксины (GavriloVA et al., 2008; Tekauz et al., 2008; Yan et al. 2010; Gagkaeva et al., 2013). При инокуляции растений грибами *Fusarium* основные элементы урожайности – масса 1000 зерен и масса зерна с метелки – уменьшались у пленчатых европейских

сортов по сравнению с голозерными (Kiesana et al., 2002; Mielniczuk et al., 2004). При изучении пленчатых европейских сортов овса было найдено, что зараженность зерновок фузариевыми грибами хорошо коррелировала с количеством накопленных в них микотоксинов (Plăcintă et al., 2015). Кроме того, устойчивость овса к фузариозу связана с повышением содержания белка, крахмала, микроэлементов в зерне (Bjørnstad, Skinnes, 2008). Микотоксин дезоксиниваленол (ДОН) накапливается преимущественно в пленках по сравнению с зерновками, удаление которых приводит к уменьшению содержания этого микотоксина в овсе, используемом для переработки на пищевые цели (Scudamore et al., 2007; Šliková et al., 2010). Отмечается, что накопление трихотеценовых токсинов Т-2/НТ-2 в зерне овса может быть значительным даже без видимых симптомов поражения растений фузариозом, что делает такое зерно невозможным в использовании на пищевые и кормовые цели (Imathiu et al., 2013).

Молекулярные маркеры и QTL картирование для идентификации селекционных признаков, и в том числе устойчивости к основным заболеваниям, используются на овсе не так часто. Картирование генотипов овса по зараженности грибами *Fusarium* и накоплению микотоксина ДОН в зерне проведено впервые, установленные группы сцепления по изученным признакам могут быть в дальнейшем успешно использованы в селекционной практике (He et al., 2013).

Комплексное фитопатологическое изучение эколого-географического и внутривидового разнообразия овса способствует выделению новых источников и доноров устойчивости для расширения генетической основы создаваемых сортов. Оценка устойчивости генотипов овса к фузариозу в отличие от других заболеваний представляет определенную сложность из-за отсутствия видимых симптомов заболевания в поле. Для полной характеристики оцениваемого материала необходимо использовать трудоемкие, времязатратные и дорогостоящие лабораторные методы анализа, которые включают определение зараженности зерна, выявление количества ДНК патогенов и образуемых ими микотоксинов (Gagkaeva et al., 2013).

Установление предикторов, на основании которых возможно отбирать генотипы, предположительно характеризующиеся относительной устойчивостью к фузариозу, будет способствовать более быстрому скринингу гене-

тического разнообразия рода *Avena* L. и, следовательно, выявлению источников устойчивости к заболеванию.

Цель исследований – провести анализ взаимосвязи хозяйственно ценных признаков генотипов овса из коллекции ВИР с устойчивостью к фузариозу зерна.

Материалы и методы

В течение трех лет (2008, 2009 гг. и 2014 г.) оценивали различные показатели 340 генотипов местных и селекционных сортов пленчатого и голозерного овса из коллекции ВИР, относящихся к гексаплоидным видам *Avena sativa* L. (250 образцов), *A. byzantina* C. Koch (60 образцов), тетраплоидному *A. abyssinica* Hoch. (15 образцов) и диплоидному *A. strigosa* Schreb. (15 образцов) согласно классификации Н.А. Родионовой и др. (1994). Полевое изучение хозяйственно ценных признаков и оценку развития листовых пятнистостей и ВЖКЯ проводили на полях Пушкинского филиала ВИР согласно Методическим указаниям (Лоскутов и др., 2012). Образцы оценивали по продолжительности периода вегетации, высоте растений, устойчивости к полеганию и болезням на естественном фоне, элементам продуктивности метелки (длина, число колосков и зерен, масса зерна с метелки), массе 1000 зерен и урожайности зерна, полученного с делянки, а также форме метелки и окраске цветковой чешуи зерновки. Сравнение образцов проводили относительно стандартов, в качестве которых были выбраны сорта *Вогтус* (Германия) для пленчатого овса и Пушкинский (Россия, Ленинградская обл.) для голозерных.

Искусственное заражение генотипов овса грибом *Fusarium sporotrichioides* Sherb. проводили в 2007–2009 гг. на экспериментальной станции ВИЗР в Тосненском районе Ленинградской области (Гаврилова и др., 2012; Гагкаева и др., 2012; Gagkaeva et al., 2013), а в 2014 г. – на полях Пушкинских лабораторий ВИР. После сбора и обмолота урожая оценивали образцы по устойчивости к фузариозу на основании суммы трех показателей: зараженность зерна грибами, содержание ДНК грибов и количество накапливаемых микотоксинов в зерне. Зараженность грибами оценивали на картофельно-сахарозной агаризованной среде после поверхностной стерилизации зерна, в том числе для пленчатых образцов анализ зерна проводили в цветковой пленке, а также после ее механического удаления. Содержание ДНК грибов *Fusarium*, продуцирующих трихотеценовые микотоксины, и микотоксинов определяли в размолотой пробе зерна. Количество ДНК грибов выявляли методом ПЦР в реальном времени с использованием видоспецифичных праймеров для *Fusarium*, содержащих ген *tri5* (Halstensen et al., 2006; Yli-Mattila et al., 2008). Анализ содержания Т-2 токсина и ДОН в зерне проводили методом твердофазного конкурентного иммуоферментного анализа (ИФА) с помощью тест-систем (Burkin et al., 2000; Кононенко, Буркин, 2009). По устойчивости к накоплению микотоксинов генотипы характеризовали на основе суммарного содержания ДОН и Т-2 токсина (трихотеценовых микотоксинов).

Статистическую обработку полученных результатов проводили в программе Statistica 7. Для выявления закономерностей изменчивости и коррелированности изученных признаков был проведен факторный анализ

методом главных компонент. Для уточнения найденных закономерностей изменчивости значения главных компонент для каждого из признаков были проанализированы при помощи однофакторного дисперсионного анализа.

Результаты и обсуждение

Оценка овса из коллекции ВИР по продолжительности вегетационного периода и его отдельных фаз выявила, что большинство анализированных образцов относились к среднеспелым (60 %), остальные были охарактеризованы как скороспелые (15 %) и позднеспелые (25 %). В селекционных программах предпочтительны генотипы, обладающие средней продолжительностью вегетационного периода и, следовательно, характеризующиеся более высоким потенциалом урожайности. Однако в случаях расширения ареала овса на север и в степные засушливые районы скороспелость этой культуры приобретает важное значение, так как позволяет не только собрать урожай в более короткие сроки, спасти его от засухи и суховея, но и получить более качественное зерно, поскольку скороспелые сорта в таких экстремальных условиях в меньшей степени подвержены различным заболеваниям (Родионова и др., 1994; Лоскутов, 2007). В группу скороспелых вошли образцы из России: Борси и Соку (Ленинградская обл.), Кировец, Аргамак и Першерон (Кировская обл.), Скакун (Московская обл.), Тулунский 19 и Анчар (Иркутская обл.), Амурский утес (Хабаровский край), а также Левша (Кемеровская обл.). Из зарубежных образцов коротким вегетационным периодом характеризовались Gere (Норвегия), KWS Contender, Scorpion, Turphoon (Германия), Effektiv (Австрия), Ivory (Франция), Tanmi, Kuromi и Av 21/1 (Япония), Yung 492 (Китай), Numbat и Нау (Австралия). Скороспелые местные генотипы вида *A. sativa* выявлены среди образцов из Хабаровского края и Сахалинской области России, Португалии, Испании и Монголии; вида *A. abyssinica* – из Эфиопии, вида *A. strigosa* – из Португалии и Испании. Кроме того, образцы овса с продолжительным периодом вегетации при их заражении токсинопродуцирующими видами *Fusarium* накапливают значительно больше микотоксинов по сравнению со скороспелыми образцами (Gagkaeva et al., 2011).

Видовое разнообразие овса по средней высоте растений характеризовалось большим потенциалом изменчивости от 40 до 155 см. Большинство изученных образцов были высокорослыми, с высотой растений 105–155 см (66 %); среднерослыми были генотипы с высотой 90–100 см (26 %); самой малочисленной группой были низкорослые формы (8 %). Кроме того, последние обладали рядом отрицательных признаков: позднеспелостью, компактной непродуктивной метелкой с укороченным верхним междоузлем, а также частичной или полной стерильностью цветков, приводящей к плохой выполненности зерновок. Среди анализированных генотипов короткостебельными (до 80 см) были Av 21/1 (Япония), Denton Dwarf, OT 207 (Канада), Нау (Австралия) и доноры короткостебельности, созданные в ВИР (Соку, Ханомы, Ханомы 2, Совет) (Лоскутов, 2007). В группу генотипов, имеющих высоту соломины более 105 см, вошли российские сорта Кречет (Кировская обл.), Горизонт (Курская обл.), Сибирский

голозерный (Омская обл.), Тубинский (Красноярский край), Креол (Алтайский край), Догой и Мэргэн (Бурятия), сорт из Китая Yung 492, а также местные образцы овса *A. strigosa* из Португалии и Испании. Высокорослые растения более склонны к полеганию и при контакте с поверхностью почвы имеют большую вероятность заразиться грибами рода *Fusarium*, чем неполегающие, вследствие этого потери урожая могут быть значительными. Использование в селекционном процессе сортов, обладающих прочной укороченной соломиной, считается вполне оправданным (Лоскутов, 2007).

Окраска цветковых чешуй и форма метелки являются внутривидовыми таксономическими признаками для определения разновидностей овса. Это разнообразие можно встретить только у местных сортов овса, т. к. все селекционные сорта характеризуются более продуктивной раскидистой метелкой с зерном, имеющим белую или желтую цветковую чешую. В нашем исследовании местные сорта имели разнообразную окраску цветковых чешуй: от белой (45 %) и желтой (30 %) до серой (10 %) и коричневой (15 %); форма метелки была раскидистая (85 %) или одногривая (сжатая) (15 %).

Продуктивность сорта складывается из нескольких составляющих: элементов продуктивности метелки, массы зерна с растения, массы зерна, полученного с 1 м². Анализ параметров метелки позволил выявить образцы овса с максимальными длиной, числом колосков, зерен и массой зерна. Стандарт Vogfus характеризовался средними показателями длины метелки (16,5 см) и числом зерен в ней (52). Масса полученного зерна с одной метелки этого сорта и масса 1000 зерен превышали стандартные средние показатели и составили 1,7–2,1 г и 44,0 г соответственно.

Длина метелки исследованных генотипов варьировала в среднем от короткой (11 см) до очень длинной (27 см). Среднее число зерен в метелке у образцов сильно варьировало от 13 до 99 шт. Значительный интерес представляют генотипы, имеющие длинную метелку с большим числом зерен в ней. В нашем исследовании к таким относились голозерные сорта Naked и U-Maj (Китай) и Сибирский голозерный (Россия, Омская обл.), пленчатые местные образцы из России (Амурская область), Португалии, Италии, Туниса и Китая (все – *A. sativa*), а также местные образцы *A. abyssinica* из Эфиопии и *A. strigosa* из Португалии.

Масса зерна с метелки колебалась в значительном диапазоне от 0,19 г до 2,6 г. Только у некоторых образцов этот показатель был больше 2,4 г. Это образцы из России: Кречет (Кировская обл.), Львовский 72, Горизонт (Курская обл.), Аргумент (Алтайский кр.), Тубинский (Красноярский кр.), Иртыш 23 (Омская обл.), Сиг (Новосибирская обл.), Покровский (Якутия), Альтаир (Кемеровская обл.); голозерные: Сибирский голозерный (Россия, Омская обл.), а также Сапуон (Германия), Gerald (Великобритания) и местные сорта из России (Амурская обл.) и Китая.

Самая продуктивная метелка по сумме показателей выявлена у сорта Покровский: длина – 20 см, число колосков – 40 шт., число зерен – 73 шт. и максимальная масса зерна с метелки – 2,6 г.

После уборки урожая проведена оценка образцов по массе 1000 зерен. Согласно Международному классификатору, крупным считается зерно, масса 1000 зерен

которого в пленках составляет 36 г и больше, без пленок – 25 г и больше. По крупности зерна образцы разных видов и подвидов существенно отличались друг от друга. Крупным зерном характеризовались селекционные сорта *A. sativa*: голозерные российские сорта Пушкинский (Ленинградская обл.), Левша (Кемеровская обл.), Сибирский голозерный (Омская обл.), а также Владыка (Белоруссия) и Numbat (Австралия); пленчатые: российские сорта Камбулинский, Песец (Ленинградская обл.), Анчар (Иркутская обл.), Кречет (Кировская обл.), Конкур, Рысак (Ульяновская обл.), Иртыш 23, Уран (Омская обл.), Альтаир (Кемеровская обл.), Аргумент (Алтайский кр.), а также Belinda, SW Betania и SW Ingeborg (Швеция), Adamo (Нидерланды), Galaxy (Германия), Effektiv (Австрия) и Furlong (Канада). Исследованные местные образцы *A. sativa* имели массу 1000 зерен от 23,4 до 34,8 г. Мелкое зерно было у тетраплоидного вида *A. abyssinica* (от 13,6 до 18,4 г) и диплоидного вида *A. strigosa* (от 14,4 до 25,6 г). Наиболее крупное зерно среди генотипов *A. strigosa* имел местный образец из Португалии, относящийся к подвиду *brevis*. Местные сорта *A. byzantina* из-за значительного поражения в 2014 г. ВЖКЯ имели щуплое зерно и низкую массу 1000 зерен от 11,1 до 33,8 г.

Основной показатель продуктивности генотипа – масса зерна с делянки. Стандарт Vogfus отличался стабильной по годам изучения урожайностью зерна с делянки – 335 г/м². На уровне стандарта и выше по урожайности зерна были российские сорта Скакун, Лев и Буланный (Московская обл.), Кречет (Кировская обл.), Бегунок (Ульяновская обл.), Тогурчанин (Томская обл.), Аргумент (Алтайский кр.), Тубинский (Красноярский кр.), Сиг (Новосибирская обл.), Иртыш 22 и Иртыш 23 (Омская обл.), а также Adamo (Нидерланды), Galaxy, Сапуон (Германия), Kigomi (Япония) и местный сорт из России (Амурская обл.). Среди голозерных самыми урожайными были российские сорта Пушкинский (Ленинградская обл.), Помор (Кемеровская обл.), Сибирский голозерный (Омская обл.), а также Ui-Mai (Китай) и Laurel (Канада).

Полевая оценка овса на устойчивость к основным болезням на естественном фоне выявила, что в 2008–2009 гг. у стандарта Vogfus поражение корончатой ржавчиной достигло 9 баллов. Распространение корончатой и стеблевой ржавчины на изучаемых образцах было слабым. На 34 образцах коллекции (10 %) признаки корончатой ржавчины не были отмечены, стеблевая ржавчина была выявлена единично. Красно-бурая пятнистость появлялась на листьях овса начиная с фазы выхода в трубку и до начала созревания, но развитие этого заболевания было незначительным. На низком инфекционном фоне были отмечены генотипы, долгое время вегетирующие без симптомов данных заболеваний: Галоп (Россия, Ульяновская обл.), Аргмак (Россия, Кировская обл.), Писаревский (Россия, Томская обл.), Креол (Россия, Алтайский кр.) и местные сорта из России (Приморский край, Якутия) и Китая.

В 2014 году наблюдали значительное распространение ВЖКЯ из-за большой численности на посевах овса переносчика этой инфекции – черемуховой тли. Поражение отдельных делянок с местными образцами *A. byzantina* из Италии, Испании и Португалии было максимальным (до 9 баллов). Селекционные сорта (Кречет, Креол, Юбиляр

Таблица 1. Характеристика генотипов овса по устойчивости к фузариозу (искусственный фон гриба *F. sporotrichioides*)

Градация	Зараженность зерна, %		Кол-во ДНК грибов <i>Fusarium</i> , г/100 мг муки	Сумма трихотеценовых микотоксинов, мкг/кг
	очищенное	в пленке		
Устойчивый (1 балл)	0	0–5	0–0,1	0–50
Среднеустойчивый (2 балла)	1–4	5–15	0,11–0,5	51–500
Восприимчивый (3 балла)	5–15	16–25	0,51–1,5	501–1000
Высоко восприимчивый (4 балла)	16–100	26–100	1,51–4,0	1001–15000

и др.) в меньшей степени, чем местные генотипы, поражались ВЖКЯ. Исключение составил голозерный сорт Гаврош из Кемеровской области, восприимчивый к ВЖКЯ. Среди изученных образцов за все годы только один сорт, Писаревский (Россия, Томская обл.), не имел симптомов грибных болезней и в слабой степени поражался ВЖКЯ.

Устойчивость к фузариозу каждого генотипа характеризовали по трем показателям с использованием определенной градации в зависимости от выявленных диапазонов варьирования (табл. 1). Интегральную характеристику устойчивости образца к фузариозу определяли на основании совокупности всех показателей. Многолетняя оценка стандарта, сорта *Vogus*, позволила отнести его в группу среднеустойчивых сортов, поскольку зараженность очищенного зерна фузариевыми грибами не превышала 4 %, зерна в пленке – 18 %, количество ДНК *Fusarium* в зерне составляло 0,22–0,68 нг/мкл, а суммарное содержание трихотеценовых микотоксинов – 47–466 мкг/кг. Из анализированных образцов к устойчивым и среднеустойчивым генотипам относились 5,0 и 49,0 % соответственно, остальные были охарактеризованы как восприимчивые (42,7 %) и высоко восприимчивые к заболеванию (3,3 %). Показано, что в результате искусственной инокуляции зараженность образцов зерна овса голозерной формы была до 5 раз меньше, чем пленчатых форм, а накопление микотоксинов – до 2,6 раз меньше.

Наиболее перспективными, с высокой комплексной устойчивостью к фузариозу зерна и накоплению микотоксинов являются староместные сорта овса дальневосточного и азиатского происхождения из Амурской области России, Монголии, Японии, Китая и селекционные сорта Аргамак (Россия, Кировская обл.) и *Kugomi* (Япония). Кроме того, как устойчивые к фузариозной инфекции можно выделить продуктивные голозерные сорта из России: Тюменский голозерный (Тюменская обл.), Левша и Гоша (Кемеровская обл.), Вятский голозерный (Кировская обл.), Сибирский голозерный (Омская обл.), а также пленчатые: Кировец (Кировская обл.), Дерби, Пируэт (Ульяновская обл.) и Анчар (Иркутская обл.).

Следует отметить, что короткостебельный (вероятно, несущий доминантную аллель гена короткостебельности *Dw6*) голозерный сорт *Numbat* из Австралии (Лоскутов, 2007), толерантный к фузариозу при благоприятных условиях его возделывания, обладал такими ценными признаками, как скороспелость, повышенная масса 1000 зерен, повышенное содержание белка, масла и олеиновой жирной кислоты (Конарев и др., 2015).

Статистическая обработка данных оценки образцов за три года методом главных компонент была использована для изучения взаимовлияния изученных характеристик. Этот метод позволяет перейти от множества исходных данных к существенно меньшему числу новых суммарных показателей – факторов, сформированных из наиболее коррелированных переменных. В результате взаимосвязь выявленных характеристик может быть описана количественной оценкой роли отдельных переменных в формировании результирующего показателя. Выявленные нами переменные объединены в три фактора по уровню дисперсии, рассчитаны факторные нагрузки, показывающие степень взаимосвязи соответствующих переменных и факторов. Чем больше абсолютная величина факторной нагрузки, тем сильнее связь переменной с фактором, тем больше данная характеристика обусловлена действием соответствующего фактора.

Фактор 1 (F1 – 43,7 % дисперсии) включает в себя видовую принадлежность изученных образцов; изменчивость полевой устойчивости к корончатой ржавчине, гельминтоспориозу, полеганию; толерантность к ВЖКЯ; продолжительность периода «выметывание–созревание», а также изменчивость длины метелки и массы зерна с метелки. Зараженность грибами *Fusarium* зерна в пленке и после ее удаления со всеми отмеченными признаками плеяды находится в прямой сильной зависимости, что подтверждается данными корреляционного анализа. Следовательно, увеличение продолжительности второй половины вегетации, удлинение метелки, увеличение массы зерна с метелки, уменьшение устойчивости к полеганию и патогенам – все это будет способствовать увеличению зараженности зерновки грибами *Fusarium* (табл. 2).

Фактор 2 (F2 – 14,7 % дисперсии) включает изменчивость продолжительности периодов «всходы–выметывание» и «всходы–созревание», в меньшей степени он связан с изменчивостью высоты растения и числом зерен в метелке. Зараженность очищенного зерна и зерна в пленке со всеми отмеченными признаками плеяды находится в обратной зависимости. Кроме того, продолжительность периода «всходы–выметывание» является трансгрессивным признаком, который связан с первым и вторым факторами. Таким образом, в большинстве случаев при увеличении продолжительности вегетационного периода и его первой половины, при увеличении высоты растений и числа зерен в метелке происходит уменьшение зараженности зерновок фузариевыми грибами.

Таблица 2. Взаимосвязь исследованных характеристик генотипов овса и факторных нагрузок главных компонент

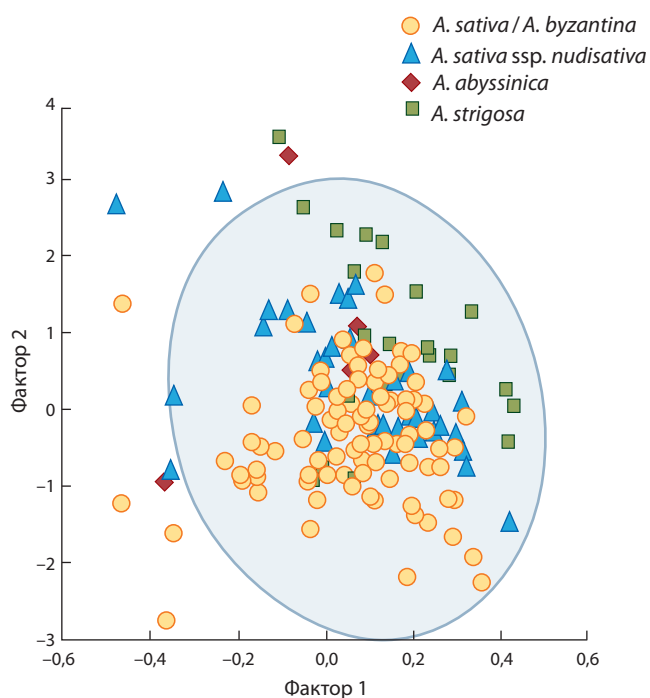
Переменные показатели	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0,05$		
	F 1	F 2	F 3
Видовая принадлежность	-0,98	-0,09	0,04
Продолжительность периода «всходы – выметывания»	-0,51	0,72	-0,21
Продолжительность периода «выметывание – созревание»	-0,81	0,17	-0,04
Продолжительность периода «всходы – созревание»	-0,13	0,84	-0,25
Высота растений	0,06	0,64	0,37
Устойчивость к полеганию	-0,93	-0,19	0,01
Длина метелки	-0,88	0,25	0,07
Число колосков в метелке	-0,21	0,32	0,08
Число зерен в метелке	-0,16	0,61	0,38
Масса зерен в метелке	-0,94	-0,05	-0,05
Масса 1 000 зерен	-0,17	-0,21	-0,34
Урожай 1 м ²	-0,10	-0,38	0,72
Устойчивость к корончатой ржавчине	-0,95	0,02	0,20
Устойчивость к гельминтоспориозу	-0,98	-0,08	0,06
Толерантность к ВЖКЯ	-0,97	-0,07	0,02
Зараженность <i>Fusarium</i> зерна очищенного	-0,77	-0,36	0,04
Зараженность <i>Fusarium</i> зерна в пленке	-0,61	-0,40	0,06
Количество Т-2 токсина	0,28	-0,12	-0,07
Количество ДОН	0,05	-0,17	-0,57
Общая дисперсия	8,310	2,801	1,386
Доля общей дисперсии	0,437	0,147	0,072

ВЖКЯ – вирус желтой карликовости ячменя; ДОН – дезоксиниваленол.

Фактор 3 (F3 – 7,2 % дисперсии) включает изменчивость урожайности зерна с делянки, которая находится в обратной зависимости от накопления в зерне микотоксина ДОН. Следовательно, чем выше урожайность зерна с делянки, тем ниже накопление в зерне микотоксина ДОН.

Выявлено, что зараженность зерна грибами *Fusarium* являлась существенной факторной нагрузкой первой, а контаминация зерна ДОН – третьей компоненты. Известно, что взаимодействие зерновых культур и фузариевых грибов описывается несколькими типами физиологической устойчивости, такими как устойчивость к проникновению и распространению патогенов по колосу (метелке), устойчивость зерен к заражению, толерантность, способность к аккумуляции микотоксинов (Boutigni et al., 2008). Связь между этими типами устойчивости может не наблюдаться, поскольку они часто наследуются независимо. Поэтому для характеристики устойчивости генотипа используют интегральный показатель, основанный на сумме количественных характеристик, полученных аналитическими методами (Гаврилова и др., 2012; Gagkaeva et al., 2013).

На рисунке показано распределение образцов культурных видов овса по устойчивости к фузариозу в пространствах первого и второго факторов. Наиболее устойчивые генотипы всех изученных видов находятся в верхней правой части выделенной области, где сосредоточено



Распределение образцов культурных видов овса в пространстве факторов 1 и 2.

Таблица 3. Устойчивость генотипов овса различного происхождения к фузариозу (Пушкин, 2008-2009 гг. и 2014 г.)

Группа	Происхождение	Число образцов, шт.	Устойчивость к фузариозу, балл	Вариабельность признака
1	Белоруссия	14	2,0	низкая
	Европейская часть России	80		
	Азиатская часть России	109		
	США	10		
1а	Испания	12	2,0	высокая
	Нидерланды	3		
	Турция	1		
2	Китай	19	2,5	низкая
2а	Великобритания	6	2,5	высокая
	Германия	10		
	Эфиопия	16		
3	Австралия	3	3,0	низкая
	Канада	7		
	Кыргызстан	1		
	Монголия	11		
	Япония	16		
3а	Дания	2	3,0	высокая
	Корея	2		
	Португалия	15		
	Таджикистан	1		
	Туркменистан	1		
4	Новая Зеландия	1	4,0	высокая

большинство местных сортов *A. strigosa* и голозерных образцов *A. sativa* ssp. *nudisativa*. Пленчатые образцы видов *A. sativa/A. byzantina* и *A. abyssinica*, занимая промежуточное положение, оказались более восприимчивыми. Следует отметить, что в результате изучения были выделены устойчивые местные сорта *A. strigosa* из России (Псковская обл., Новгородская обл.), Испании и Великобритании. Наиболее устойчивыми были голозерные местные и селекционные сорта посевного овса из России (Кировская обл., Кемеровская обл., Омская обл., Пермская обл.), Белоруссии, Монголии, Китая и США.

При рассмотрении географического происхождения установлено, что наиболее устойчивыми были генотипы, имеющие минимальные средние показатели по региону, с наименьшим разбросом данных. К таким относятся образцы из Белоруссии, России, США и Китая (табл. 3). Наиболее устойчивыми образцами из этих регионов были пленчатые: из России – Анчар (Иркутская обл.), Уран (Омская обл.), местные сорта к-6868 (Якутия), к-7219, к-7362, (Бурятия), к-8431, к-8479 (Амурская обл.), к-5072 (Сахалинская обл.), к-3379, к-3518, к-6944 (Приморский край) и голозерные: из России – Першерон (Кировская обл.), Гаврош (Кемеровская обл.), Белоруссии – Бег 1, Витус, Крепыш, а также местные сорта к-5321 (Россия, Пермская обл.), к-1930, к-11012, к-14616, к-14955 (Китай), к-1768, к-1984, к-1998 (США).

В табл. 4 показаны результаты анализа устойчивости генотипов, относящихся к пленчатым и голозерным формам, местным и селекционным сортам. Факторный анализ выбранных характеристик образцов показал, что изменчивость изученных признаков связана с двумя главными компонентами.

Фактор 1 (F1 – 31,4 % дисперсии) включает в себя видовую принадлежность, форму (голозерная и пленчатая), географическое происхождение изученных образцов. При этом устойчивость генотипа к фузариозу, выраженная через интегральный показатель, находится с формой и происхождением в прямой слабой зависимости, а с видовой принадлежностью генотипа – в обратной. Таким образом, овес песчаный и посевной в меньшей степени поражаются грибами *Fusarium*, чем византийский и абиссинский, а голозерные формы посевного овса в большей степени устойчивы к фузариозу по сравнению с пленчатыми (табл. 4).

Фактор 2 (F2 – 21,4 % дисперсии) включает в себя характеристику генотипа по зараженности грибами *Fusarium*, сортовую (местные и селекционные сорта) принадлежность и в меньшей степени связан с географическим происхождением, причем устойчивость к фузариозу была в обратной сильной зависимости со всеми отмеченными признаками плеяды. В большинстве случаев местные сорта из России, Китая, Монголии были устойчивее, чем изученные селекционные. Наиболее устойчивыми

Таблица 4. Взаимосвязь выбранных характеристик пленчатых и голозерных генотипов овса и факторных нагрузок главных компонент

Переменные показатели	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0,05$	
	Фактор 1	Фактор 2
Видовая принадлежность	0,55	0,01
Форма овса (голозерная/пленчатая)	-0,78	-0,01
Сорт (местный/селекционный)	0,12	0,68
Устойчивость к фузариозу	-0,23	-0,70
Происхождение	-0,77	0,33
Общая дисперсия	1,574	1,072
Доля общей дисперсии	0,314	0,214

Таблица 5. Взаимосвязь выбранных характеристик пленчатых местных генотипов овса и факторных нагрузок главных компонент

Переменные показатели	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0,05$	
	Фактор 1	Фактор 2
Форма метелки	-0,69	0,08
Окраска цветковой чешуи (белая/желтая/серая/коричневая)	0,19	-0,77
Устойчивость к фузариозу	0,34	0,70
Происхождение	0,79	-0,05
Общая дисперсия	1,251	1,090
Доля общей дисперсии	0,312	0,272

местными сортами из этих регионов были пленчатые из России: к-6868 (Якутия), к-7219, к-7362, (Бурятия), к-8431, к-8479 (Амурская обл.), к-5072 (Сахалинская обл.), к-3379, к-3518, к-6944 (Приморский край) и голозерные: к-5321 (Россия, Пермская обл.), к-1930, к-11012, к-14616, к-14955 (Китай), к-2513, к-4076 (Монголия).

В табл. 5 были проанализированы местные генотипы с разной формой метелки и окраской цветковой чешуи. Фактор 1 ($F_1 - 31,2\%$ дисперсии) включает в себя форму метелки, географическое происхождение образцов и в меньшей степени – устойчивость к фузариозу. Первые два показателя находятся в обратной сильной зависимости друг от друга. Таким образом, зерно местных сортов, имеющих одногривую метелку, в меньшей степени было заражено грибами *Fusarium* по сравнению с сортами с раскидистой метелкой.

Фактор 2 ($F_2 - 27,2\%$ дисперсии) включает в себя окраску цветковой чешуи и степень устойчивости к фузариозу. В данном случае зараженность зерна грибами *Fusarium* была в обратной сильной зависимости с признаком окраски цветковой чешуи. Следовательно, зерно пленчатых местных сортов с окрашенной цветковой чешуей в меньшей степени подвержено заболеванию.

На основе статистического анализа биометрических показателей, характеризующих генотипы овса широкого ботанического и географического разнообразия из коллекции ВИР, выявлена взаимосвязь между отдельными

хозяйственно ценными признаками и устойчивостью к фузариозу зерна.

Комплексное изучение характеристик генотипов овса показало, что увеличение продолжительности вегетации, длины метелки, уменьшение высоты растений, устойчивости к полеганию и патогенам способствует увеличению зараженности зерновки грибами *Fusarium*.

Среди проанализированных культурных видов генотипы *A. strigosa* и *A. sativa* были подвержены заражению фузариозом в меньшей степени, чем *A. byzantina* и *A. abyssinica*. Голозерные формы *A. sativa* spp. *nudisativa* в большей степени устойчивы к фузариозу зерна по сравнению с пленчатыми формами посевного овса.

Сопоставление результатов оценки местных и селекционных генотипов выявило большую устойчивость к фузариозу местных образцов с одногривой метелкой и темноокрашенными цветковыми чешуями.

При рассмотрении географического происхождения установлено, что относительно устойчивыми были местные образцы из России, Китая и США, а также селекционные сорта из Белоруссии. Наиболее устойчивыми образцами были пленчатые: местные сорта из России – к-6868 (Якутия), к-7219, к-7362 (Бурятия), к-8431, к-8479 (Амурская обл.), к-5072 (Сахалинская обл.), к-3379, к-3518, к-6944 (Приморский край); голозерные: сорта из России – Першерон (Кировская обл.), Гаврош (Кемеровская обл.), Белоруссии – Бег 1, Витус, Крепыш, а также

местные сорта к-5321 (Россия, Пермская обл.), к-1930, к-11012, к-14616, к-14955 (Китай), к-1768, к-1984, к-1998 (США).

В результате многолетнего полевого и лабораторного изучения генетического разнообразия культурных видов *Avena* из коллекции ВИР выделены генотипы, представляющие особую селекционную ценность, которые должны быть вовлечены в процесс создания будущих сортов овса.

Благодарности

Данное исследование выполнено в 2008–2009 гг. при поддержке проекта РФФИ № 08-04-13668 и в 2014 г. за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-16-00072).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Гаврилова О.П., Гагкаева Т.Ю., Лоскутов И.Г. Выделение исходного материала для селекции сортов овса, устойчивых к фузариозу и накоплению микотоксинов в зерне. Доклады РАСХН. 2012;1:21-23.
- Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П. Особенности поражения овса фузариозом. С.-х. биология. 2011;6:3-10.
- Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М., Новожилов К.В. Фузариоз зерновых культур. Защита и карантин растений. 2011; 5:62-120.
- Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Аникина Л.В. Характеристика образцов овса по устойчивости к фузариозу. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб: ВИР, 2012.
- Конарев А.В., Шеленга Т.В., Перчук И.Н., Блинова Е.В., Лоскутов И.Г. Характеристика разнообразия овса (*Avena L.*) из коллекции ВИР – исходного материала для селекции на устойчивость к фузариозу. Аграрная Россия. 2015;5:2-10.
- Кононенко Г.П., Буркин А.А. Опыт разработки и применения иммунореагентов для анализа 12,13-эпокситрихотец-9-ен-8-онов. Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2009;2:16.
- Лоскутов И.Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб: ГНЦ РФ ВИР, 2007.
- Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. СПб: ВИР, 2012.
- Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобылянский В.Д. Овес. Культурная флора. М. Колос. 1994;2(3).
- Bjørnstad Å, Skinnes H. Resistance to *Fusarium* infection in oats (*Avena sativa L.*). Cereal Res. Comm. 2008;36:57-62.
- Boutigni A.-L., Richard-Forget F., Barreau C. Natural mechanisms for cereal resistance to the accumulation of *Fusarium* trichothecenes. Eur. J. Plant Pathology. 2008;121:411-423.
- Burkin A.A., Zorjan V.G., Soboleva N.A., Kononenko G.P. T-2 toxin and roridin A in blood, tissues and excreta of rats after oral administration. Baltic J. Lab. Anim. Sci. 2000;10:26-32.
- Gagkaeva T., Gavrilova O., Yli-Mattila T., Loskutov I. Evaluation of oat germplasm for resistance to *Fusarium* head blight. Plant Breeding and Seed Sci. 2011;64:15-22.
- Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P., Loskutov I.G., Yli-Mattila T. Sources of resistance to *Fusarium* head blight in VIR oat collection. Euphytica. 2013;191:355-364.
- Gavrilova O., Gagkaeva T., Burkin A., Kononenko G., Loskutov I. Susceptibility of oat germplasm to *Fusarium* infection and mycotoxin accumulation in grains. Abstracts of 8th International oat conference. Minneapolis, USA. Session V – Effective Pest, 28 June–2 July, 2008.
- Halstensen A.S., Nordby K.C., Eduard W., Klemsdal S.S. Real-time PCR detection of toxigenic *Fusarium* in airborne and settled grain dust and associations with trichothecene mycotoxins. J. Environ. Monitoring. 2006;8:1235-1241.
- He X., Skinnes H., Oliver R., Jackson E., Bjørnstad Å. Linkage mapping and identification of QTL affecting deoxynivalenol (DON) content (*Fusarium* resistance) in oats (*Avena sativa L.*). Theor. Appl. Genet. 2013;126:2655-2670.
- Imathiou S.M., Ray R.V., Back M.I., Hare M.C., Edwards S.G. A survey investigating the infection of *Fusarium langsethiae* and production of HT-2 and T-2 mycotoxins in UK oat fields. J. Phytopathol. 2013; 161:553-561.
- Kiecana I., Mielniczuk E., Kaczmarek Z., Kostecki M., Golinski P. Scab response and moniliformin accumulation in kernels of oat genotypes inoculated with *Fusarium avenaceum* in Poland. Europ. J. Plant Pathol. 2002;108:245-251.
- Loskutov I.G., Rines H.W. *Avena L.* Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Cereals. Ed. C. Kole. Springer, Heidelberg, Berlin, New York. 2011;1:109-184.
- Martinelli J.A., Chaves M.S., Graichen F.A.S., Federizzi L.C., Dresch L.F. Impact of *Fusarium* head blight in reducing the weight of oat grains. J. Agric. Sci. 2014;6:188-198.
- Mielniczuk E., Kiecana I., Perkowski J. Susceptibility of oat genotypes to *Fusarium crookwellense* Burgess, Nelson and Toussoun infection and mycotoxin accumulation in kernels. Biologia, Bratislava. 2004;59(6):809-816.
- Plăcintă D.D., Murariu D., Herrmann M. Incidence of *Fusarium* mycotoxins on different oat cultivars under natural and artificial infection conditions. Romanian Agric. Res. 2015;32:63-68.
- Scudamore K., Baillie H., Patel S., Edwards S.G. The occurrence and fate of *Fusarium* mycotoxins during the industrial processing of oats in the UK. Food Add. Cont. 2007;24:1374-1385.
- Šliková S., Šrobárová A., Šudyová V., Polišenská I., Gregová E., Mihálik D. Response of oat cultivars to *Fusarium* infection with a view to their suitability for food use. Biologia, Bratislava. 2010;65(4): 609-614.
- Tekauz A.B., Fetch M.J., Rosnagel B.G., Savard M.E. Progress in assessing the impact of *Fusarium* head blight on oat in western Canada and screening of *Avena* germplasm for resistance. Cereal Res. Comm. 2008;36:49-56.
- Tekauz A.B., McCallum B., Ames N., Fetch J.M. *Fusarium* head blight of oat – current status in western Canada. Can. J. Plant Pathol. 2004; 26:473-479.
- Yan W., Fregeau-Reid J., Rioux S., Pageau D., Xue A., Martin R., Fedak G., de Haan B., Lajeunesse J., Savard M. Response of oat genotypes to *Fusarium* head blight in Eastern Canada. Crop Sci. 2010; 50:134-142.
- Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Jestoi M., Parikka P., Hietaniemi V., Gagkaeva T., Sarlin T., Haikara A., Laaksonen S., Rizzo A. Real-time PCR detection and quantification of *Fusarium poae*, *F. graminearum*, *F. sporotrichioides* and *F. langsethiae* in cereal grains in Finland and Russia. Arch. Phytopathol. Plant Prot. 2008; 41:243-260.



Разнообразие яровых гексаплоидных тритикале по времени наступления фаз развития в условиях Приобья Западной Сибири

М.В. Емцева , П.И. Стёпочкин

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирская область, пос. Краснообск, Россия

В условиях открытого грунта, в двух повторностях с интервалом посева в 18 дней, изучено время наступления фаз развития 78 коллекционных образцов яровых гексаплоидных тритикале из мировой коллекции ВИР. Число дней от всходов до колошения образцов тритикале в посеве первого срока составило 31–49 дней, в посеве второго срока – от 30 до 52. Образцы тритикале из Аргентины, Португалии, Восточной Европы, Польши, Беларуси, Украины выколашивались в интервале средних значений (34–40 дней). Тритикале M2A/Cin из Эфиопии была относительно раннеспелой. Позднеспелыми были тритикале из Замбии, Бразилии, Северной Америки. Среди образцов тритикале Мексики, Дагестана и России встречались как ранне-, так и позднеспелые. Большинство тритикале (82 %) в посеве второго срока выколашивалось на 1–9 дней скорее, чем в посеве первого срока, что происходило, вероятно, за счет сокращения у 87 % образцов на 1–7 дней периода «всходы – первый узел». При удлинении периода «всходы – первый узел» у тритикале, изученных в данной работе, так же, как и у пшеницы, увеличивалась продолжительность вегетационного периода. Продолжительность межфазного периода «колошение – созревание» у этих образцов при этом увеличивалась, в то время как у пшеницы наблюдалось ее сокращение. Изученные образцы гексаплоидных тритикале обладали различными временем наступления фаз развития и реакцией на два срока сева, что указывает на их возможное использование в регионах с разной длиной светового дня.

Ключевые слова: образцы гексаплоидной тритикале; фаза развития; межфазный период; срок сева.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Емцева М.В., Стёпочкин П.И. Разнообразие яровых гексаплоидных тритикале по времени наступления фаз развития в условиях Приобья Западной Сибири. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):295-302. DOI 10.18699/VJ16.129

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Emtseva M.V., Stepochkin P.I. The diversity of spring hexaploid triticales, differing on the time of the onset of developmental phases under conditions of near Ob region of Western Siberia. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):295-302. DOI 10.18699/VJ16.129

УДК 633.113.9:631.527(571.1)
Поступила в редакцию 11.03.2015 г.
Принята к публикации 14.04.2015 г.
© АВТОРЫ, 2016

 e-mail: emtseva@bionet.nsc.ru

The diversity of spring hexaploid triticales, differing on the time of the onset of developmental phases under conditions of near Ob region of Western Siberia

M.V. Emtseva , P.I. Stepochkin

Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

The time of the onset of developmental phases of 78 spring hexaploid triticales samples from the world collection of N.I. Vavilov Institute of Plant Industry is studied under natural conditions, in two replicates with a 18-day interval between two dates of sowing. The number of days from the date of sowing up to the date of heading of triticales samples at the I term sowing was from 31 to 49, and at the II term sowing, from 30 to 52. Samples from Argentina, Portugal, Eastern Europe, Poland, Belarus, and Ukraine headed within the interval of mean values (34–40 days). Triticale M2A/Cin from Ethiopia was relatively early ripening. Late ripening were the samples from Zambia, Brazil, North America. Among triticales from Mexico, Dagestan and Russia both early and late ripening forms occurred. Most samples (82 %) at the II term sowing headed 1–9 days earlier than at the I term sowing, which was probably due to a shortening of the period «shoots – the first node» by 1–7 days in 87 % of samples. After lengthening this period, in the triticales studied in the present work, as in wheat, the length of vegetation period increased. The length of the interphase period «heading – ripening» in these samples increased, while in wheat some authors noticed its shortening. Hexaploid triticales samples studied had different times of the onset of developmental phases and response to different terms of sowing, which means their possible use in regions with different daylength.

Key words: hexaploid triticales samples; developmental phase; interphase period; term of sowing.

Тритикале (\times *Triticosecale* Wittmack), или пшенично-рожаной амфиплоид (ПРА), – культура, полученная путем скрещивания гексаплоидной или тетраплоидной пшеницы (*Triticum* spp.) с рожью (*Secale* spp.) и последующего удвоения числа хромосом. Тритикале – более позднеспелая, чем родительские формы, пшеница и рожь. Одной из причин этого является закономерное увеличение длины вегетационного периода полиплоидов с повышением уровня пloidности (Müntzing, 1936; Бреславец, 1963). Так, октоплоидные тритикале – самые позднеспелые гексаплоидные тритикале по длительности периода до колошения занимают промежуточное положение между пшеницей и октоплоидными тритикале (Rosenstiel, Mittelstenschaid, 1943; Каминская и др., 2005; Стёпочкин, 2009 и др.), а гибриды F_1 между пшеницей и рожью характеризуются ускоренным, по сравнению с пшеницей, развитием (Oehler, 1931; Priadencu et al., 1970). Вегетационный период у гибридов F_1 сокращается за счет межфазного периода «всходы – колошение», реже – за счет периода «колошение – созревание» (Сечняк, Сулима, 1984).

По некоторым данным, тритикале обладает более быстрыми, чем пшеница, ростом и накоплением сухого вещества в первые 30 дней (Жилкина, 1968; Ригин, Орлова, 1977). Сообщается также, что рожь характеризуется самой высокой скоростью роста и формирования апекса, а тритикале по этому показателю ближе к ржи, чем к пшенице (Petr, Hradecká, 2005). Однако некоторые биологические процессы у растений ПРА более продолжительны, что объясняется влиянием генома ржи (Куркиев, 1975), а также их гибридной природой (Махалин, 1992). В частности, у тритикале, по сравнению с пшеницей, замедлены такие эмбриологические процессы, как прорастание пыльцы (Махалин, 1992), оплодотворение яйцеклетки, центральной клетки зародышевого мешка, клеткообразование в эндосперме, рост зародыша (Фёдорова, 1964; Батыгина, 1974). Характерным для тритикале является то, что фазы колошения, цветения и созревания у нее наступают позднее и длятся дольше, чем у пшеницы. Фазы колошения и цветения (VIII и IX этапы органогенеза) у тритикале наступают на 3–16 дней позднее, чем у пшеницы и ржи (Стёпочкин, 2008; Алфёрова, Нагирняк, 2012), и длятся 5–8 дней, в то время как у пшеницы – 2–3 дня (Шулындин, 1981). Созревание у тритикале наступает на 3–20 дней позже, чем у родительских видов (Махалин, 1992; Стёпочкин, 2008), и длится в среднем на 1–5 дней дольше, чем у пшеницы (Куркиев, 1975). По данным Т.Н. Фёдоровой (1983), фаза тестообразной спелости у тритикале может быть до 3 нед, в то время как у пшеницы эта фаза длится 4–8 дней (Растениеводство, 2001).

Позднеспелость тритикале является одним из недостатков: из-за позднего выколашивания в северных районах полноценный налив и созревание зерна у этой культуры не успевают завершиться до начала осенних холодов, а в южных районах проходят в условиях жаркой и сухой погоды, вследствие чего зерно тритикале, и без того щуплое, становится еще более щуплым (Сечняк, Сулима, 1994). Однако позднеспелость тритикале может иметь применение у кормовых сортов: благодаря более позднему, чем у ржи, выколашиванию, ПРА удобно использовать

в зеленом конвейере до поспевания многолетних трав (Ригин, Орлова, 1977).

Некоторые авторы считают, что тритикале с коротким периодом от всходов до колошения характеризуются высокой фертильностью колоса и большой массой 1000 зерен (Ukalska, Kosiuba, 2013), по мнению других, у раннеспелых тритикале увеличивается количество белка, но это происходит за счет сморщенности зерна (Kosiuba, Kramek, 2014). Различия по продолжительности периода от всходов до колошения у озимых сортов тритикале больше (до 40 дней), чем у яровых (до 30 дней) (Kosiuba, 1992). Признаки «число дней от всходов до колошения» и «число дней от всходов до цветения» у тритикале имеют очень высокую наследуемость ($> 0,8$), как и «число дней от всходов до уборки» ($> 0,5$) (Lamadji et al., 1995).

Решить проблему позднеспелости тритикале можно с использованием коллекционного материала, содержащего гены раннеспелости. Кроме того, известно, что раннеспелость тритикале зависит от наличия этого признака у пшеницы: тритикале, созданные с использованием раннеспелого сорта пшеницы, также обладают более коротким периодом вегетации (Ригин, Орлова, 1977).

Изучение и создание яровых тритикале может быть перспективным в тех районах Сибири, где суровые зимние условия не позволяют возделывать озимые культуры.

Цель работы – исследовать разнообразие образцов яровой гексаплоидной тритикале из разных стран мира по времени наступления фаз развития. Были поставлены следующие задачи:

1. Изучить распределение образцов тритикале различного происхождения по продолжительности периода «всходы – колошение» в зависимости от срока посева и эколого-географической принадлежности.
2. Изучить динамику изменений продолжительности периода «всходы – колошение» образцов тритикале в зависимости от срока посева.
3. Провести сравнительный анализ изменения продолжительности межфазных периодов образцов тритикале в зависимости от срока посева.
4. Проанализировать зависимость изменения продолжительности межфазных периодов и вегетационного периода образцов тритикале от продолжительности периода «всходы – первый узел».

Материалы и методы

Материалом исследования служили 78 яровых гексаплоидных тритикале из коллекционных образцов ВИР (Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург) (табл. 1).

Семена образцов тритикале высевали в два срока с интервалом в 18 дней: посев первого срока – 16.05.2014 г., посев второго – 2.06.2014 г., на участке в открытом грунте с искусственным поливом. Почва на местах посева была торфяная с примесью выщелоченного чернозема в соотношении 50 : 50 %. В рядах площадью 0,2 м² высевали по 80 семян каждого образца. Расположение делянок было рандомизировано. Растения, взшедшие из семян, выращивали с мая до начала октября 2014 г. Температура воздуха в течение вегетационного периода была равна средней для данной местности за 2014 г. или превышала ее на 1–2 °С.

Таблица 1. Исследованные образцы тритикале, их происхождение и характеристика по продолжительности периода «всходы – колошение» в зависимости от сроков посева

№ по каталогу	Название образца	Происхождение	Число дней от всходов до колошения		Разница по числу дней до колошения между посевами первого и второго сроков
			Посев первого срока	Посев второго срока	
k-3745	Скорый	Ленинградская область	33	30	3
k-3745	Скорый	Ленинградская область	31	32	-1
k-3112	СПТГ1-2	Ленинградская область	42	43	-1
k-3907	ЗГ-186	Ленинградская область	37	34	3
	F ₆ , Сирс 57×Сокол	Новосибирск	44	44	0
	F ₃ , C ₁ ¹ 8x Vrn-A1×S ₂ ² Сирс 57/2/4	Сибирь	43	44	-1
	S ₅ , Сирс 57/3	Сибирь	49	42	7
	F ₅ , Сирс 57×Укро	Сибирь	43	52	-9
k-3644	Укро	Россия, Украина	36	33	3
	ПРАГ 333	Дагестан	37	35	2
	ПРАГ 502	Дагестан	46	46	0
k-3827	ПРАГ 503	Дагестан	35	33	2
	ПРАГ 506	Дагестан	39	46	-7
k-3820	ПРАГ 511	Дагестан	43	34	9
k-3834	ПРАГ Д525	Дагестан	42	42	0
k-3871	Жайворонок Харьківский	Украина	37	36	1
k-3895	Ярило	Украина	38	36	2
k-3872	Хлібодар Харьківский	Украина	39	34	5
k-3873	Соловей Харьківский	Украина	37	35	2
k-3874	Арсенал	Украина	34	34	0
k-3890	Мыкола	Украина	36	34	2
	Харьків ABIAC	Украина	37	37	0
	ЯТХ 42	Украина	38	35	3
k-3887	Ульяна	Беларусь	39	35	4
k-3888	Узор	Беларусь	37	35	2
k-3889	Лотос	Беларусь	39	37	2
k-3722	Gabo	Польша	37	34	3
k-3723	Wanad	Польша	36	32	4
k-3724	Kargo	Польша	37	33	4
k-3725	Miesrka	Польша	39	35	4
	Jago	Восточная Европа	39	36	3
	Maja	Восточная Европа	39	37	2
	Ac Certa	Северная Америка	40	35	5
k-3634	Ac Frank	Северная Америка (Канада)	43	37	6
k-1072	M2A/Cin	Эфиопия	34	33	1
k-3276	M2A - Cnl	Замбия	41	40	1
k-3537	EMBRARA 18	Бразилия	43	36	7
k-3335	Arriado	Португалия	37	37	0
k-3744	279 A/01	Португалия	38	39	-1
k-3532	Sandro	Аргентина	40	37	3

Окончание таблицы 1

№ по каталогу	Название образца	Происхождение	Число дней от всходов до колошения		Разница по числу дней до колошения между посевами первого и второго сроков
			Посев первого срока	Посев второго срока	
k-3533	Sh1/Senst × Hurlan	Аргентина	37	34	3
k-3535	SuSi2	Аргентина	38	36	2
k-2321	Panda "S" Octo Bulk Bush	Мексика	39	38	1
k-3498	PCHa Trl 216	Мексика	39	33	6
k-3499	PCHa Trl 238	Мексика	34	33	1
k-3500	PCHa Trl 170	Мексика	37	37	0
k-3683	Faca	Мексика	37	34	3
k-3720	Fahad 5	Мексика	37	33	4
k-3721	Kissa	Мексика	38	36	2
k-3878	Fahad 8-2*2//PTR...	Мексика	34	32	2
k-3880	Eriso 12/2*Nimir 3//Rondo	Мексика	38	30	8
k-3881	Dahbi 6/3 Ardi 1/Topo 1419/...	Мексика	39	36	3
k-3882	POP-WG	Мексика	33	32	1
k-3883	Presto//2*Tesmo 1...	Мексика	31	30	1
k-3884	Anoas 5/Faras 1...	Мексика	36	33	3
k-3885	Fahad 4/ Faras 1...	Мексика	38	34	4
k-3886	Dahbi/3/Fahad8-2...	Мексика	38	35	3
k-3879	Ardi/Topo 1419	Мексика	37	34	3
k-3877	Pollmer_2.1.1.	Мексика (CIMMYT)	39	36	3
k-3877	Pollmer_2.1.1.	Мексика (CIMMYT)	37	33	4
	Rhino 1Rs.1DI 3384/2*Vicuna-4	Мексика (CIMMYT)	40	36	4
	Anoas_3Tatu_4//Susi_2	Мексика (CIMMYT)	39	38	1
	Buf_4//Jlo97/Civet/3/Lamb_1//Ren/Yogui_1/4/...	Мексика (CIMMYT)	40	39	1
	Chd 33385/Vicuna_4/3/Arde_1/Topo 1419//...	Мексика (CIMMYT)	39	36	3
	Erizo_11*2/Bau//2*Walrus_1_1	Мексика (CIMMYT)	39	35	4
	Pollmer_3/3/Rondo/Bant5//Anoas_2	Мексика (CIMMYT)	38	35	3
	Vicuna_4/3/Z9/Zebra 31//Asad	Мексика (CIMMYT)	42	41	1
	Chd 3385/Vicuna_4/3/Ardi 1/Topo 1419//...	Мексика (CIMMYT)	39	36	3
	Cmh 77A.1024/2*Yogui_1//Civet#2/3/Jlo97/...	Мексика (CIMMYT)	40	37	3
	Jle 83T 12/5/Tapir/Yogui_1//2*Musx/3/...	Мексика (CIMMYT)	38	35	3
	Passi_8/Eriso_8//Pollmer_4	Мексика (CIMMYT)	37	35	2
	Musk/Lynx//Stier_12_3/3/Peura_3/4/Asno/3/...	Мексика (CIMMYT)	39	39	0
	Bull_10/Manati_1/3/Elk 54/Buf_2//Nimir_3	Мексика (CIMMYT)	38	35	3
	Faras_2//Sika 26/Hare_337/3/Fahad_8_2*2//...	Мексика (CIMMYT)	39	35	4
	Fahad_1//Rhino_3/Bull_1_1/3/Erizo_6/Nimir_4	Мексика (CIMMYT)	37	34	3
	Аист	?	35	34	1
k-3502		?	37	33	4
k-688		?	32	30	2

¹ C₁ – первое поколение, полученное после коллицинирования; ² S₂ – второе поколение ярового мутанта (от англ. «spring»).

У растений отмечали фазы развития: всходы, формирование первого узла, выход в трубку, колошение, цветение, созревание (Куперман, 1982). Число дней до каждой из фаз отсчитывали, начиная с момента появления всходов. Статистическая обработка проводилась по общепринятой методике (Доспехов, 1985).

Результаты и обсуждение

Распределение образцов тритикале по продолжительности периода «всходы – колошение» в зависимости от срока сева и их эколого-географической принадлежности

Период «всходы – колошение» растений тритикале первого срока посева варьировал в зависимости от образца в интервале 31–49 дней, при этом большая часть образцов выколосилась через 35–41 день после посева. У растений второго срока посева этот период был несколько короче – 30–52 дня, у большинства образцов он составил 31–38 дней (рис. 1). Самыми скороспелыми были образцы тритикале Скорый (Ленинградская область), Presto//2*Tesmo 1..., POP-WG (Мексика), k-688 (?), выколосившиеся на 31- и 33-й день. Самыми позднеспелыми были тритикале ПРАГ 502 (Дагестан) и Сирс 57/3 (Сибирь), выколосившиеся на 46- и 49-й день соответственно.

Колошение растений тритикале в посевах первого срока происходило со 2-го по 20-е июля, в посевах второго срока – с 7-го по 29-е июля, т. е. большинство образцов выколосилось примерно в одно время с яровой мягкой пшеницей.

Самая ранняя форма октоплоидной тритикале с доминантным геном *Vrn-A1* в таких же условиях выращивания выколосилась на 60-й день (Емцева, Стёпочкин, 2014), в то время как самые поздние формы гексаплоидной тритикале, изученные в данной работе, – на 52-й день (рис. 1). Это подтверждает то, что гексаплоидные тритикале – более раннеспелые, чем октоплоидные (Каминская и др., 2005; Стёпочкин, 2009).

Число дней до колошения у образцов тритикале из Мексики составляло от 31 до 42, из них большая часть форм выколосилась в интервале

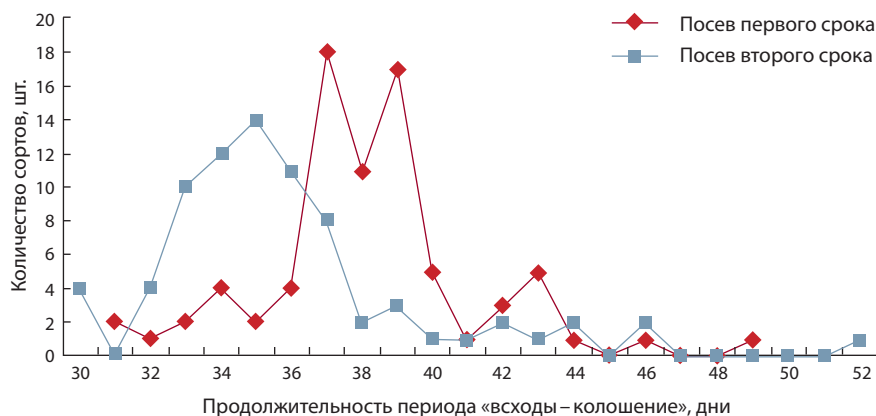


Рис. 1. Продолжительность периода «всходы – колошение» у исследованных образцов яровых гексаплоидных тритикале в посевах первого (черная линия) и второго (серая линия) сроков.

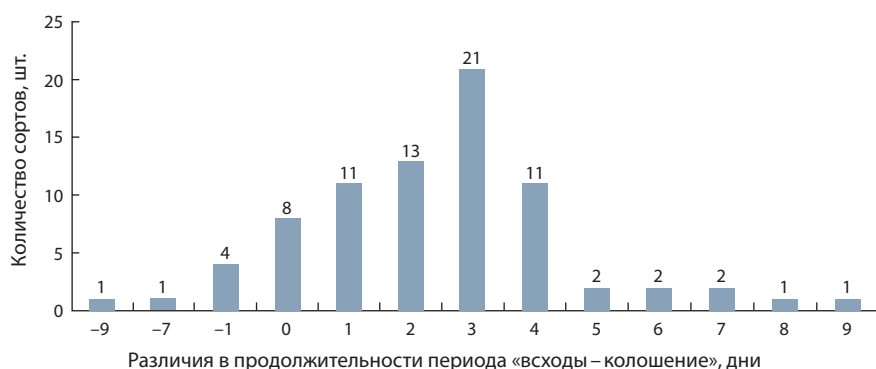


Рис. 2. Различия в продолжительности периода «всходы – колошение» между посевами первого и второго сроков у исследованных образцов яровых гексаплоидных тритикале. «-» – в посевах второго срока растения выколосились позже.

37–40 дней. Такая же продолжительность периода до колошения у образцов тритикале из Аргентины (37–40 дней), Португалии (37, 38 дней), Восточной Европы (39 дней), Польши (36–39 дней), Беларуси (37–39 дней). Относительно позднеспелыми были тритикале из Замбии и Бразилии (41 и 43 дня до колошения соответственно) и Северной Америки (40, 43 дня). Образец тритикале M2A/Cin из Эфиопии был относительно раннеспелым (34 дня). Среди форм ПРА из Дагестана были как ранние, так и поздние (35–46 дней). Среди образцов тритикале Украины не было позднеспелых, они выколосились в интервале 34–39 дней. Сорт Укро, создателями которого являются Россия и Украина, выколосился в этом же интервале – на 36-й день. Среди тритикале из Ленинградской области встречались как ранние, так и относительно поздние (31, 33, 37, 42 дня), в то время как образцы тритикале из Сибири были одними из самых позднеспелых (43, 44, 49 дней).

Динамика изменений продолжительности периода «всходы – колошение» образцов тритикале в зависимости от срока посева

В посевах второго срока через 18 дней после посева первого срока у всех форм тритикале по-разному изменялась продолжительность периода «всходы – колошение». Большинство образцов тритикале (82 %) в посевах второго срока выколосилось на 1–9 дней раньше, чем в посевах первого срока (рис. 2). У восьми образцов (10 %) длительность периода «всходы – колошение» в посевах первого и второго сроков не различалась (тритикале из Сибири, Украи-

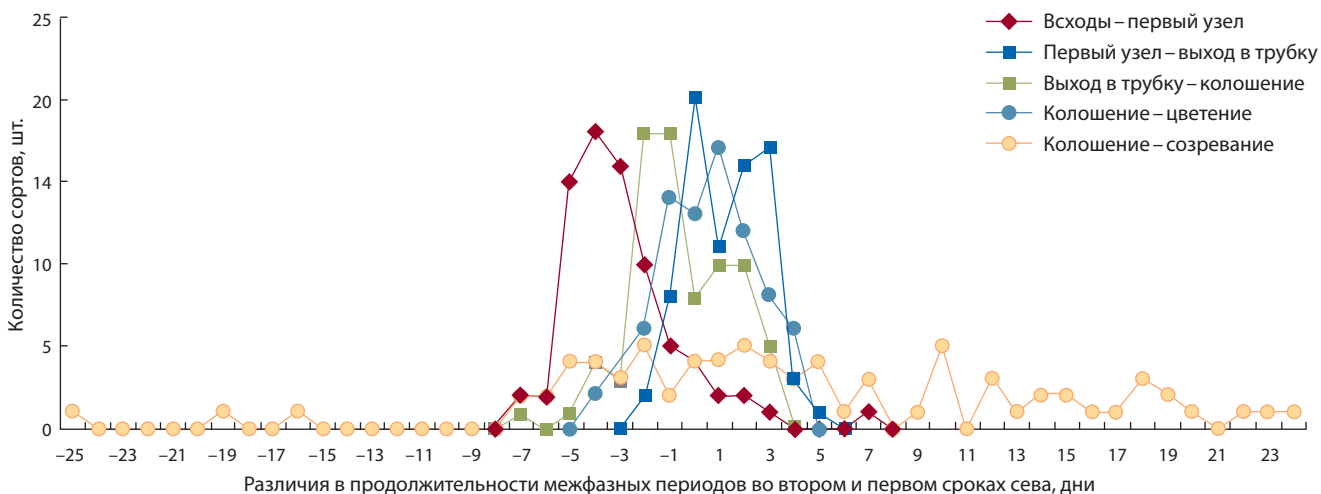


Рис. 3. Изменение продолжительности межфазных периодов у исследованных образцов яровых гексаплоидных тритикале в посеве второго срока по сравнению с посевом первого срока. («-» – длительность периода сокращалась).

ны, Дагестана, Португалии, Мексики). Шесть образцов (8 %) в посеве второго срока выколашивались на 1–9 дней позже, чем в посеве первого срока (тритикале из России, Дагестана, Португалии) (рис. 2).

Больше всего в посеве второго срока период от всходов до колошения сокращался у тритикале Ac Frank (Северная Америка) и РСН α Tr1 216 (Мексика) (на шесть дней), EMBRARA 18 (Бразилия) и Сирс 57/3 (Сибирь) (на семь дней), Eriso 12/2*Nimir 3//Rondo (Мексика) (на восемь дней) и ПРАГ 511 (Дагестан) (на девять дней). Число дней до колошения этих образцов в посеве первого срока составляло 38–49.

Наибольшее удлинение этого периода в посеве второго срока было у тритикале ПРАГ 506 (Дагестан) (на семь дней) и Сирс 57 \times Укро (Сибирь) (на девять дней). Эти формы в посеве первого срока выколашивались на 39- и 43-й день соответственно.

Сравнительный анализ изменения продолжительности межфазных периодов образцов тритикале в зависимости от срока посева

У образцов тритикале продолжительность межфазных периодов в посеве второго срока, по сравнению с первым, изменялась по-разному. Период «всходы – первый узел» во втором сроке сева у большинства форм тритикале (87 %) сокращался на 1–7 дней (рис. 3). Как указано выше, 82 % образцов тритикале в посеве второго срока выколашивались на 1–9 дней раньше, чем в посеве первого срока (см. рис. 2). Возможно, это происходило за счет сокращения межфазного периода «всходы – первый узел». У всех октоплоидных тритикале с доминантными генами *Vrn* во втором сроке сева также происходило сокращение на несколько дней периода «всходы – первый узел» (Емцева, Стёпочкин, 2014).

Период «первый узел – выход в трубку» у 61 % форм ПРА в посеве второго срока удлинился на 1–5 дней, у 26 % форм его длительность не изменилась. Следующие межфазные периоды, «выход в трубку – колошение» и «колошение – цветение», как удлинялись, так и сокращались

на несколько дней практически у равного количества образцов (рис. 3). У большинства октоплоидных тритикале с разными доминантными генами *Vrn* в посеве второго срока период «выход в трубку – колошение» удлинялся, и это было выражено сильнее, чем у гексаплоидных тритикале, изученных в данной работе (Емцева, Стёпочкин, 2014). Период «колошение – созревание» у 63 % образцов в посеве второго срока удлинился на 1–24 дня, у 32 % образцов сократился на 1–25 дней, у 5 % образцов его длительность не изменилась (рис. 3).

Зависимость продолжительности межфазных периодов и вегетационного периода образцов тритикале от продолжительности периода «всходы – первый узел»

В некоторых работах показано, что продолжительность вегетативного периода развития, а также фазы «кущение» пшеницы коррелируют с продолжительностью вегетационного периода (Куперман, 1982; Воронин, Стельмах, 1985; Košner, Pánková, 2004). Кроме этого, некоторыми авторами установлено, что чем продолжительнее вегетативный период развития, тем короче длительность периода «колошение – созревание» и наоборот (Halloran, Pennell, 1982; Košner, Pánková, 2004; Тищенко и др., http://agromage.com/stat_id.php?id=409). При группировке коллекционных образцов тритикале по продолжительности периода «всходы – первый узел» (вегетативный период развития) и подсчете в каждой группе средней продолжительности остальных межфазных периодов можно заметить, что при увеличении продолжительности периода «всходы – первый узел» продолжительность периодов «первый узел – выход в трубку», «выход в трубку – колошение» и «колошение – цветение» почти не изменялась (табл. 2). Так, длительность периода «первый узел – выход в трубку» в посеве первого срока колебалась от 3 до 5 дней, в посеве второго срока – от 3 до 6 дней; длительность периода «выход в трубку – колошение» в посеве первого срока колебалась от 8 до 12 дней, в посеве второго срока – от 7 до 17 дней; длительность периода «колоше-

Таблица 2. Продолжительность межфазных периодов изученных 78 яровых форм гексаплоидных тритикале в посевах первого и второго сроков

Продолжительность межфазных периодов					«Всходы – созревание»	Количество образцов
«всходы – первый узел»	«первый узел – выход в трубку»	«выход в трубку – колошение»	«колошение – цветение»	«колошение – созревание»		
Посев первого срока						
19	4	8	8	61	92	1
20	4±0,58	11±2,16	6±1,29	49±3,3	83,75±3,5	4
21	3±0,74	10±1,64	6±1,06	59±10,33	93,38±8,98	8
22	3±0,49	12±1,9	5±1,63	57±9,43	93,43±9,09	7
23	3±0,33	11±0,71	5±1,05	61±9,24	97,44±8,88	9
24	3±0,46	11±1,39	5±1	65±10,21	103,27±10,57	15
25	3±0,54	11±1,62	6±0,94	68±7,96	107,5±7,72	18
26	3±1,09	12±2,29	7±1,8	70±5,7	111,11±5,84	9
27	5±1,21	11±4,07	5±1,94	75±4,8	117,17±3,13	6
29	4	9	7	79	121	1
Посев второго срока						
17	3±0,58	11±1,73	6±0,58	61±9,24	92,67±11,55	3
18	3±0,41	12±1,21	5±1,36	64±11,6	97,36±11,55	11
19	3±0,81	11±1,94	6±1,24	63±9,99	96±10,7	16
20	5±1,16	10±1,69	7±1,35	73±7,57	107,73±7,66	15
21	6±0,3	9±1,3	7±0,91	72±9,14	108,09±8,87	11
22	5±0,89	9±1,23	7±1,3	73±3	109,4±2,61	5
23	5±0,96	10±1,5	7±1,16	72±2,94	109,5±2,89	4
24	6±0	12±3,54	6±2,12	72±5,66	113,5±2,12	2
25	6±0,58	10±2,38	7±1,29	73±2,5	112,75±1,71	4
26	3	17	3	69	115	1
27	5	7	8	76	115	1
28	5±1,41	10±2,63	5±2,08	72±2,22	115	4
34	6	12	7	63	115	1

ние – цветение» в посевах первого срока колебалась от 5 до 8 дней (это подтверждает данные А.Ф. Шулындина (1981) о том, что фазы «колошение» и «цветение» у тритикале длятся 5–8 дней), в посевах второго срока – от 3 до 8 дней (табл. 2).

С увеличением длительности периода «всходы – первый узел» длительность периода «колошение – созревание» у изученных нами форм тритикале увеличивалась: в посевах первого срока – с 49 до 79 дней, за исключением образца Скорый (табл. 2), во втором сроке сева – с 61 до 72 дней, за исключением образца Сирс 57 × Укро (табл. 2). Таким образом, в то время как у пшеницы при удлинении вегетативного периода развития некоторыми авторами наблюдалось сокращение периода «колошение – созревание» (Halloran, Pennell, 1982; Košner, Pánková, 2004; Тищенко и др., http://agromage.com/stat_id.php?id=409), у тритикале, изученных в нашей работе, при удлинении периода «всходы – первый узел» период «колошение – созревание», в отличие от пшеницы, удлинялся.

Продолжительность вегетационного периода («всходы – созревание») при увеличении периода «всходы – первый

узел» у гексаплоидных тритикале, изученных нами, как и у пшеницы (Куперман, 1982), увеличивалась: в посевах первого срока – с 84 до 121 дня, за исключением образца Скорый (табл. 2), в посевах второго срока – с 93 до 115 дней (табл. 2).

Самые ранние формы гексаплоидных тритикале, изученные в нашей работе, начинали созревать в 20-х числах августа – начале сентября, самые поздние созревали в конце сентября – начале октября.

У разных семей самой ранней октоплоидной тритикале с доминантным геном *Vrn-A1* период «всходы – первый узел» длился 42–53 дня, период «первый узел – выход в трубку» – 4–5 дней, период «выход в трубку – колошение» – 14–19 дней (Емцева, Стёпочкин, 2014). Таким образом, у гексаплоидных тритикале, изученных в нашей работе, периоды «всходы – первый узел» и «выход в трубку – колошение» в целом короче (табл. 2), чем у октоплоидных тритикале с доминантными генами *Vrn*, что, возможно, обеспечивает более раннее выколашивание гексаплоидных тритикале по сравнению с октоплоидными.

Исходя из полученных результатов, можно сформулировать следующие выводы.

1. В посеве первого срока коллекционные образцы яровых гексаплоидных тритикале выколашивались в интервале 31–49 дней, в посеве второго срока – 30–52 дней – и были в целом более раннеспелыми, чем октоплоидные тритикале.

Тритикале из Аргентины, Португалии, Восточной Европы, Польши, Беларуси, Украины выколашивались в интервале средних значений: 34–40 дней до колошения. Образец тритикале из Эфиопии был относительно раннеспелым, тритикале из Замбии, Бразилии, Северной Америки – позднеспелыми. Среди тритикале Мексики, Дагестана и России встречались как раннеспелые, так и позднеспелые формы.

2. В посеве второго срока большинство образцов тритикале (82 %) выколашивалось на 1–9 дней раньше, чем в посеве первого срока.

3. У большинства форм тритикале (87 %) в посеве второго срока на 1–7 дней сокращался межфазный период «всходы – первый узел».

4. При удлинении периода «всходы – первый узел» у образцов тритикале увеличивалась продолжительность вегетационного периода («всходы – созревание») и, в отличие от пшеницы, увеличивалась продолжительность периода «колошение – созревание».

Среди образцов яровых гексаплоидных тритикале из мировой коллекции ВИР, изученных в настоящей работе, были как ранне-, так и позднеспелые формы, имеющие разные продолжительность межфазных периодов и реакцию на два срока сева, что говорит о том, что данный материал может иметь разные гены, определяющие продолжительность вегетационного периода. Это позволяет проводить отбор форм, подходящих для выращивания в регионах с той или иной длиной светового дня.

Благодарности

Работа поддержана бюджетным финансированием по государственному заданию (проект № 0324-2015-0005).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Алфёрова П.А., Нагирняк И.Н. Семенная продуктивность яровой тритикале в Восточном Забайкалье. Сиб. вестн. с.-х. науки. 2012;6:17-19.
- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974.
- Бреславец Л.П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963.
- Воронин А.Н., Стельмах А.Ф. Этапы органогенеза у почти изогенных по локусам *Vrn1-3* линий мягкой пшеницы. Науч.-техн. бюлл. ВСГИ. 1985;1(55):19-23.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985.
- Емцева М.В., Стёпочкин П.И. Изучение времени наступления фаз развития у октоплоидных тритикале с доминантными генами *Vrn-A1-Vrn-D4* и у спонтанных яровых мутантов гексаплоидных тритикале. Матер. МНПК молодых ученых, аспирантов и студентов «Энерго- и ресурсоэффективные технологии производства и хранение сельскохозяйственной продукции». Харьков, 30–31 октября. 2014.

- Жилкина М.Д. Изучение метода повышения продуктивности пшенично-ржаных амфидиплоидов путем скрещивания 56-хромосомных с 42-хромосомными амфидиплоидами. Науч. тр. НИ-ИСХ центральных районов Нечерноземной зоны. Немчиновка. 1968;22:30-37.
- Каминская Л.Н., Корень Л.В., Леонова И.Н., Адонина И.Г., Хотылева Л.В., Салина Е.А. Создание линий тритикале, маркированных *Vrn*-генами, и их молекулярно-генетический анализ. Информ. вестник ВОГиС. 2005;9(4):481-489.
- Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашев В.В., Львова И.Н., Седова Е.А., Ахундова В.А., Щербина И.П. Биология развития культурных растений. М.: Высш. шк., 1982.
- Куркиев У.К. Тритикале и проблемы его селекции. Методические указания. Л., 1975.
- Махалин М.А. Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур. М.: Наука, 1992.
- Растениеводство: Учебное пособие. Под ред. В.А. Алабушева. Ростов-на-Дону: Издательский центр «МарТ», 2001.
- Ригин Б.В., Орлова Н.И. Пшенично-ржаные амфидиплоиды. Л.: Колос. Ленингр. отд-ние, 1977.
- Сечняк Л.К., Сулима Ю.Г. Тритикале. М.: Колос, 1984.
- Стёпочкин П.И. Формообразовательные процессы в популяциях тритикале. Новосибирск: РАСХН. Сиб. отд-ние. СибНИИРС, 2008.
- Стёпочкин П.И. Создание и изучение серии по генам *VRN* форм тритикале. Сиб. вестник с.-х. науки. 2009;11:26-32.
- Тищенко В.Н., Чекалин Н.М., Панченко И.А., Усова З.В. Продолжительность вегетационного и межфазных периодов и их корреляции с урожайностью в зависимости от условий года и генотипа озимой мягкой пшеницы. Available at: http://agromage.com/stat_id.php?id=409.
- Фёдорова Т.Н. Эмбриогенез у пшенично-ржаных амфидиплоидов. Сборник трудов аспирантов и молодых научных сотрудников ВИР. 1964;4(8):137-142.
- Фёдорова Т.Н. Проблемы селекции и цитогенетики тритикале. С.-х. биология. 1983;10:95-101.
- Шульдин А.Ф. Тритикале – новая зерновая и кормовая культура. Киев: Урожай, 1981.
- Halloran G.M., Pennell A.L. Duration and rate of developmental phases in wheat in two environments. Ann. Bot. 1982;49(1):115-121.
- Kociuba W. Assessment of agriculturally important features of winter and spring triticale collections (*× Triticosecale* Wittmack). Hereditas. 1992;116:323-328. DOI 10.1111/j.1601-5223.1992.tb00163.x
- Kociuba W., Kramek A. Variability of yield traits and disease resistance in winter triticale genetic resources accessions. Acta Agrobotanica. 2014;67(2):67-76. DOI 10.5586/aa.2014.027
- Košner J., Pánková K. Chromosome substitutions with dominant loci *Vrn-1* and their effect on developmental stages of wheat. Czech J. Genet. Plant Breed. 2004;40(2):37-44.
- Lamadji S., Fautrie A.G., McNeil D.L., Sedcole J.R. Proposed breeding strategy for yield improvement of hexaploid triticale (*× Triticosecale* Wittmack) 1. Genetic variability and phenotypic stability. New Zealand J. Crop Hortic. Sci. 1995; 23:1-11. DOI 10.1080/01140671.1995.9513862
- Müntzing A. Über die Entstehungsweise 56-chromosoniger Weizen-Roggen-Bastarde. Der Züchter. 1936;8:188-191.
- Oehler E. Untersuchungen über ansatzverhältnisse, morphologie und fertilität bei weizen-roggengasterden. Z. f. Pflanzenzüchtung. 1931; 16:357-393.
- Petr J., Hradecká D.H. Peculiarities of the growth and development of triticale in comparison with wheat and rye. Czech. J. Genet. Plant Breed. Proc. 5th Intern. Triticeae Symp., Prague, June 6–10, 2005:41. (Special issue.)
- Priadcencu A.L., Miclea C.L., Catelly-Moisescu L. Hibridul grâu-secară. 1. Hibridarea simplă. Probl. Genet. Teor. Aplic. 1970;2(6):423-467.
- Rosenstiel K., Mittelstenschied L. Über die Erzeugung amphidiploider Roggen-Weizen-Bastarde (*Secalotricum*). Der Züchter. 1943;15 (10-12):173-183.
- Ukalska J., Kociuba W. Phenotypical diversity of winter triticale genotypes collected in the Polish gene bank between 1982 and 2008 with regard to major quantitative traits. Field Crops Res. 2013;49: 203-212. DOI 10.1016/j.fcr.2013.05.010

Генетическое разнообразие сортов сои различных групп спелости по признакам продуктивности и качества

А.И. Аbugалиева , С.В. Дидоренко

Товарищество с ограниченной ответственностью «Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства», пос. Алмалыбак, Республика Казахстан

Изучено 26 сортов сои казахстанской и 42 – зарубежной селекции (Россия, Украина, Франция, Сербия). В зависимости от длины их вегетационного периода (90–135 дней) сорта сои были распределены на пять групп спелости. Среди скороспелых сортов группы спелости 00 отсутствуют сорта казахстанской селекции. Максимальный урожай отмечен для группы среднепоздних и среднеспелых сортов, которые наиболее адаптированы к условиям возделывания на юго-востоке Казахстана. В группе спелости 0 (среднеранние сорта) казахстанские сорта превосходят зарубежные по урожайности в среднем на 2,3 ц/га; в группе спелости II (среднепоздние сорта) – на 3,6 ц/га; в группе спелости III (позднеспелые сорта) – на 7,9 ц/га. Наибольший диапазон изменчивости и максимальный уровень сбора белка характерны для среднеспелой и среднепоздней групп. Количество протеина и жира в зерне казахстанских и зарубежных сортов в пределах групп спелости практически совпадало, при этом отмечена положительная корреляция между скороспелостью и повышенным содержанием протеина. Сформирован блок раннеспелых (000 и 00 группы спелости) генотипов сои, перспективных для возделывания в условиях севера Республики Казахстан. Создан наиболее продуктивный сорт отечественной селекции – Жансая – с урожайностью за период испытаний 38,3–45,8 ц/га (включен в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в Республике Казахстан в 2012 г.). Сорт Зара – высокопротеиновый, с содержанием белка 37,7–43,3 %, находится на государственном сортоиспытании Республики Казахстан с 2011 г.

Ключевые слова: соя; сорта; группы спелости; ранг урожайности; белковость; масличность.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Аbugалиева А.И., Дидоренко С.В. Генетическое разнообразие сортов сои различных групп спелости по признакам продуктивности и качества. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):303-310. DOI 10.18699/VJ16.168

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Abugaliyeva A.I., Didorenko S.V. Genetic diversity of soybean cultivars belonging to different ripeness groups with regard to performance and quality. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):303-310. DOI 10.18699/VJ16.168

УДК 633.85:631.559

Поступила в редакцию 14.01.2016 г.

Принята к публикации 12.05.2016 г.

© АВТОРЫ, 2016

Genetic diversity of soybean cultivars belonging to different ripeness groups with regard to performance and quality

A.I. Abugaliyeva , S.V. Didorenko

Kazakh Research Institute of Agriculture and Plant Industry, Almalybak, Kazakhstan

Twenty six varieties of Kazakstani and 42 soybean breeding varieties from Russia, Ukraine, France, and Serbia have been studied. Depending on the length of the vegetation period from within 90-135 days, these varieties were divided into five maturation groups. None of the Kazakstani varieties has been assigned to early season ripening group 00. Varieties in the mid-late and middle season ripening group, which are the most adapted to the cultivation conditions in the southeastern area of Kazakhstan, showed the highest yield. Kazakstani varieties have been found superior to the others in average yield by 2.3 q/ha in mid-early group 0, by 3.6 q/ha in mid-late group II, and by 7.9 q/ha in late group III. The highest range of variation and the maximum level of protein collection was characteristic of the middle-and of medium group. The amount of protein and fat in the Kazakstani and other varieties within the groups was found to be almost identical; at the same time, there was a notable positive correlation between precocity and high protein content. As a result, early maturation soybean genotypes (groups 000 and 00) with promise for cultivation in the northern areas of the Republic of Kazakhstan have been identified and put together as a whole. The most productive Kazakstani variety was Zhansaya (included in the register of the Republic of Kazakhstan in 2012), which yielded 38.3-45.8 q/ha over the study period. High-protein variety Zara, with a protein content of 37.7%-43.3 %, has been in variety testing in the Republic of Kazakhstan since 2011.

Key words: soybeans; variety; ripeness groups; rank yields; protein content; oil content.

В настоящее время в питании людей и кормлении сельскохозяйственных животных ощущается острый дефицит растительного белка. Эту проблему можно решать за счет внедрения в производство зернобобовых культур, из которых наиболее перспективной является соя *Glycine max* (L.) Merr. Соя – одна из главных белково-масличных культур с широким спектром применения: в пищевой, кормовой, технической и медицинской промышленности. В семенах сои, созданных и районированных в Казахстане, при урожае зерна 39–43 ц/га содержится 39–40 % белка, сбалансированного по аминокислотному составу, и 19–23 % масла.

Раньше считали, что зона культивирования сои как типично субтропического растения простирается от тропических областей до 52° с. ш. Однако исследования ученых ООО «Соя-север Ко» доказывают, что сорта данной культуры, например, в Республике Беларусь, можно с успехом возделывать до 54° с. ш.

Исследованием адаптированности и пластичности сортов сои занимаются во многих областях Российской Федерации: в Вологодской области (Баранова, 2011), Приморском крае (Бутовец, 2009; Медведева, Бабарыкина, 2011; Хасбиулина и др., 2012), в условиях неустойчивого увлажнения Северного Кавказа (Пенчуков и др., 2012), в Костромской области (Демьянова-Рой, Борцова, 2012). Сибирские ученые доказали, что в России сою можно с успехом выращивать не только в Краснодарском крае, на Дальнем Востоке, но и на юге Западной Сибири (Омельянюк и др., 2012). Широкомасштабное экологическое сортоиспытание также проводят в Аргентине, занимающей одно из лидирующих мест в мире по производству сои (Albrecht et al., 2009; Bandeira et al., 2010).

Селекция и семеноводство этой культуры ведется в Казахстане более 40 лет. Создано около 20 сортов, 12 из которых допущено к использованию. Большинство этих сортов по вегетационному периоду более подходят для юго-восточных областей Республики (43°15' с. ш. и 75°54' в. д.) (Дидоренко, 2014).

За период 1999–2014 гг. в Казахстане было испытано около 500 сортообразцов сои, включая 70 сортов различной селекции. В Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию в Республике Казахстан на 2016 г., значатся 36 сортов, в том числе 12 казахстанской селекции. Они представлены шестью группами спелости: от ультраранних (группа спелости 000) до позднеспелых (группа спелости III). Активное внедрение на рынок Казахстана сортов инорайонной селекции связано с требованиями к их белковости, которую формируют сорта при одинаковых уровнях урожайности, и другим хозяйственно полезным свойствам.

Агроклиматические условия Казахстана неоднородны, и для получения высоких и устойчивых урожаев в разных регионах необходимы адаптированные (разные) сорта. При выращивании сои на орошении и в условиях достаточной влаги посевные площади культуры можно расширить за счет возделывания в обеспеченных осадками регионах Костанайской, Северо-Казахстанской и Восточно-Казахстанской областей, орошаемых пашен Жамбылской и Южно-Казахстанских областей. Рас-

ширение посевных площадей под сою требует создания сортов, адаптированных в различных зонах Республики, с учетом сроков вегетации растений, их фотопериодической реакции и с диапазоном накопления положительных температур 1700–1900 °С для северных регионов, 1900–2200 °С – для восточных регионов и более 3000 °С – для юга Республики. Существует реальная необходимость учета величины пластичности сорта при программировании урожая в определенной зоне возделывания (Бутовец, 2011).

Создание ультраскороспелых сортов в настоящее время является приоритетным направлением в селекции сои в Казахстане. С 2011 г. селекция сои по полной схеме (начиная с подбора и скрещивания до конкурсного сортоиспытания) ведется в Восточно-Казахстанском НИИСХ, с 2013 г. – в Костанайском НИИСХ. Экологические испытания лучших сортов и образцов проводятся на Северо-Казахстанской СХОС и в Юго-Западном НИИЖиР. При этом в селекционном процессе существенное внимание уделяется повышению генетического разнообразия сои путем привлечения для работ исходного материала различного происхождения и разных групп спелости (Голоенко, 2006).

Длина вегетационного периода у сортов сои варьирует от 85 до 125 дней в сравнимых условиях. Для северной зоны Казахстана актуальны сорта от ультраскороспелых (000) до скороспелых (0) групп спелости. В реестре это преимущественно сорта украинской селекции и отечественные сорта 0 группы спелости: Жалпаксай, Мисула, Алматы. Основная зона возделывания сои в Казахстане – Алматинская область, по которой допущены казахстанские сорта Алматы, Жалпаксай, Мисула, Перизат, Жансая, Радость, Казахстанская 2309, Эврика, Ласточка (от 0 до III групп спелости) и 15 зарубежных сортов (российских, украинских, сербских) (табл. 1).

Цель работы – оценка генетического разнообразия сортов сои разных групп спелости отечественной и зарубежной селекции по урожайности и качественным характеристикам (содержание белка и жира в семенах).

Материалы и методы

Проанализировано 26 сортов сои казахстанской и 42 сорта зарубежной селекции (Россия, Украина, Франция, Сербия). Посев проводили по методике Б.А. Доспехова (1971). Делянки четырехрядковые, с междурядьем 30 см, площадью 10 м². Норма высева для раннеспелых сортов – 650 тыс., среднеспелых – 550 тыс. и позднеспелых – 450 тыс. всхожих семян на один гектар. Размещение образцов рандомизированное в четырехкратной повторности. В качестве стандартов использовали два сорта сои: Мисула с периодом вегетации 105–110 дней и Эврика 357 с периодом вегетации 125–130 дней. Оба сорта допущены к использованию в Алматинской области Республики Казахстан.

Агротехнику в опытах осуществляли согласно методическим рекомендациям (Методические рекомендации..., 2004). Фенологические наблюдения проводили по методике W.R. Fehr и С.Е. Caviness (1979), структурный анализ – по методике Н.И. Корсакова с коллегами (1968).

Таблица 1. Казахские и зарубежные сорта сои, допущенные к возделыванию на территории Республики Казахстан (2016 г.)

Область Казахстана	Группа спелости	Допущенные к использованию сорта сои	
		казахские	зарубежные
Костанайская	000	–	Биявка (000), СибНИИК 315 (000), Бара (00)
Павлодарская	000–00	–	Анастасия (000)
Акмолинская	000–00	–	Анастасия (000), СибНИИК 315 (000)
Актюбинская	00–0	–	Биявка (000)
Восточно-Казахстанская	00–0–I	Жалпаксай (0)	Аннушка (000), Аврора (00), Десна (0), Корсак (II), Хорол (0)
Карагандинская	0–I	–	Аннушка (000), СибНИИК 315 (000)
Западно-Казахстанская	I–II	–	Волгоградская 1
Кызылординская	I–II	Алматы (0), Жалпаксай (0), Мисула (0), Даная (I), Казахстанская 2309 (III)	Анастасия (000)
Алматинская	I–II–III	Алматы (0), Жалпаксай (0), Мисула (0), Перизат (I), Жансая (II), Казахстанская 2309 (III), Радость (III), Эврика (II), Ласточка (III)	Анастасия (000), Танаис (0), Терек (0), Черемош (0), Вилана (I), Зен (II), Рента (I), Сава (II), Селекта 302 (I), Ана (II), Букуррия (III), Воеводжанка (II), Корсак (II), Нена (II), Ружница (I), Кубань (0), Хорол (0)
Жамбылская	II–III	Казахстанская 2309 (III), Радость (III), Эврика (II), Ласточка (III), Сабир (II)	Биявка (000), Черемош (0), Корсак (II),
Южно-Казахстанская	II–III	Алматы (0), Жалпаксай (0), Мисула (0), Вита (I), Ласточка (III)	Терек (0), Черемош (0)

Содержание протеина определяли по Кьельдалю (ГОСТ 10846-91. «Зерно и продукты его переработки. Метод определения белка»), жира (масличности) – по ГОСТ 10857-64 («Семена масличные. Метод определения масличности в аппарате Сокслета»). Отбор проб для определения белка и жира проводили по ГОСТ 10852-86. (Правила приемки и методы отбора проб «Семена масличные»). Из объема 5 кг отбирали пробу весом 300 г с трех полевых повторений.

Для анализа взяты пробы зерна по 50 г с каждой полевой повторности в трех аналитических повторениях.

Статистическая обработка проведена методом кластерного анализа на основе меры сходства по минимальному произведению между евклидовыми расстояниями и коэффициенту корреляции $D(1-R)^2$ (Савин и др., 1998) по алгоритму С.П. Мартынова по комплексу признаков: «урожайность», «длина вегетационного периода», «содержание протеина» и «содержание жира».

Предгорная зона полевых стационаров ТОО «КазНИИЗиР» находится на высоте 740 м над уровнем моря, характеризуется континентальными климатическими условиями, 517 мм/год. Средняя сумма положительных температур – 3500–4000 °С. Среднее многолетнее количество атмосферных осадков составляет 516,7 мм со следующим распределением по сезонам года: зимой – 94,1 мм, весной – 177,5 мм, летом – 158,8 мм и осенью – 94,1 мм.

Наименее благоприятными оказались 2011 и 2012 гг., так как в период цветения и образования бобов (июнь – август) в эти годы наблюдался дефицит осадков с одновременным повышением среднесезонной температуры.

Ранг рассчитан как сумма взвешенных нормированных отклонений от идеала по каждому отдельному признаку.

Результаты

Урожайность изученных сортов сои варьирует в зависимости от генотипа, года выращивания и группы созревания от 10,0 ц/га до 62,5 ц/га в пределах среднепозднего блока (табл. 2), изменчивость которого перекрывает все другие. Максимальный урожай отмечен для группы среднепоздних и среднеспелых сортов (наиболее приспособленных к возделыванию на юго-востоке Казахстана) во все годы исследований, за исключением 2010 г., в котором к высокоурожайным добавилась и поздняя группа.

Следующий по убыванию уровень урожайности характерен для среднеранних и поздних генотипов сои. Среди сортов сои с максимальной урожайностью выделяются генотипы различной селекции: казахстанской (30 %); Сербии (30 %); украинской (20 %), Франции (10 %) и России (10 %) в группе I и II и в группе среднеранних и скороспелых 56 % – российской и по 22 % – казахстанской и украинской селекции.

Весь набор сортов ежегодно был ранжирован по урожайности от максимального (1-й ранг) до минимального (66-й ранг). Среднее по всем годам является основой для ранга стабильной максимальной урожайности для всех генотипов. При этом более высокоурожайные сорта выявлены среди адаптированных образцов среднеспелой и среднепоздней групп: средний ранг урожайности 27- и 29-й соответственно – против 41- и 48-го для позднеспелой и среднеранней групп и 65-й для скороспелой группы.

В группе среднеспелых генотипов проанализировано 27 образцов. По рангу стабильности урожайности выделены сорта Вилана (43,3–50,8 ц/га); Жансая (35,8–52,1 ц/га); Селекта 302 (33,3–54,2 ц/га); Корсак (36,7–51,0 ц/га); Лань (36,7–43,9 ц/га); Астра (36,7–50,0 ц/га); Никко

Таблица 2. Урожайность сортов сои разных групп спелости, 2009–2013 гг.

Год	Число образцов, шт	Урожайность, ц/га			Сорта с урожайностью				
		min	max	средняя	min	Страна	max	Страна	
00 скороспелые (раннеспелые)									
2013	3	16,7	25,0	21,0±0,7	Танаис	Украина	Лада	Россия	
2012	3	26,0	28,1	27,1±0,4	Танаис	Украина	Лада	Россия	
2011	–	–	–	33,1	–	–	Лада	Россия	
0 – среднеранние									
2013	10	18,7	40,0	27,7±1,1	Зара	Казахстан	Черемош	Украина	
2012	10	25,0	43,8	34,1±1,6	Seria	Франция	Быстрица 2	Россия	
2011	7	30,0	43,8	36±0,8	Зара	Казахстан	Черемош, Быстрица 2	Украина Россия	
2010	4	29,2	37,5	32,9±1,0	Seria	Франция	Искра	Казахстан	
2009	3	13,3	33,3	23,6±1,3	Seria	Франция	Искра	Казахстан	
I – среднеспелые									
2013	27	19,1	48,3	33,6±1,7	Риза	Казахстан	Никко	Сербия	
2012	27	24,8	51,0	38,8±1,8	SL 02-25	Канада	Корсак	Украина	
2011	25	24,5	54,2	36,4±1,6	Риза	Казахстан	Селекта 302	Россия	
2010	18	29,2	58,3	40,6±2,4	Никко	Сербия	Жалпаксай	Казахстан	
2009	16	23,3	35,8	29,0±0,8	Риза	Казахстан	Жансая	Казахстан	
II – среднепоздние									
2013	22	22,1	46,7	34,7±1,7	Казахстанская 2309	Казахстан	Венера, Воеводжанка	Сербия	
2012	22	25,5	53,1	38,9±1,5	Ласточка	Казахстан	Декабиг	Франция	
2011	22	18,7	62,5	34,7±2,7	Safrana, Isidor	Франция	Галина	Украина	
2010	20	28,3	54,2	36,3±1,5	Santana	Франция	Эврика	Казахстан	
2009	15	10,0	38,3	28,6±1,3	Isidor	Франция	Венера	Сербия	
III – позднеспелые									
2013	4	23,2	28,7	26,6±0,8	Радость	Казахстан	Веста, Гибридная 670	Россия Казахстан	
2012	4	19,5	34,4	28,4±0,8	Надежда	Казахстан	Гибридная 670	Казахстан	
2011	4	34,5	42,9	37,9±0,8	Радость	Казахстан	Гибридная 670	Казахстан	
2010	3	45,8	52,1	49,2±0,4	Гибридная 670	Казахстан	Надежда	Казахстан	
2009	3	25,0	32,5	28,3±0,5	Надежда	Казахстан	Гибридная 670	Казахстан	

(28,3–48,3 ц/га) и представители среднепоздней группы, входящие в первые лучшие 10 генотипов по урожайности: Декабиг (31,2–53,1 ц/га); Сава (31,2–43,8 ц/га); Галина (31,7–62,5 ц/га). В группе среднеранних лучший ранг (20-й в общем зачете) отмечен для сорта Черемош (34,8–43,8 ц/га), а в группе позднеспелых выделен сорт Гибридная 670 (24-й ранг, соответствующий урожайности 28,5–45,8 ц/га).

На уровне 4 т/га формируется урожайность для сортов: Зен (30,4–43,3 ц/га); Воеводжанка (28,3–46,7 ц/га); Бастер (26,7–41,7 ц/га); Венера (31,3–46,7 ц/га); Gem (31,3–43,3 ц/га); Полтава (35,0–52,1 ц/га); Болашак (32,1–41,7 ц/га); Суламит (29,5–44,2 ц/га); Жалпаксай

(31,2–58,3 ц/га), соответствующих 1-–19-му рангу стабильной урожайности.

Содержание протеина в семенах сои в целом варьировало от 32,2 (Лада, в урожае 2011 г.) до 46,9 % (Хорол, в урожае 2013 г.) в условиях демонстрационного питомника в урожае 2011–2013 гг. Максимальное выражение признака «содержание протеина» отмечено для блоков среднеранней и скороспелой группы (табл. 3) по минимальным, максимальным и средним значениям. Для группы среднеспелой и среднепоздней сои выявлены отдельные генотипы, формирующие 40 % уровень содержания протеина (33–61 и 27–50 % доли таковых соответственно, в зависимости от условий года).

Таблица 3. Характеристика сои разных групп спелости по содержанию протеина (%) в зависимости от условий года репродукции

Группа спелости	Годы								
	2011			2012			2013		
	min	max	ср.	min	max	ср.	min	max	ср.
00	–	–	32,2	41,2	41,7	41,4±0,2	40,8	42,2	42,0±0,2
0	33,3	38,6	36,4±0,6	37,9	44,0	41,1±0,5	39,3	46,9	43,0±0,4
I	32,6	37,2	34,9±0,3	37,3	41,9	39,5±0,2	38,6	42,1	40,2±0,3
II	32,7	38,7	34,9±0,5	37,4	40,8	39,3±0,3	36,9	43,5	39,4±0,3
III	35,0	37,0	35,9±0,2	–	–	–	39,3	40,2	39,7±0,2

Таблица 4. Характеристика коллекции сои по сбору белка и жира с одного гектара в зависимости от группы спелости, ц/га

Группа спелости	Годы								
	2011			2012			2013		
	min	max	ср.	min	max	ср.	min	max	ср.
	Белок, ц/га								
00	–	–	10,7	10,7	11,7	11,2±0,5	6,8	10,7	8,8±1,0
0	10,4	16,9	13,2±1,0	10,0	17,6	13,9±1,3	8,4	17,6	13,9±1,5
I	8,4	18,3	12,4±1,2	9,9	20,4	15,3±1,5	7,9	19,6	13,5±1,7
II	6,4	21,3	12,0±1,1	12,9	21,2	16,3±1,2	8,8	18,2	13,6±1,5
III	12,5	15,0	13,5±0,7	–	–	–	9,3	11,5	10,6±0,9
	Жир, кг								
00	–	–	696	530	623	582	327	518	433
0	593	841	721	598	1042	778	367	832	577
I	500	1089	748	570	1183	878	376	1014	710
II	378	1288	694	762	1184	925	435	1055	733
III	656	722	687	–	–	–	450	590	525

Ряд стабильно высокопротеиновых генотипов (1–10-й ранг из 66 генотипов по трем репродукциям) включает в основном среднераннюю группу: Хорол (1-й ранг с содержанием протеина 44,0–46,9 %); Зара (2-й ранг 37,7–44,7 %); Черемosh (3-й ранг 38,6–44,1 %); Лыбидь (4-й ранг 37,3–43,6 %); Терек (7-й ранг 41,2–42,9 %); Быстрица 2 (8-й ранг 37,5–43,6 %); Amphor (9-й ранг 35,4–42,4 %); Кубань (10-й ранг 40,3–42,6 %), а также из среднеспелой группы номер А 8/2-2 (6-й ранг 37,1–42,1 %) и из среднепоздней – сорт Суламит (5-й ранг 38,7–43,5 %).

Среди потенциально высокопротеиновых форм среднеспелой группы ($\geq 40,0\%$) выделяются сорта и генотипы: Алматы, Мисула, А 8/2-2, Вилана, SL 02-25, Полтава, Астра, Роза, Дельта, Вита, Риза, Никко (12 из 27 проанализированных). Для среднепоздней группы количество высокопротеиновых форм значительно меньше: Safrana, Shama, Тажан, Суламит, Isidor (5 из 22 проанализированных).

Вход протеина с одного гектара составил 8,2–20,4 ц/га и сопоставим с данными по госсортоиспытанию сои в Алматинской области за период 1999–2011 гг. (Ажгалиев и др., 2012). В этих сравнительных исследованиях отмечено варьирование от 6,4 до 21,3 ц/га в целом по трем

репродукциям. В урожае 2012 г. уровень сбора белка был самым высоким по всем группам спелости (табл. 4).

Наибольший диапазон изменчивости и максимальный уровень сбора белка характерны для сортов среднеспелой и среднепоздней групп спелости как наиболее адаптированных.

Стабильно высокий ранг сбора белка наблюдается также у генотипов из этих двух групп спелости: Вилана (1-й ранг с 16,2–20,4 ц/га белка); Декабиг (2-й ранг 12,7–21,2 ц/га); Жансая (3-й ранг 16,4–17,1 ц/га); Никко (4-й ранг 11,0–19,6 ц/га); Лань (6-й ранг 15,0–17,4 ц/га); Астра (7-й ранг 14,9–17,2 ц/га); Корсак (8-й ранг 14,5–19,4 ц/га); Суламит (9-й ранг 12,8–17,1 ц/га); Селекта 302 (10-й ранг 12,9–17,9 ц/га); Галина (11-й ранг 12,5–21,3 ц/га) и сорт среднеранней группы Черемosh (5-й ранг 15,0–17,6 ц/га белка).

Содержание жира варьирует от 18,7 до 24,0 %. По рангу стабильности высокомасличные генотипы распределены в следующем порядке: Buster (1-й ранг с содержанием жира 22,1–24,0 %, среднеспелая группа); Селекта 302 (2-й ранг 22,6–23,5 %); Sepia (3-й ранг 22,8–23,9 %, среднеранняя группа); Венера (4-й ранг 21,5–22,6 %, среднепоздняя группа); Астра, Болашак, ОАО Walles,

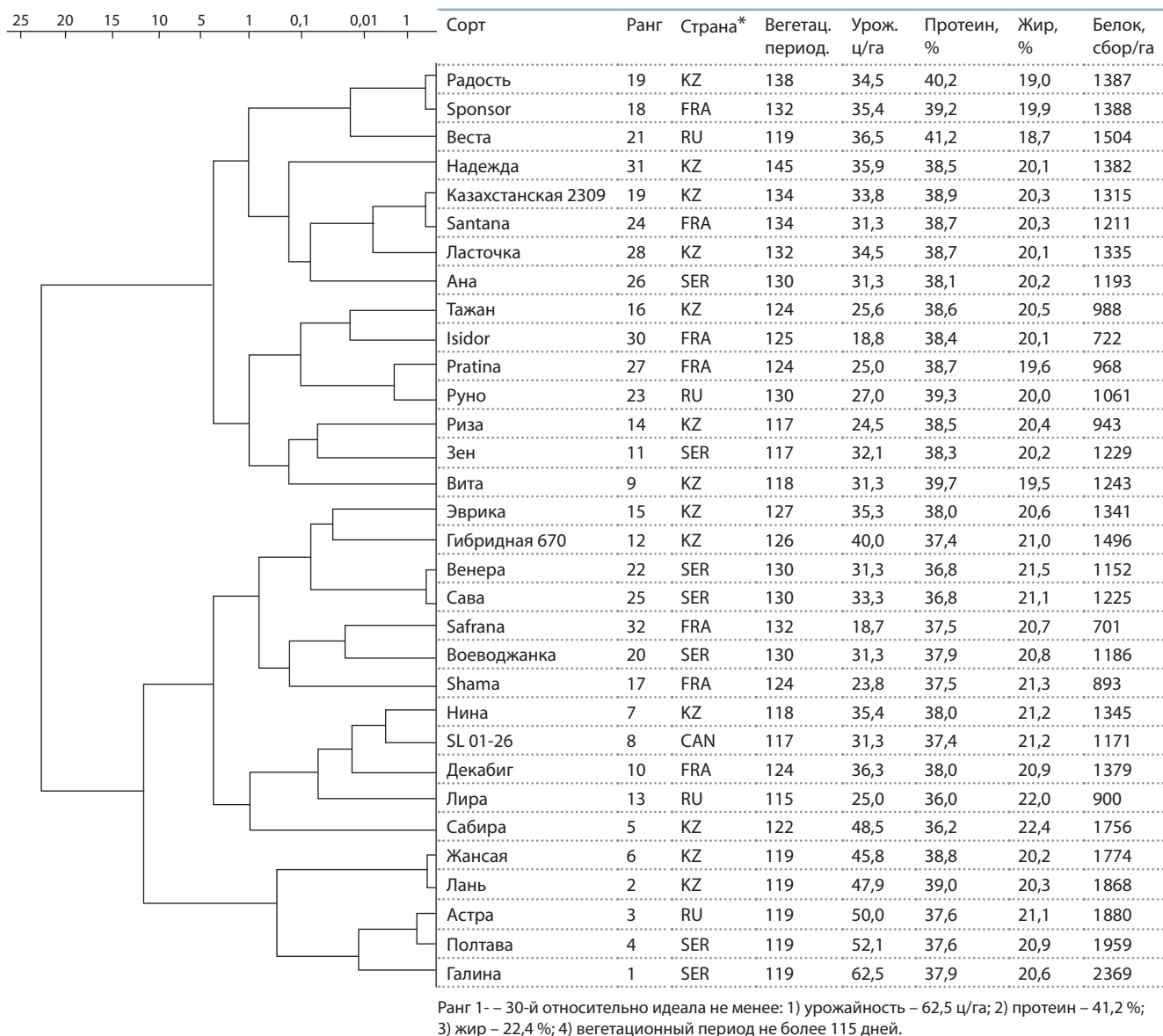


Рис. 1. Дендрограмма сходства и различий среднепоздних сортов сои по хозяйственно ценным признакам в урожае 2011 г.

* Страны селекции: KZ – Казахстан; FRA – Франция; RU – Россия; SER – Сербия; CAN – Канада; UKR – Украина.

Жалпаксай (5–8-й ранг, среднеспелая группа); Терек (9-й ранг 22,0–23,0 %, скороспелая группа); Сава (10-й ранг 21,1–22,6 %, среднепоздняя группа).

Сбор жира в целом варьирует от 3,27 до 12,88 ц/га в зависимости от условий года, группы спелости и генотипа. Для всех групп спелости в урожае 2012 г. отмечено самое высокое значение сбора масла с одного гектара по среднегрупповому уровню (табл. 4). Наиболее высокий сбор масла отмечен для среднепоздней (II) группы, в том числе стабильно по годам репродукции выделяются сорта: Венера (1-й ранг 6,73–10,55 ц/га); Сава (2-й ранг 7,03–9,79 ц/га); Декабиг (3-й ранг 7,59–11,84 ц/га); Ана (4-й ранг 6,32–8,75 ц/га); Воеводжанка (6-й ранг 6,51–10,04 ц/га).

К ряду генотипов с высоким и стабильным сбором масла отнесены также сорта из среднеспелой группы: Зен

(5-й ранг 6,48–10,3 ц/га); Никко (7-й ранг 6,83–10,14 ц/га); Вилана (8-й ранг 9,05–10,12 ц/га); Жансая (9-й ранг 9,2–9,94 ц/га) и Корсак (10-й ранг 7,74 ц/га – 11,8 ц/га).

Внутри самых представительных групп спелости (ранне- + среднеспелой и среднепоздней) сорта в значительной степени различались по комплексу показателей: урожайности, содержанию протеина, жира и продолжительности вегетационного периода. Так, в урожае 2011 г. в группе среднепоздних сортов произошло деление на два кластера (рис. 1), внутри которых отмечена дифференциация в большей степени по длине вегетационного периода. При этом более раннеспелые (119 дней) во 2-м кластере характеризовались урожайностью на уровне 45,8–62,5 ц/га, а из 1-го кластера (117–118 дней) – только на уровне 24,5–32,1 ц/га.

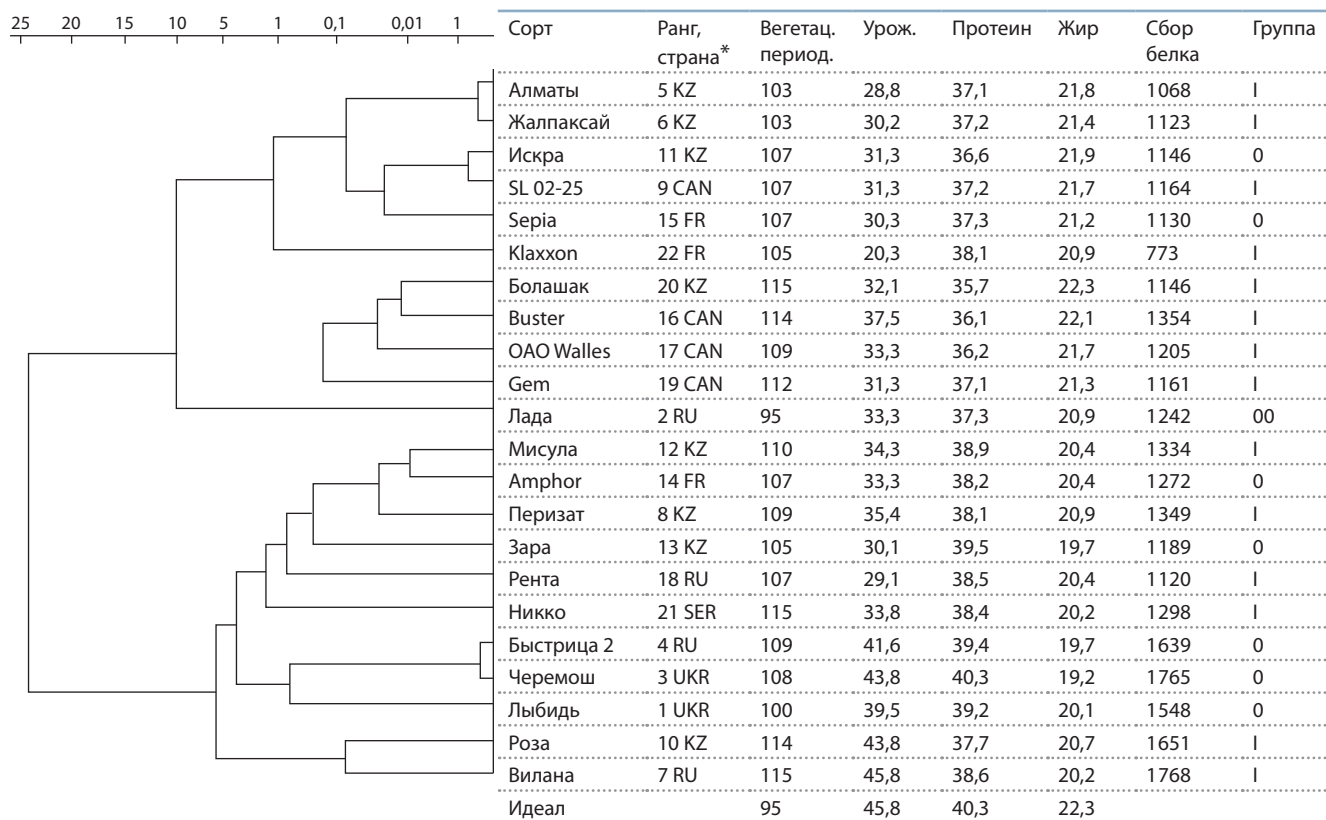


Рис. 2. Дендрограмма сходства и различий сортов сои демонстрационного блока казахстанской и зарубежной селекции ранне- и среднеспелой групп, 2011 г.

Ранг 1 – 21-й. * Обозначения см. в рис. 1.

Таблица 5. Сравнение сортов сои по качественным характеристикам в зависимости от группы спелости

Группа спелости	Происхождение сортов	Кол-во сортов, шт.	Веget. период, дни	Урожайность, ц/га	Протеин, %	Жир, %
00	Казахстанские	0	–	–	–	–
	Зарубежные	2	94,3 ± 2,1	28,4 ± 2,7	39,1 ± 0,3	20,8 ± 0,2
0	Казахстанские	5	108,5 ± 3,3	36,3 ± 3,0	37,9 ± 0,3	21,6 ± 0,3
	Зарубежные	9	105,0 ± 4,0	34,0 ± 2,5	40,0 ± 0,4	22,1 ± 0,5
I	Казахстанские	4	116,5 ± 3,5	36,8 ± 3,2	37,2 ± 0,5	22,0 ± 0,5
	Зарубежные	15	116,6 ± 3,7	37,1 ± 3,3	37,3 ± 0,5	22,1 ± 0,4
II	Казахстанские	12	124,2 ± 4,2	37,7 ± 2,7	36,6 ± 0,4	21,5 ± 0,3
	Зарубежные	14	126,1 ± 3,9	34,1 ± 3,7	36,2 ± 0,4	21,2 ± 0,3
III	Казахстанские	5	135,1 ± 2,0	36,5 ± 2,5	35,2 ± 0,3	20,1 ± 0,5
	Зарубежные	2	133,4 ± 2,1	28,6 ± 2,1	35,7 ± 0,3	19,5 ± 0,3

И в средне-, и раннеспелой группах максимальная урожайность отмечена для образцов с разным вегетационным периодом: 108–115 дней. Классификация по комплексу признаков позволяет дифференцировать сорта по их хозяйственной значимости в пределах вегетационного периода (рис. 2).

Изучаемые сорта сои были разбиты на пять групп спелости в зависимости от длины вегетационного периода (90–135 дней). Среди скороспелых сортов 00 группы спе-

лости отсутствуют сорта отечественной селекции. В группе среднеранних сортов (0) отечественные сорта превосходят зарубежные в среднем по урожайности на 2,3 ц/га, в среднепоздней группе (II) – на 3,6 ц/га, а в позднеспелой группе (III) – на 7,9 ц/га. Количество протеина и жира между отечественными и зарубежными сортами в пределах группы спелости практически совпадало, при этом сохранялась положительная корреляция между скороспелостью и повышенным содержанием протеина (табл. 5).

Обсуждение

С целью апробирования сортов сои в условиях юго-востока Казахстана на базе ТОО «Казахского научно-исследовательского института земледелия и растениеводства» был организован питомник экологического сортоиспытания, включающий сорта мировых стран – производителей сои: Канады, Украины, Сербии, России, Швейцарии, Китая и сорта казахстанской селекции. В 2011 г. было изучено 62 сорта, в 2012 и 2013 гг. – 68. Сорта отличаются по группам спелости от группы 00 с периодом вегетации в условиях Алматинской области 90–95 дней – Лада (Россия), Танаис (Украина), до группы III с периодом вегетации 135–140 дней – Надежда, Ласточка (Казахстан), Веста (Россия).

Полученные результаты не позволяют отметить преимущество той или иной селекции в целом, т. е. речь идет о конкретных генотипах и стабильности формирования ими определенного уровня урожайности в пределах групп спелости.

Средняя урожайность по сортам в 2011 г. составила 35,6 ц/га (18,7–62,5 ц/га), в 2012 г. – 36,8 ц/га (19,5–53,1 ц/га), в 2013 г. – 31,1 ц/га (17,2–42,5 ц/га). Содержание белка в семенах в среднем было в 2011 г. – от 32,2 (Лада, Россия) до 38,7 % (Суламит, Казахстан), а в более засушливый и жаркий 2012 г. – от 37,3 (Бастер, Канада) до 44,0 % (Хорол, Украина). Самое большое содержание белка было обнаружено у сорта Черемош (Украина) – 44,2 % в 2013 г. Количество жира в семенах изучаемых сортов в 2012 г. также было больше и составило в среднем 22,5 % по сравнению с содержанием жира в семенах в 2011 г. – 20,6 %.

Количество протеина и жира в семенах отечественных и зарубежных сортов сои в пределах группы спелости практически совпадало, при этом сохранялась положительная корреляция между скороспелостью и повышенным содержанием протеина.

Выделены наиболее продуктивный сорт отечественной селекции – Жансая – с урожайностью за период испытаний 38,3–45,8 ц/га (включен в реестр Республики Казахстан в 2012 г.) Сорт Зара – высокопротеиновый, с содержанием белка 37,7–43,3 % – передан на государственное сортоиспытание Республики Казахстан с 2011 г.

В результате выполненной работы выделен и сформирован блок раннеспелых (000 и 00 группы спелости) генотипов сои, перспективных для возделывания в условиях севера Республики Казахстан.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Ажгалиев Т.Б., Абугалиева А.И., Жумаханова А.Ж. Сортовой генофонд сои в Казахстане. Вестник с.-х. науки Казахстана. 2012; 10:17-23.
- Баранов В.Ф., Баранова Л.А. О возможности интродуцирования сои в северо-западную зону России. Масличные культуры. 2011;1:106-109.
- Бутовец Е.С. Изучение и использование лучших сортов сои из различных регионов ее возделывания в селекции Приморского НИИСХ. Матер. 5-й междунар. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток, 2009:313.
- Бутовец Е.С. Оценка сортов сои в экологическом испытании. Земледелие. 2011;6:38-39.
- Голоенко Д.В. Принципы подбора родительских пар для создания раннеспелых сортов сои. Селекция и насінництво. 2006;92: 79-87.
- Демьянова-Рой Г.Б., Борцова Е.Б. Оценка адаптивных свойств сортов сои на дерново-подзолистых почвах Костромской области. Естеств. и техн. науки. 2012;1:113-116.
- Дидоренко С.В. Достижения селекционных работ по сое в Казахстане. Вестник с.-х. науки Казахстана. 2014;1:22-27.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1973.
- Корсаков Н.И., Макашева Р.Х., Адамова О.П. Методика изучения коллекции зернобобовых культур. Л.: ВИР, 1968.
- Медведева З.М., Бабарыкина С.А. Особенности формирования продуктивности сои в Западной Сибири. Вестник НГАУ. 2011;2: 19-23.
- Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 2-й. Зерновые, зернобобовые, кукуруза и кормовые культуры. М.: Колос, 1971.
- Методические рекомендации. Соя – высокобелковая культура / А.Т. Бойко, Ю.Г. Карягин. Алматы: ОАО «Vita», 2004.
- Омельянюк Л.В., Асанов А.М., Танакулов А.Х. Изучение сортообразцов сои мировой коллекции ВИР в условиях Сибирского Прииртышья. Селекция сельскохозяйственных растений на высокую урожайность, стабильность и качество. Омск, 2012.
- Пенчуков В.М., Зайцев Н.И., Дудка Н.З., Мацола Н.А. Новые сорта сои для условий неустойчивого увлажнения. Аграр. наука. 2012;3:4-6.
- Савин В.Н., Абугалиев И.А., Абугалиева А.И. Оптимизация аналитических исследований в растениеводстве. Докл. РАСХН. 1998; 2:13-15.
- Хасбиуллиева О.И., Мудрук Н.В., Бутовец Е.С. Сравнительная оценка высокопродуктивных сортов сои в условиях юга Дальнего Востока. Достиж. науки и техники. АПК. 2012;1:17-19.
- Albrecht L.P., de Lucca B.A., Rizzatti A.M., Scapim C.A., Barbosa M.C., Stülp M. Sementes de soja produzidas em épocas de safinha na região oeste do Estado do Paraná. Acta Sci. Agron. 2009; 31(1):121-127.
- Fehr W.R., Caviness C.E. Stages of Soybean Development. Cooperative Extension Service. Ames, Iowa: Iowa State Univ., 1979.
- Helio B.B., Tuneo S., Cassia T.R., Rodrigo R.F., Damiao C.C., Silva R.M. Adaptation and stability of soybean genotypes in the test in the state of Mato Grosso. Rev. Ceres. Univ. Fed. Vicosa. 2010;3:359-366.



Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням

И.Н. Леонова , Е.Б. Будашкина

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

Одним из эффективных способов защиты мягкой пшеницы *T. aestivum* L. от грибных патогенов является создание сортов с генетической устойчивостью. Для расширения разнообразия по генам иммунитета используется потенциал диких и культурных сороричей мягкой пшеницы. Однако интрогрессия чужеродного хроматина может сопровождаться переносом генетических факторов, оказывающих негативное влияние на другие хозяйственно ценные признаки. Интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*, полученные на основе коммерческих сортов мягкой пшеницы, характеризуются длительной устойчивостью к бурой ржавчине и мучнистой росе за счет унаследованных от *T. timopheevii* генов резистентности. Сравнительная оценка линий и исходных сортов в течение четырех полевых сезонов по комплексу признаков, определяющих продуктивность мягкой пшеницы, свидетельствует о том, что значительный вклад в фенотипические различия между линиями и сортами вносят условия внешней среды. Усредненные данные, полученные для отдельных линий и комбинаций скрещивания, выявили как положительные, так и негативные тенденции в изменении ряда признаков. К положительным эффектам следует отнести достоверное увеличение числа продуктивных побегов и числа колосков в колосе у линий, полученных на основе сорта Скала. В качестве негативных эффектов отмечается уменьшение показателей продуктивности колоса в группах линий, полученных на основе сортов Целинная 20 и Новосибирская 67. При этом для большинства исследованных линий не установлено достоверных отличий от исходных сортов по признаку «масса 1000 зерен». Анализ полученных результатов не выявил видимых корреляций между снижением средних значений признаков, определяющих урожайность, и количеством чужеродного генетического материала. Интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*, содержащие эффективные гены резистентности, могут быть использованы для повышения устойчивости пшеницы к грибным патогенам без снижения продуктивности сортового материала.

Ключевые слова: пшеница; интрогрессивные линии; продуктивность колоса; масса 1000 зерен; *T. aestivum*; *T. timopheevii*.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Леонова И.Н., Будашкина Е.Б. Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):311-319. DOI 10.18699/VJ16.120

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Leonova I.N., Budashkina E.B. The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):311-319. DOI 10.18699/VJ16.120

УДК 631.524.84:633.111

Поступила в редакцию 10.08.2015 г.

Принята к публикации 13.09.2015 г.

© АВТОРЫ, 2016

The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases

I.N. Leonova , E.B. Budashkina

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

Development of resistant cultivars is one of the effective ways for protection of common wheat *T. aestivum* L. from fungal pathogens. The gene pool of wild and cultivated wheat relatives is often used for widening the wheat genetic diversity of resistance genes. However, alien genetic material introgressed into the wheat genome can contain genetic factors negatively affecting agronomically important traits. *T. aestivum*/*T. timopheevii* introgression lines derived from different common wheat cultivars have characteristically good resistance to leaf rust and powdery mildew. A comparative assessment of these lines and initial wheat varieties during four field seasons revealed a significant effect of environmental factors on the phenotypic differences between traits that have relevance to productivity. Averaged data obtained for individual introgression lines and for cross combinations revealed both positive and negative tendencies in variations of agronomical traits. The positive effects include a significant increase in the numbers of tillers and spikelets per spike of the lines derived from cv. Skala. Reduction in spike productivity was found in groups of the lines derived from cv. Tselinnaya 20 and cv. Novosibirskaya 67. However, no significant differences in 1000-grain weight were found between most lines and original wheat cultivars. Analysis of the data obtained showed no apparent correlation between the reduction of agronomic traits and the amount of alien genetic material introgressed into the common wheat genome. *T. aestivum*/*T. timopheevii* introgression lines can be used as a source of resistance genes without reducing the yield of wheat cultivars.

Key words: wheat; introgression lines; spike productivity; 1000-grain weight; *T. aestivum*; *T. timopheevii*.

Мягкая пшеница *T. aestivum* L. входит в число наиболее ценных сельскохозяйственных культур и является основным продуктом питания во всем мире. Западная Сибирь относится к крупнейшим сельскохозяйственным регионам, занимая четвертое место в России по размеру посевных площадей яровой мягкой пшеницы. Современные сорта яровой пшеницы, культивируемые в этом регионе, в благоприятные годы способны давать высокие урожаи (Шаманин и др., 2012). Однако значительные потери и снижение качества зерна этой культуры вызывают листовые грибные инфекции, к наиболее вредоносным из которых относятся болезни ржавчины (бурая и стеблевая) и мучнистая роса. Ежегодные потери урожая от этих болезней составляют от 15 до 25 %, а при эпифитотийном развитии болезней – до 40–50 %, и показатели с каждым годом увеличиваются (Койшибаев и др., 2008; Санин, Назарова, 2010; Захаренко, 2013).

Одним из предпочтительных способов защиты от грибных фитопатогенов является создание сортов с генетической устойчивостью, при этом большое значение для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы по генам устойчивости имеют отдаленная гибридизация и привлечение диких и культурных родичей в качестве источников генов иммунитета (Friebe et al., 1996; Афанасенко, 2010).

В настоящее время в результате межвидовой гибридизации в геном мягкой пшеницы было перенесено 20 генов устойчивости к бурой ржавчине, 12 генов устойчивости к стеблевой ржавчине и 10 генов устойчивости к мучнистой росе (McIntosh et al., 2013). Однако большая часть генов не получила практического применения из-за негативного влияния чужеродного генетического материала на агрономические признаки. Известно, что в большинстве случаев перенос чужеродного хроматина при отдаленных скрещиваниях происходит большими фрагментами, которые кроме целевых локусов могут содержать дополнительные генетические факторы, оказывающие влияние на хозяйственно ценные признаки (McIntosh et al., 1995; Zhang et al., 2005; Timonova et al., 2013). Поэтому при интродукции генов устойчивости в коммерческие сорта пшеницы естественным является вопрос о степени влияния чужеродных замещений и транслокаций на тип развития растений, длину вегетационного периода, время колошения, продуктивность, качество зерна и хлебопекарные свойства.

В Институте цитологии и генетики СО РАН имеется коллекция интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных с участием тетраплоидного вида *T. timopheevii* var. *viticulosum*. Многолетние наблюдения показали, что линии характеризуются эффективной устойчивостью к бурой ржавчине и мучнистой росе, часть из них проявляет устойчивость к стеблевой ржавчине, септориозу и пыльной головне; ряд линий имеют групповую устойчивость к болезням (Leonova et al., 2011). Проведенное ранее картирование генов, определяющих устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе, показало наличие локусов, унаследованных от *T. timopheevii*, которые вносят основной вклад в фенотипическое проявление признаков устойчивости (Леонова и др., 2008; Leonova et al., 2008).

Для использования интрогрессивных линий в качестве источников генов устойчивости к грибным патогенам необходима информация о влиянии генетического материала *T. timopheevii* на хозяйственно ценные признаки мягкой пшеницы. Изучение запасных белков и качества зерна у интрогрессивных линий показало, что они не уступают исходным сортам мягкой пшеницы по содержанию белка, сырой клейковины и размерам частиц муки (Обухова и др., 2008).

Цель данной работы – сравнительный анализ интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и исходных коммерческих сортов по признакам, определяющим продуктивность мягкой пшеницы: «число продуктивных побегов», «длина колоса», «число колосков и зерен в колосе», «масса зерна с колоса» и «масса 1000 зерен».

Материалы и методы

В работе использованы 24 интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii* (BC₁F_{18–20}, 2n = 42), полученные на основе скрещивания сортов яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29), Скала (Ск), Иртышанка 10 (Ирт10), Целинная 20 (Ц20) и Новосибирская 67 (Н67) с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii* var. *viticulosum* (Budashkina, Kalinina, 2001).

Оценку признаков проводили на инфекционном поле ИЦиГ СО РАН с 2000 по 2014 гг. Растения выращивали на делянках шириной 50 см по 15–20 зерен в ряду и с расстоянием между рядами 25 см. Число продуктивных побегов определяли как число всех озеренных побегов растения. Длину колоса измеряли от его основания до верхушки, исключая ости. Показатель массы 1000 зерен рассчитывали на основании данных двух–трех колосьев для 20 растений каждого образца. Для статистической обработки результатов, полученных для остальных признаков, использовали 25 растений, выбранных случайным образом.

Оценку устойчивости к грибным болезням проводили два раза за сезон: на стадиях выхода колоса в трубку и молочной спелости зерна. Степень поражения растений к бурой ржавчине оценивали по 0–4-балльной шкале (Mains, Jackson, 1926). Устойчивость к мучнистой росе определяли по модифицированной шкале Саари и Прескотта от 1 до 9 баллов (Захаренко и др., 2000).

При определении достоверности различий между средними значениями двух выборочных совокупностей был использован *t*-критерий Стьюдента (Рокитский, 1967). Сравнение интрогрессивных линий и родительских сортов проводили с помощью факторного дисперсионного анализа, достоверность оценивали по критерию Фишера, *F* (Васильева, 2004). Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ STATISTICA v. 7.0.

Результаты

Оценку признаков у интрогрессивных линий проводили в течение четырех полевых сезонов (2000, 2003, 2007 и 2014 гг.). В годы проведения полевых экспериментов метеословия значительно отличались как по количеству выпавших осадков, так и по температурному режиму. Так, 2003 и 2014 гг. характеризовались недостаточным увлажнением. В 2003 г. суммарное количество выпавших осад-

Таблица 1. Восприимчивость интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине и мучнистой росе в полевых условиях

Сорт мягкой пшеницы	№ линии	Тип реакции (баллы по шкале иммунности)						
		Бурая ржавчина				Мучнистая роса		
		2000 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.
Саратовская 29	742	0	0	1	0	7–6	7–6	7–6
	744	1	1	1	0	7–6	7–6	7–6
	760	1	0	1	0	5	5	7–6
	832-2	1	0	0	0	9–8	9–8	9–8
	842-2	1	0	0	0	9–8	9–8	9–8
Скала	155	2	1	2	1	9–8	7–6	9–8
	157	2	2	1	1	9–8	9–8	9–8
	175	2	2	1	1	5	5	5
	178	1	2	1	0	9–8	9–8	9–8
	184	2	1	2	1	5	5	5
Иртышанка 10	10	1	0	1	0	5	5	5
	67	1	1	1	0	7–6	7–6	7–6
	73	1	0	1	0	9–8	9–8	9–8
	94	2	2	3	1	9–8	9–8	9–8
	114	2	1	1	0	5	5	5
Целинная 20	191	2	2	1	1	9–8	9–8	9–8
	199	2	2	1	1	5	5	5
	206	2	2	3	1	9–8	9–8	9–8
	208	2	2	2	1	9–8	9–8	9–8
	212	2	2	3	1	9–8	9–8	9–8
Новосибирская 67	676	2	2	3	1	7–6	7–6	7–6
	699	2	2	3	1	5	5	5
	728	2	1	3	0	5	5	4–3
	732	1	1	2	0	9–8	9–8	9–8

ков за май–август было в два раза меньше среднееголетних показателей. В 2014 г. был зафиксирован наиболее высокий температурный режим за период июнь–август, при этом в мае среднемесячная температура была на два–три градуса ниже среднееголетней, а количество выпавших осадков не отличалось от среднееголетних значений. Метеоусловия в 2000 и 2007 гг. отличались большим количеством выпавших осадков, которые превышали суммарные среднееголетние значения.

Оценка восприимчивости интрогрессивных линий к бурой ржавчине показала, что тип реакции у большинства линий варьировал от иммунного (балл 0) до среднеустойчивого (балл 2) (табл. 1). Исключение составляли линии 94, 206, 212, 676, 699 и 728, которые в 2007 г. продемонстрировали среднечувствительный тип реакции. Сравнение комбинаций скрещивания показывает, что наиболее устойчивый тип реакции проявляют линии, полученные с участием сортов С29 и Ир10, а более восприимчивый тип – линии, полученные на основе сорта Н67.

Высокоустойчивый (балл 9–8) и среднеустойчивый (балл 7–6) типы реакции к мучнистой росе были выявля-

ны у 16 линий из 24 во все годы проведения испытаний. При этом не установлено видимых различий между комбинациями скрещивания по устойчивости к этому патогену. Для всех родительских сортов была характерна высокая восприимчивость как к бурой ржавчине (балл 4), так и к мучнистой росе (балл 4–3), независимо от полевого сезона.

Анализ результатов, полученных для признаков продуктивности, свидетельствует о значительных вариациях как между линиями одной комбинации скрещивания, так и в зависимости от полевого сезона. В качестве примера в табл. 2 приведены данные для признаков «масса зерна с колоса» и «масса 1000 зерен» для комбинаций скрещивания, полученных с участием сортов С29 и Н67.

Видно, что в 2000 г. интрогрессивные линии обеих комбинаций скрещивания имели значительно более низкие массу зерна с колоса и массу 1000 зерен по сравнению с родительскими сортами. В остальные годы большинство линий, полученных с участием сорта С29, были сравнимы либо превышали исходный сорт по этим признакам. Исключение составляет линия 842-2, у которой наблюдалось

Таблица 2. Масса зерна с колоса и масса 1 000 зерен у интрогрессивных линий, полученных на основе сортов С29 и Н67, в зависимости от полевого сезона

Сорт/ линия	Масса зерна с колоса, г				Масса 1 000 зерен, г			
	2000 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.	2000 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.
С29	1,73±0,11	0,7±0,05	0,6±0,04	0,71±0,07	44,7±2,2	26,6±1,2	23,7±0,9	30,9±1,4
742	1,50±0,08	0,7±0,1	0,8±0,03**	0,86±0,06	38,8±1,9	27,1±2,4	27,1±1,3*	31,8±1,3
744	1,11±0,1**	0,6±0,06	0,8±0,01**	0,75±0,05	35,3±1,7*	20,1±0,8*	24,2±1,4	25,8±0,9*
760	1,26±0,1**	0,6±0,07	1,0±0,02**	0,92±0,06*	35,1±1,3*	23,7±1,6	29,1±2,1*	32,5±0,9
832-2	1,33±0,07**	0,76±0,06	0,7±0,05	0,68±0,05	44,4±4,0	26,7±1,2	27,7±1,4*	34,1±1,1*
842-2	1,15±0,07**	0,23±0,03***	0,6±0,05	0,43±0,05**	41,2±2,4	23,9±2,6	20,7±0,9*	23,9±1,9**
Н67	1,39±0,13	0,70±0,07	1,66±0,13	1,20±0,15	36,5±1,7	29,2±1,5	29,8±1,8	32,7±2,1
676	1,07±0,05*	0,71±0,03	1,28±0,06*	0,88±0,06*	30,5±1,1*	27,7±0,8	28,5±1,5	31,3±0,8
699	1,14±0,06*	0,75±0,06	0,98±0,03**	0,87±0,04*	36,0±2,4	27,5±1,3	28,9±2,2	34,2±0,9
728	1,02±0,06*	1,48±0,11**	1,48±0,07	0,95±0,06	20,5±1,8***	34,0±1,0*	28,2±2,1	30,4±1,3
732	0,98±0,04**	0,69±0,1	1,05±0,05**	0,79±0,04*	32,3±1,6*	27,1±2,2	29,4±1,9	30,9±0,9

Достоверные различия между интрогрессивными линиями и исходными сортами пшеницы: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

снижение показателей этих признаков практически во все годы проведения полевых испытаний.

Для линий, полученных с участием сорта Н67, за исключением линии 728, показано снижение массы зерна с колоса по сравнению с исходным сортом в 2000, 2007 и 2014 гг. При этом масса 1 000 зерен у линий этой комбинации скрещивания была достоверно ниже, чем у сорта Н67, только в 2000 г.

Для того чтобы выявить тенденции изменения признаков продуктивности у интрогрессивных линий, по сравнению с родительскими сортами, полученные результаты были проанализированы в виде средних значений за четыре полевых сезона отдельно для каждой линии и для каждой комбинации скрещивания (табл. 3). Оценка индивидуальных линий по результатам четырех сезонов вегетации показала достоверное увеличение числа продуктивных побегов у двух линий (742 и 842-2), полученных с участием сорта С29, и у всех изученных линий, происходящих от сорта Скала. У линий 199, 206 и 208, наоборот, наблюдалось снижение продуктивной кустистости по сравнению с исходным сортом Ц20. Анализ, выполненный по комбинациям скрещивания, установил достоверное повышение числа побегов для группы, созданной с участием сорта Скала.

Уменьшение длины колоса наблюдалось у 10 интрогрессивных линий из 24: у всех линий, полученных от сорта Н67, линий 10 и 73 от сорта Ир10, 155 и 157 от сорта Скала, 191 и 206 от сорта Ц20 и линии 842-2, созданной на основе сорта С29. Для линии 832-2, наоборот, отмечено увеличение длины колоса во все годы полевых экспериментов. Усредненная оценка, выполненная для комбинаций скрещивания, установила достоверное снижение длины колоса в группе, полученной на основе сорта Н67.

Для признаков «число колосков» и «число зерен в колосе» были отмечены комбинации скрещивания, получен-

ные с участием сортов Ц20 и Н67, у которых наблюдалось снижение показателей как индивидуально по линиям, так и в среднем по группам (табл. 3). Усредненные результаты четырех сезонов показали достоверное снижение числа зерен в колосе для 12 линий из разных комбинаций скрещивания (832-2, 842-2, 175, 178, 184, 94, 199, 206, 208, 212, 699, 732) и в среднем для линий, происходящих от сорта Ц20.

Тенденция снижения массы зерна с колоса прослеживалась у 18 линий из 24, однако достоверные отличия от исходного сорта были установлены для восьми линий (744, 842-2, 94, 199, 212, 676, 699, 732). Достоверное снижение массы зерна с колоса показано для группы линий, полученных с участием сорта Н67. Оценка линий и исходных сортов по признаку «масса 1 000 зерен» установила, что достоверное снижение наблюдалось у трех интрогрессивных линий (744, 206, 212), увеличение – у двух линий (175, 114), остальные линии не отличались от исходных сортов мягкой пшеницы. Также по результатам четырех сезонов вегетации не было выявлено достоверных групповых отличий по этому признаку.

Результаты сравнительной оценки признаков у интрогрессивных линий и исходных сортов подтверждаются данными факторного дисперсионного анализа (табл. 4). Достоверный вклад генотипа в фенотипические различия между интрогрессивными линиями и исходными сортами отмечен только в нескольких случаях: 1) для признака «число продуктивных побегов» в группе линий, полученных с участием сорта Скала; 2) для признака «число зерен в колосе» в группе, полученной на основе сорта Ир10; 3) для признаков «число колосков» и «число зерен в колосе» в группе, созданной с участием сорта Ц20; 4) для признаков «длина колоса» и «число колосков в колосе» в группе, полученной от сорта Н67. Значительный вклад в фенотипические различия между интрогрессивными

Таблица 3. Показатели хозяйственно ценных признаков у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и исходных сортов мягкой пшеницы

Образец	Признаки					
	Число побегов, шт.	Длина колоса, см	Число колосков в колосе, шт.	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г	Масса 1000 зерен, г
C29	3,6±0,40	9,0±0,19	15,0±0,32	30,0±1,1	1,00±0,07	31,6±2,4
742	5,1±0,50*	8,7±0,19	14,7±0,26	27,6±1,8	1,04±0,07	31,0±1,9
744	4,1±0,34	9,1±0,25	14,3±0,30	31,3±1,4	0,84±0,06*	26,5±1,3*
760	4,2±0,32	9,1±0,37	13,5±0,33*	30,8±1,7	0,95±0,05	30,3±1,7
832-2	4,1±0,27	10,3±0,22*	14,7±0,26	26,4±1,8**	0,93±0,06	33,0±2,3
842-2	5,1±0,40*	8,2±0,28*	13,2±0,25**	23,3±1,3**	0,66±0,05**	28,6±1,9
ИЛ C29	4,5±0,41	9,1±0,27	14,1±0,28*	27,9±1,6	0,88±0,07	29,9±1,8
Ск	3,7±0,45	8,9±0,34	13,9±0,40	31,4±1,0	1,02±0,04	31,0±2,0
155	4,8±0,35*	7,8±0,32*	16,3±0,35**	31,0±1,7	1,03±0,08	31,5±1,6
157	5,3±0,33**	7,9±0,24*	14,3±0,26	31,7±1,3	0,98±0,04	30,7±1,3
175	4,6±0,32*	9,5±0,34	14,6±0,20	24,7±1,0**	0,90±0,13	35,6±1,9*
178	4,6±0,38*	9,1±0,26	14,9±0,22*	27,9±1,3*	1,02±0,06	34,4±1,7
184	4,7±0,32*	9,2±0,38	15,7±0,21**	26,8±1,4*	1,07±0,04	34,2±2,2
ИЛ Ск	4,8±0,33*	8,7±0,31	15,2±0,25*	28,4±1,7	1,00±0,07	33,3±1,7
Ирт10	4,2±0,32	8,5±0,24	15,4±0,50	32,7±1,9	1,08±0,05	31,5±1,4
10	4,9±0,33	7,6±0,21*	16,8±0,30*	32,4±2,3	0,96±0,09	30,3±1,8
67	3,7±0,27	8,3±0,24	14,9±0,15	32,2±0,8	1,06±0,04	34,8±1,7
73	4,5±0,34	7,4±0,18*	14,8±0,25	29,2±1,5	1,02±0,05	33,3±1,7
94	3,9±0,25	8,4±0,25	15,0±0,35	17,5±2,1***	0,70±0,09**	35,3±2,4
114	4,0±0,30	8,1±0,23	16,0±0,30	35,5±2,1	1,34±0,09**	36,1±1,7*
ИЛ Ирт10	4,2±0,29	8,0±0,28	15,5±0,25	29,4±1,6	1,02±0,06	33,9±2,0
Ц20	4,9±0,30	8,8±0,45	16,6±0,33	35,8±1,4	1,00±0,05	27,7±1,5
191	5,3±0,47	6,9±0,15**	14,5±0,30**	34,6±1,2	0,98±0,04	26,5±1,6
199	3,5±0,25*	8,3±0,22	14,9±0,25*	29,7±1,7*	0,79±0,06*	25,9±1,6
206	4,0±0,25*	6,9±0,19**	14,8±0,30*	28,0±2,2**	0,87±0,08	24,5±1,3*
208	4,1±0,28*	8,9±0,26	14,7±0,35*	29,0±2,2*	1,03±0,07	26,0±1,7
212	4,8±0,35	8,6±0,21	15,7±0,25*	29,3±2,6*	0,79±0,08*	23,9±2,1*
ИЛ Ц20	4,3±0,32	8,0±0,24	14,9±0,29**	30,1±2,0*	0,89±0,06	25,5±1,7
Н67	4,8±0,32	10,2±0,36	18,1±0,34	34,4±1,1	1,25±0,11	31,8±1,7
676	4,6±0,34	6,4±0,14**	16,4±0,33**	31,8±1,2	1,02±0,05*	28,9±1,1
699	4,2±0,43	8,3±0,30**	16,4±0,28**	38,3±1,7**	0,96±0,05*	30,8±2,0
728	4,4±0,32	7,5±0,18**	15,9±0,23**	32,4±2,2	1,33±0,08	29,6±1,6
732	5,6±0,43*	9,3±0,26*	16,4±0,34**	25,7±1,3**	0,91±0,06**	27,5±2,9
ИЛ Н67	4,7±0,38	7,9±0,22**	16,3±0,30**	32,1±1,6	1,05±0,06*	29,2±1,9

Приведены средние значения по результатам четырех полевых сезонов; * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,01$.

Таблица 4. Факторный дисперсионный анализ, выполненный по результатам оценки признаков продуктивности у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и исходных сортов мягкой пшеницы

Комбинация скрещивания	Признак	MS/F			r_w	
		Генотип	Год	Генотип × год	r_{wg}	r_{we}
С29	Число побегов	1,39/1,92	5,66/6,66**	0,63/0,74	0,10	0,26
	Длина колоса	0,22/0,40	3,85/2,51	0,02/0,36	0,13	0,09
	Число колосков	1,14/1,38	0,08/0,09	0,84/1,02	0,17	0,09
	Число зерен в колосе	38,10/1,83	45,47/3,63*	127,84/6,14**	0,05	0,14
	Масса зерна с колоса	0,03/0,69	0,67/13,78***	0,09/1,87	0,01	0,33
	Масса 1000 зерен	2,99/0,13	303,6/10,94***	19,68/0,71	0,04	0,29
Скала	Число побегов	2,16/4,92*	1,3/2,37	0,10/0,18	0,27	0,20
	Длина колоса	0,27/0,45	0,91/1,54	0,11/0,18	0,07	0,12
	Число колосков	2,15/0,38	0,05/0,07	0,65/0,32	0,15	0,08
	Число зерен в колосе	18,83/0,91	72,67/3,51*	20,05/0,97	0,10	0,41
	Масса зерна с колоса	0,01/0,10	0,39/7,61**	0,19/3,8*	0,05	0,61
	Масса 1000 зерен	8,20/0,25	154,32/4,75*	70,71/2,18	0,06	0,48
Ирт10	Число побегов	0,01/0,02	1,15/3,5*	0,09/0,26	0,12	0,35
	Длина колоса	1,13/4,11	2,26/8,23**	0,1/0,35	0,16	0,54
	Число колосков	3,15/0,76	0,03/0,01	0,50/0,12	0,04	0,06
	Число зерен в колосе	123,5/4,26	175,7/5,10*	26,38/0,71	0,13	0,30
	Масса зерна с колоса	0,04/0,61	0,30/5,28*	0,1/1,28	0,05	0,50
	Масса 1000 зерен	9,86/0,42	81,73/4,38*	24,92/1,06	0,10	0,32
Ц20	Число побегов	0,72/0,99	0,15/0,20	0,49/0,67	0,05	0,06
	Длина колоса	2,3/2,26	0,02/0,04	0,04/0,05	0,12	0,06
	Число колосков	5,67/6,73**	0,03/0,29	1,47/1,31	0,28	0,06
	Число зерен в колосе	82,94/3,58*	87,54/3,90*	1,73/0,08	0,19	0,41
	Масса зерна с колоса	0,07/2,97	0,24/10,90**	0,01/0,22	0,07	0,73
	Масса 1000 зерен	13,99/0,94	26,5/1,77	10,02/0,67	0,09	0,37
Н67	Число побегов	0,001/0,001	0,65/1,12	0,35/0,60	0,08	0,04
	Длина колоса	16,37/5,18*	5,78/2,89	0,11/0,06	0,43	0,02
	Число колосков	4,76/9,8*	0,68/1,39	0,19/0,40	0,32	0,17
	Число зерен в колосе	14,32/0,31	69,73/1,5	38,39/0,83	0,09	0,04
	Масса зерна с колоса	0,20/2,46	0,31/3,68	0,15/1,79	0,11	0,20
	Масса 1000 зерен	31,18/1,64	10,04/0,53	16,67/0,88	0,09	0,05

MS – средний квадрат отклонений; F – критерий Фишера; r_w и r_{we} – коэффициенты корреляции, определяющие вклад генотипа и внешней среды в фенотипическое проявление признака; * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

линиями и родительскими сортами по признакам «число зерен с колоса», «масса зерна с колоса» и «масса 1000 зерен» вносят условия внешней среды, что было показано для большинства исследованных линий, за исключением комбинации скрещивания, созданной на основе сорта Н67.

Обсуждение

Результаты оценки признаков, определяющих продуктивность мягкой пшеницы, представленные для отдельных интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и в среднем по комбинациям скрещивания, выявили как положительные, так и негативные тенденции в изменении

ряда признаков. К положительным эффектам следует отнести достоверное увеличение числа продуктивных побегов и числа колосков в колосе у линий, полученных с участием сорта Скала. Из негативных эффектов отмечены снижение числа колосков и зерен в колосе у линий, созданных на основе сорта Ц20, и уменьшение показателей продуктивности колоса у линий, происходящих от сорта Н67. Можно предполагать, что выявленные эффекты могут быть вызваны влиянием генетического материала *T. timopheevii*, интродуцированного в геном родительских сортов мягкой пшеницы.

В настоящее время считается, что чужеродный генетический материал, переносимый в геном мягкой пшеницы протяженными фрагментами, оказывает в основном негативный эффект. Однако публикации, в которых приводятся данные сравнительной оценки признаков у сортов и селекционных линий с чужеродными замещениями и транслокациями, не всегда позволяют сделать такие выводы.

Хорошо изученным примером чужеродных замещений являются гибридные формы, полученные с использованием генома ржи *Secale cereale* L. Известно, что среди многих успешных переносов генетического материала ржи в геном пшеницы практическую ценность имеют две транслокации (1BL.1RS и 1AL.1RS), в которых принимает участие хромосома ржи 1RS. Имеется достаточное число работ, в которых показано, что присутствие этих транслокаций в сортах пшеницы, кроме повышения иммунитета к грибным болезням, сопровождается увеличением биомассы корней, толерантности к засухе, повышением урожайности и качества зерна (Villareal et al., 1998; Ehdai et al., 2003; Kim et al., 2004; Белан и др., 2010). В то же время отмечается, что на урожайность и засухоустойчивость сортов, содержащих транслокацию 1BL.1RS, в значительной степени оказывает влияние генотипическая среда сорта-реципиента (Hoffmann, 2008; Белан и др., 2012; Belan et al., 2015).

Что касается генов, происходящих от других родичей мягкой пшеницы, то только для некоторых из них проведены детальные исследования по оценке влияния интрогрессированных фрагментов на агрономические признаки. Негативный эффект фрагмента генома *Aegilops umbellulata*, содержащего ген *Lr9*, был установлен для изогенных линий озимой пшеницы, при тестировании которых обнаружено снижение урожайности, продуктивной кустистости, уменьшение числа и массы зерна в колосе на 3–14 % по сравнению с восприимчивым родительским сортом (Ortelli et al., 1996). Другим примером является ген *Sr22*, происходящий из генома *T. boeoticum*, который, несмотря на свою эффективность против агрессивной расы стеблевой ржавчины Ug99, ограниченно используется в селекционных целях из-за негативного влияния на урожайность и продолжительность вегетационного периода (Paull et al., 1994).

Положительное влияние транслокации T6VS.6AL (источник *Haynaldia villosa* L.) с геном устойчивости к мучнистой росе *Pm21* установлено на примере 19 сортов и селекционных линий пшеницы (Li et al., 2007). Согласно полученным результатам, наличие такой транслокации повышало зерновую продуктивность (массу 1000 зерен,

число зерен и массу зерна с колоса), однако оказывало незначительный негативный эффект на выход муки и ее хлебопекарные качества. Использование гена *Lr32* от *Ae. tauschii* в генетическом окружении высокопродуктивного сорта мягкой пшеницы привело к снижению высоты растения и увеличению размера зерна и не повлияло на хлебопекарные качества (Thomas et al., 2010).

Литературные данные также свидетельствуют о том, что присутствие одного и того же локуса устойчивости в генетическом окружении разных сортов может сопровождаться и положительными, и негативными эффектами в отношении признаков продуктивности. Так, интродукция в чешские сорта пшеницы гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr19* от *Agropyron ponticum* привела к снижению показателей для признаков, определяющих урожайность (Šlikova et al., 2003). Противоположные результаты были получены в НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов): сорта пшеницы Л503 и Самсар и селекционные линии Пысар 29 и Л359R с геном *Lr19* отличались более высокой продуктивностью, содержанием белка в зерне по сравнению с исходным сортом С29 (Крупнов, Сибикеев, 2005).

Работы по изучению влияния генетического материала *T. timopheevii* на хозяйственно ценные признаки малочисленны, но имеющаяся информация свидетельствует об отсутствии значительных негативных эффектов на урожайность и качество зерна. Исследования, проведенные на иммунных линиях *T. aestivum*–*T. timopheevii*/*Ae. tauschii*, показали, что большинство из них по таким параметрам, как «продуктивность колоса», «содержание белка и клейковины» и «хлебопекарные качества» превосходили сорт-реципиент С29 (Лайкова и др., 2010, 2013; Laikova et al., 2013).

Оценка в течение ряда лет признаков продуктивности и технологических качеств зерна у 30 гибридных линий (F_7 – F_9), полученных от скрещивания сортов Н67 и Жница с *T. timopheevii*, показала, что большинство линий превышает исходные сорта по элементам структуры урожая, количеству и качеству клейковины, и содержанию белка в зерне (Ухинова и др., 2009). В работе Л.В. Обуховой с коллегами (2008) для линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, исследованных в данной статье, было установлено, что они не уступают исходным сортам по качеству зерна и муки. Исключение составляли линии 191 и 206, полученные от сорта Ц20, у которых наблюдалось снижение диаметра частиц муки.

Сопоставление результатов, представленных в нашей работе, с полученными ранее результатами по хромосомной локализации фрагментов интрогрессии не выявило видимых корреляций между снижением средних значений признаков продуктивности и количеством интрогрессированного чужеродного материала. Так, линии комбинаций скрещивания, полученные с участием сортов Н67 и Ц20, имеют в среднем на геном меньше чужеродных фрагментов по сравнению с линиями, полученными от сорта С29 (Леонова и др., 2002; Leonova et al., 2002). Однако, по результатам данного исследования, для комбинаций скрещивания сортов Н67 и Ц20 наблюдалось снижение числа зерен и массы зерна с колоса, в то время как для группы, созданной на основе сорта С29, достоверных отличий от исходного сорта по этим признакам не уста-

новлено. Для выяснения вопроса, какие генетические локусы, расположенные в районах локализации генетического материала *T. timopheevii*, влияют на признаки продуктивности, необходимо провести более детальные исследования, включающие картирование локусов, ассоциированных с количественными признаками, и оценку их влияния на фенотипическое проявление признаков. Также нельзя исключить влияния генотипической среды сорта-реципиента на проявление признаков, что можно видеть на примере линий, происходящих от сортов Целинная 20 и Новосибирская 67.

В настоящее время при создании новых сортов мягкой пшеницы особое внимание обращают на размеры зерна, или его крупность. Признак «масса 1000 зерен» считается одним из критериев крупнозерности, адаптивности и экологической пластичности сорта (Стрижева, Белянинова, 2012; Кравченко, Ионова, 2015). Следует отметить, что для большинства исследованных в этой работе линий независимо от комбинации скрещивания не было установлено достоверных отличий от исходного сорта по признаку «масса 1000 зерен», несмотря на то что у значительного числа линий прослеживается тенденция снижения числа зерен в колосе. Результаты оценки линий, полученные по признаку «масса 1000 зерен», могут быть использованы в качестве косвенного критерия крупнозерности.

Таким образом, оценка интрогрессивных линий, проведенная в течение четырех полевых сезонов, показала, что большинство из них незначительно отличаются от исходных сортов мягкой пшеницы по признакам продуктивности. Наличие эффективных локусов устойчивости, унаследованных от *T. timopheevii*, которые обеспечивают длительную устойчивость интрогрессивных линий к западносибирским популяциям бурой ржавчины и мучнистой росы, позволяет использовать их в качестве источников генов резистентности без снижения продуктивности сортового материала.

Благодарности

Создание интрогрессивных линий и оценка их продуктивности проводились в рамках государственного задания по проекту № 0324-2015-0005; оценка устойчивости к грибным болезням и анализ полученных результатов – при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (соглашение № 14.604.21.0107; идентификационный номер контракта RFMEFI60414X0107).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Афанасенко О.С. Проблемы создания сортов с длительной устойчивостью к болезням. Защита и карантин растений. 2010;3:4-10.
Белан И.А., Россеева Л.П., Россеев В.М., Бадаева Е.Д., Зеленский Ю.И., Блохина Н.П., Шепелев С.С., Першина Л.А. Изучение хозяйственно ценных и адаптивных признаков у линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих транслокации 1RS.1BL и 7DL-7A1. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16:178-186.
Белан И.А., Россеева Л.П., Трубочеева Н.В., Осадчая Т.С., Дорогина О.В., Жмудь Е.В., Колмаков Ю.В., Блохина Н.П., Крав-

цова Л.А., Першина Л.А. Особенности хозяйственно ценных признаков линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL. Информ. вестн. ВОГиС. 2010;14:632-640.
Васильева Л.А. Статистические методы в биологии. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2004.
Захаренко В.А. Потенциал фитосанитарии и его реализации на основе применения пестицидов в интегрированном управлении фитосанитарным состоянием агроэкосистем России. Агрохимия. 2013;7:3-15.
Захаренко В.А., Медведев А.М., Ерохина С.А., Добровольская Г.В., Михайлов А.А. Методика по оценке устойчивости сортов полевых культур на инфекционных и провокационных фонах. М.: Россельхозакадемия, 2000.
Койшыбаев М., Болтыбаева Л.А., Копирова Г.И. Гермоплазма пшеницы с групповой устойчивостью к болезням с воздушно-капельной инфекцией. Агромериан. 2008;3:34-42.
Кравченко Н.С., Ионова Е.В. Параметры адаптивности сортов озимой мягкой пшеницы по признаку «масса 1000 семян» в условиях провокационного фона «засушник». Зерновое хозяйство России. 2015:2. Режим доступа: [http://zhros.ru/num38\(2\)_2015/2Krav.html](http://zhros.ru/num38(2)_2015/2Krav.html)
Крупнов В.А., Сибикеев С.Н. Чужеродные гены для улучшения мягкой пшеницы. Идентифицированный генофонд растений и селекция (Отв. ред. Б.В. Ригин, Е.И. Гаевская). СПб: ГНЦ РФ ВИР, 2005:740-758.
Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Христов Ю.А., Попова О.М., Ефремова Т.Т., Ермакова М.Ф. Изучение элементов продуктивности и качества зерна иммунных линий пшеницы сорта Саратовская 29 на инфекционном поле. Сиб. вестн. с.-х. наук. 2010;4:11-18.
Лайкова Л.И., Белан И.А., Бадаева Е.Д., Россеева Л.Л., Шепелев С.С., Шумный В.К., Першина Л.А. Создание и изучение сорта яровой мягкой пшеницы «Памяти Майстренко» с интрогрессией генетического материала от синтетического гексаплоида *Triticum timopheevii* Zhuk. × *Aegilops tauschii* Coss. Генетика. 2013;49:103-112.
Леонова И.Н., Родер М.С., Будашкина Е.Б., Калинина Н.П., Салина Е.А. Молекулярный анализ устойчивых к бурой ржавчине интрогрессивных линий, полученных при скрещивании гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii*. Генетика. 2002;38:1648-1655.
Леонова И.Н., Родер М.С., Калинина Н.П., Будашкина Е.Б. Генетический анализ и локализация локусов, контролирующих устойчивость интрогрессивных линий *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* к листовой ржавчине. Генетика. 2008;44:1652-1659.
Обухова Л.В., Будашкина Е.Б., Ермакова М.Ф., Калинина Н.П., Шумный В.К. Качество зерна и муки у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генами устойчивости к листовой ржавчине от *Triticum timopheevii* Zhuk. С.-х. биология. 2008;5:38-42.
Рокитский П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. шк., 1967.
Санин С.С., Назарова А.Н. Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991–2008 гг.). Защита и карантин растений. 2010;2:70-78.
Стрижева Ф.М., Белянинова Л.В. Роль сортовых особенностей яровой мягкой пшеницы в формировании признака «масса 1000 зерен». Вестн. Алтайск. гос. агр. ун-та. 2012;4:19-20.
Шаманин В.П., Моргунов А.И., Манес Я., Зеленский Ю.И., Чурсин А.С., Левшунов М.А., Потоцкая И.В., Лихенко И.Е., Манько Т.А., Каракоз И.И., Табаченко А.В., Петуховский С.Л. Селекционно-генетическая оценка популяций яровой мягкой пшеницы челночной селекции СИММИТ. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16:21-32.
Ухинова Е.П., Пыльнев В.В., Рубец В.С. Цитогенетический анализ гибридов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с пшеницей Тимофеева (*Triticum timopheevii* Zhuk.). Изв. ТСХА. 2009;2:131-137.

- Belan I.A., Rosseeva L.P., Rosseev V.M., Badaeva E.D., Zelenskiy Y.I., Blokhina N.P., Shepelev S.S., Pershina L.A. Study of adaptive and agronomic characters in lines of common wheat Omskaya 37 carrying 1RS.1BL and 7DL-7Ai translocations. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2015;5:41-47. DOI 10.1134/S2079059715010037
- Budashkina E.B., Kalinina N.P. Development and genetic analysis of common wheat introgressive lines resistant to leaf rust. *Acta Phytopathol. Entomol. Hungarica.* 2001;36:61-65.
- Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon'. *Crop Sci.* 2003;43:710-717.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocation conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica.* 1996;91:59-87.
- Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation of rye chromosome segment 1R. *Cer. Res. Comm.* 2008;36:269-278.
- Kim W., Jonson P.S., Baenziger P.S., Lukaszewski A.J., Gaines C.S. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources. *Crop Sci.* 2004;44:1254-1258.
- Laikova L.I., Belan I.A., Badaeva E.D., Rosseeva L.L., Shepelev S.S., Shumny V.K., Pershina L.A. Development and study of spring bread wheat variety Pamyati Maystrenko with introgression of genetic material from synthetic hexaploid *Triticum timopheevii* Zhuk. \times *Aegilops tauschii* Coss. *Russ. J. Genet.* 2013;49:89-97. DOI 10.1134/S1022795413010067
- Leonova I.N., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Röder M.S., Börner A., Salina E.A. *Triticum aestivum*-*Triticum timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2011;47:S49-S55.
- Leonova I.N., Röder M.S., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Salina E.A. Molecular analysis of leaf rust introgression resistance lines obtained by crossing of hexaploid wheat *Triticum aestivum* with tetraploid wheat *Triticum timopheevii*. *Russ. J. Genet.* 2002;38:1397-1403.
- Leonova I.N., Röder M.S., Kalinina N.P., Budashkina E.B. Genetic analysis and localization of loci controlling leaf rust resistance of *Triticum aestivum* \times *Triticum timopheevii* introgression lines. *Russ. J. Genet.* 2008;44:1431-1437.
- Li G., Chen P., Zhang S., Wang X., He Z., Zhang Y., Zhao H., Huang H., Zhou X. Effects of the 6VS.6AL translocation on agronomic traits and dough properties of wheat. *Euphytica.* 2007;155:305-313. DOI 10.1007/s10681-006-9332-z
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathol.* 1926;16:89-120.
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat rust: an atlas of resistance genes. Australia: CSIRO Publ., 1995.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. 2013. Available at: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>
- Ortelli S., Winzeler H., Fried P.M., Nösberger J., Winzeler M. Leaf rust resistance gene *Lr9* and winter wheat yield reduction. I. Yield and yield components. *Crop Sci.* 1996;36:1590-1595.
- Paull J.G., Pallotta M.A., Langridge P. The T.T. RFLP markers associated with *Sr22* and recombination between chromosome 7A of bread wheat and the diploid species *Triticum boeoticum*. *Theor. Appl. Genet.* 1994;89:1039-1045.
- Šliková S., Gregová E., Bartoš P., Kraic J. Marker-assisted selection for leaf rust resistance in wheat by transfer of gene *Lr19*. *Plant Protect. Sci.* 2003;39:13-17.
- Timonova E.M., Leonova I.N., Röder M.S., Salina E.A. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome. *Mol. Breed.* 2013;31:123-136. DOI 10.1007/s11032-012-9776-x
- Thomas J., Nilmalgoda S., Hiebert C., McCallum B., Humphreys G., DePauw R. Genetic markers and leaf rust resistance of the wheat gene *Lr32*. *Crop Sci.* 2010;50:2310-2317.
- Villareal R.L., Banuelos O., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Agronomic performance of chromosome 1B and T1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82. *Euphytica.* 1998;103:195-202.
- Zhang W., Lukaszewski A.J., Kolmer J., Soria M.A., Goyal S., Dubcovsky J. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (*Lr19*) and yellow pigment (Y) genes from *Lophopyrum ponticum*. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111:573-582. DOI 10.1007/s00122-005-2048-y

Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России

И.Ф. Лапочкина¹✉, О.А. Баранова², В.П. Шаманин³, Г.В. Волкова⁴, Н.Р. Гайнуллин¹, А.В. Анисимова², Д.Н. Галингер¹, Е.Н. Лазарева¹, Е.В. Гладкова⁴, О.Ф. Ваганова⁴

¹ Московский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Немчиновка», Московская область, Россия

² Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский институт защиты растений», Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

³ Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина», Омск, Россия

⁴ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений», Краснодар, Россия

Доноры устойчивости мягкой пшеницы к расе Ug99 стеблевой ржавчины (селекционные линии GT 96/90, 113/00i-4 и 119/4-06rw) вовлечены в скрещивания между собой с использованием методов ступенчатых скрещиваний и беккроссирования. При создании гибридов с яровым образом жизни для беккроссирования использовали донор устойчивости 113/00i-4 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr47*) и образец 145/05i, устойчивый к бурой ржавчине, но восприимчивый к Ug99 в условиях Центрального региона России. Из полученных гибридных семей F_4 - F_5 и беккроссного потомства BC_1F_3 - BC_2F_2 - BC_3F_2 с использованием молекулярных маркеров было выделено 137 растений с гомозиготным состоянием аллелей 2–5 генов устойчивости к стеблевой ржавчине. Потомство этих индивидуальных растений в Северо-Кавказском и Западно-Сибирском регионах России оценено по устойчивости к природным популяциям стеблевой и бурой ржавчины, а в Центральном регионе – к мучнистой росе. Устойчивые к этим заболеваниям линии оценены по развитию других хозяйственно ценных признаков: высоте растения, числу дней до колошения, продуктивности колоса, массе 1000 зерен, содержанию белка и клейковины в зерне. Отобрана 71 линия яровой пшеницы с групповой устойчивостью к двум-трем болезням и лучшим развитием хозяйственно ценных признаков для Центрального региона и 20 линий для Западной Сибири с целью дальнейшего испытания конкурентоспособности с другими лучшими сортами и линиями в селекционных питомниках. В результате работы создан оригинальный исходный материал яровой пшеницы с несколькими генами устойчивости к расе Ug99 стеблевой ржавчины.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница; стеблевая ржавчина; молекулярные маркеры; гены устойчивости; доноры.

The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), including race Ug99, in Russia

I.F. Lapochkina¹✉, O.A. Baranova², V.P. Shamanin³, G.V. Volkova⁴, N.R. Gainullin¹, A.V. Anisimova², D.N. Galinger¹, E.N. Lazareva¹, E.V. Gladkova⁴, O.F. Vaganova⁴

¹ Moscow Agricultural Research Institute «Nemchinovka», Moscow Oblast, Russia

² All-Russian Institute of Plant Protection, Saint-Petersburg, Pushkin, Russia

³ Omsk State Agrarian University, Omsk, Russia

⁴ All-Russian Research Institute of Plant Biological Protection, Krasnodar, Russia

Donors of resistance of common wheat to stem rust race Ug99 (breeding lines GT96/90, 113/00i-4 and 119/4-06rw) are involved in cross breeding with the use of the step crossing and backcrossing method. While developing hybrids with the spring mode of life, donor of resistance 113/00i-4 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr47*) and accession 145/05i, which is resistant to leaf rust under the conditions of the RF Central Region but susceptible to Ug99, were used for backcrossing, 137 individual plants with the homozygotic state of alleles of 2–5 genes of resistance to stem rust were selected from the obtained hybrid families F_4 - F_5 and backcross progeny BC_1F_3 - BC_2F_2 - BC_3F_2 by means of molecular markers. The progeny of these individual plants was tested in the North Caucasian and West Siberian regions of the RF for natural populations of stem and leaf rust and for powder mildew in the Central Region. The lines resistant to these diseases were estimated as to the other economically valuable features: plant height, number of days before heading, ear productivity, weight of 1,000 grains, protein and gluten content in grain, 71 spring wheat line with multiple resistance to two or three diseases and the development of best agronomic characters were

selected for the Central region and 20 lines were selected for West Siberia for further testing of their competitiveness with the best varieties and lines in the breeding nurseries. As a result of the work, original source material was developed with several spring wheat resistance genes to Ug99.

Key words: spring common wheat; stem rust; molecular markers; genes of resistance; donors.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Шаманин В.П., Волкова Г.В., Гайнуллин Н.Р., Анисимова А.В., Галингер Д.Н., Лазарева Е.Н., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф. Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Lapochkina I.F., Baranova O.A., Shamanin V.P., Volkova G.V., Gainullin N.R., Anisimova A.V., Galinger D.N., Lazareva E.N., Gladkova E.V., Vaganova O.F. The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), including race Ug99, in Russia. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167

Большинство современных сортов пшеницы восприимчивы к возбудителю стеблевой ржавчины (Волкова, Синяк, 2011а, Волкова, 2013), поэтому создание исходного материала для селекции на устойчивость к этой опасной болезни является острой необходимостью для России. Появление в 1999 г. в Уганде расы Ug99 стеблевой ржавчины вызвало поражение сортов пшеницы с геном *Sr31*, а позднее появились ее биотипы, поражающие сорта с генами *Sr24* и *Sr36* (Jin et al., 2008, 2009). Возможен занос этого карантинного заболевания через страны Ближнего и Среднего Востока и на территорию Российской Федерации. При создании сортов с длительной устойчивостью к ржавчинным грибам придерживаются общепринятой стратегии, которая включает комбинирование нескольких генов устойчивости в одном генотипе для уменьшения вероятности закрепления, распространения новых мутантных рас и использования APR-генов (генов устойчивости взрослого растения), таких как *Sr2*, *Lr34*, *Lr46*, *Lr67* и т. п. (Fetch, 2014). Применение надежной маркерной системы к генам устойчивости (MAS) позволяет значительно ускорить выделение растений с нужными свойствами. Сочетание устойчивости с признаком продуктивности является определяющим фактором для успешного создания новых селекционных линий и ускоренного выведения сортов мягкой пшеницы.

Цель настоящей работы состояла в создании константных продуктивных селекционных линий яровой мягкой пшеницы с несколькими эффективными генами устойчивости *Sr* к расе стеблевой ржавчины Ug99 и популяциям патогена из Центрального, Северо-Кавказского и Западно-Сибирского регионов Российской Федерации. Такие яровые линии могут стать родоначальниками новых сортов или донорами устойчивости к стеблевой ржавчине для других регионов (например, в Северо-Кавказском регионе для улучшения озимой пшеницы по этому признаку).

В задачи исследования входило выделение индивидуальных растений яровой пшеницы с гомозиготным состоянием аллелей эффективных генов устойчивости к расе Ug99 из гибридного потомства, полученного от сложных ступенчатых скрещиваний доноров между собой; оценка выделенных растений по продуктивности и другим признакам (высоте, началу колошения, окраске зерна)

и отбор потомств для одновременного их испытания на устойчивость к стеблевой ржавчине в трех эколого-географических точках (Центральном, Западно-Сибирском и Северо-Кавказском регионах).

Материалы и методы

Для создания линий яровой мягкой пшеницы использовали доноры устойчивости к стеблевой ржавчине (раса Ug99), выделенные из коллекций ВИР и «Арсенал» (Анисимова и др., 2010), у которых идентифицировали эффективные гены устойчивости к этому заболеванию (Баранова и др., 2015, Baranova et al., 2016). Это яровая линия пшеницы 113/00i-4 с генами *Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr47* и *Sr15* и озимая линия 119/4-06гw с генами *Sr22*, *Sr32*, *Sr44*, *Sr9a*, *Sr17*. У озимой линии GT 96/90 были идентифицированы гены *Sr24*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr47*, а также *Sr31* и *Sr15*. В гибридизацию вовлекли также яровую линию пшеницы 145/05i, восприимчивую к расе Ug99, но устойчивую в условиях Центрального региона Российской Федерации к бурой и стеблевой ржавчине и формирующую продуктивный колос до 1,9 г и зерно хорошего качества.

Гибридизацию и выращивание растений F₁ проводили в сосудах в теплице. Начиная со второго поколения семена делили поровну и далее работу с яровыми и озимыми генотипами проводили отдельно. Одну часть высевали в полевых условиях весной, где выколашивались растения с яровым образом жизни (озимые растения оставались в фазе кущения). Яровые растения затем скрещивали с яровой линией 113/00i-4 или 145/05i. Вторую половину семян высевали в середине февраля на делянки с подогретым грунтом, после всходов подогрев отключали, и растения проходили период яровизации в естественных условиях. В этом случае выколашивались озимые растения, а яровые погибали. Беккроссирование озимых растений проводили озимыми донорскими линиями GT 96/90, 119/4-06гw и сортом Донская полукарликовая. Отбор и беккроссирование растений рекуррентными родителями осуществляли на искусственном фоне бурой ржавчины, содержащем расы, характерные естественной популяции возбудителя Московской области. В гибридизацию вовлекали только устойчивые к этому заболеванию растения.

Степень поражения растений бурой и стеблевой ржавчиной в поле оценивали в фазу молочно-восковой спелости в процентах, а тип реакции – по Стекману (Stakman et al., 1962). Беккроссирование растений пшеницы донорскими образцами проводили в поле, а затем в теплице. Опыление проводили твел-методом на 4–5-й день после раскрытия цветков.

Посев линий и коллекций с известными генами *Sr* и *Lr* осуществляли вручную на метровых рядах. Высевали также стандарты устойчивости (Омская 37) и восприимчивости (Черныява 13 и линия Хакасская). Во время вегетации отмечали наличие/отсутствие маркерных морфологических признаков: воска на растении, остистости, антоциана на ушках, стебле и пыльниках и по этим признакам судили о наличии расщепления или выравнивания линии. Структурный анализ растений проводили по продуктивности колоса, массе 1 000 зерен и высоте. Статистические показатели и достоверность их различий в Центральном регионе определяли в сравнении со стандартным сортом Лада с использованием алгоритмов статистического анализа «Agros» (Мартынов, 1999).

Контроль передачи целевых генов *Sr* осуществляли с использованием маркеров, рекомендованных для MAS. В работе использовали молекулярные маркеры к 12 *Sr* генам: Xgwm533 – *Sr2* (Hayden et al., 2004); STS638 – *Sr15* (Neu et al., 2002); Wpt5343 – *Sr17* (Crossa et al., 2007); Xbarc121, Xcfa2123, Xcfa2019 – *Sr22* (Khan et al., 2005; Yu et al., 2010); Sr24#12, Sr24#50 – *Sr24/Lr24* (Mago et al., 2005); Scm9 – *Sr31* (Weng et al., 2007); Xbarc55, Xstm773 – *Sr32* (Yu et al., 2009; Dundas et al., 2007; Somers et al., 2004); Xwmc477, Xstm773-2 – *Sr36* (Tsilo et al., 2008); Sr39#22 – *Sr39* (Mago et al., 2009); Xgwm344 – *Sr40* (Wu et al., 2009); Wpt2565 – *Sr44* (Crossa et al., 2007); Xgwm501 – *Sr47* (Faris et al., 2008). Условия ПЦР приведены в оригинальных работах, но для каждого маркера подбирали наиболее оптимальные условия.

Иммунологическую оценку линий на устойчивость к стеблевой ржавчине в Центральном и Западно-Сибирском регионах проводили в полевых условиях к природной популяции гриба, а в Краснодарском крае – на искусственном инфекционном фоне развития стеблевой и бурой ржавчины. В последнем случае в качестве инфекционного материала использовали северокавказские популяции *Puccinia spp.* Учет пораженности растений проводили в период максимального развития заболеваний. В качестве критериев оценки служили тип реакции и степень поражения растений по шкале, рекомендуемой СИММИТ (Roelfs, Singh, 1992).

Результаты и обсуждение

Первые скрещивания доноров между собой были проведены в 2010–2011 гг. в условиях теплицы. Из-за ранних сроков выколашивания сорта Донская полукарликовая и несовпадения сроков цветения с другими донорами были осуществлены только прямые и обратные скрещивания линий 113/00i-4 с GT 96/90, 113/00i-4 с 119/4-06gw, а также 119/4-06gw с GT 96/90 (рисунком).

Семена, собранные с растений первого поколения, были разделены на две части и высеяны: 1) в феврале – на делянках с подогретым грунтом, на которых выжили

только озимые растения, и 2) весной – в поле, где выколосились только яровые растения. Выколосившиеся яровые растения F₂ беккроссировали донорской линией 113/00i-4, а в отдельных случаях линией 145/05i. Процесс беккроссирования был продолжен в 2012–2014 гг. Были также проведены отборы устойчивых к бурой ржавчине рекомбинантных растений из F₂, F₃, F₄, F₅ с яровым образом жизни.

У двухсот растений этих беккроссных потомств и гибридов идентифицированы гены *Sr* и выделены индивидуальные растения с гомозиготным состоянием эффективных генов устойчивости к расе Ug99 стеблевой ржавчины (Доп. материалы¹ 3–7).

Частота встречаемости целевых генов устойчивости, передаваемых от донора 113/00i-4 и находящихся в гомозиготном состоянии у беккроссного потомства BC₁F₃ и BC₂F₂, составила для генов *Sr2* и *Sr44* 71 и 89 % соответственно. С высокой частотой в потомстве встречался ген *Sr36* (этот ген имели 78 % проанализированных растений). Ген *Sr40* в гомозиготном состоянии встречался в беккроссном и самоопыленном потомствах с частотой до 26 %. Чаще всего (в 72 % случаев) этот ген находился в гетерозиготном состоянии. Низкая частота передачи обнаружена для генов *Sr39* (4,4 %) и *Sr47* (1,4 %). Ген *Sr24*, идентифицированный у озимой линии мягкой пшеницы GT 96/90, в потомстве яровых растений пшеницы обнаружен не был. Ген *Sr22* идентифицировали с использованием двух маркеров, bark121 и cfa2123. Его идентифицировали у озимой линии 119/4-06gw и выявляли в потомстве яровых растений BC₁F₃ с частотой 20 % в том случае, если родитель использовался для беккросса, а полученное потомство самоопылялось. Ген *Sr32* также идентифицировали с использованием маркеров bark55 и STM773 у доноров 119/4-06gw и 145/05i, и впоследствии он был обнаружен у 7 яровых растений.

Для дальнейших испытаний отобрано 137 индивидуальных растений с наличием нескольких генов *Sr* в гомозиготном состоянии, а именно: с двумя генами устойчивости – 54 растения, с тремя – 64, с четырьмя – 15, с пятью – 4. Разнообразие сочетания генов у растений представлено в табл. 1.

Сочетание генов *Sr36* и *Sr44* обнаружено у половины растений, имеющих два гена устойчивости. Группа растений с 3 целевыми генами устойчивости *Sr* в генотипе представлена 64 растениями. Часто растения имели четвертый ген устойчивости, но в гетерозиготном состоянии.

Пятнадцать растений оказались гомозиготными по 4 генам устойчивости. Десять растений с сочетанием генов *Sr2*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44* были выделены из прямой и обратной комбинаций скрещивания двух доноров (113/00i-4 × GT 96/90). К сожалению, большинство этих растений имели низкую продуктивность колоса (≤ 1 г), но были обнаружены два растения с высокими продуктивностью колоса и массой 1 000 зерен. Это растение № 83, отобранное из комбинации F₂ [(113/00i-4 × GT 96/90) × 145/05i], с продуктивностью колоса 1,8 г и массой 1 000 зерен 51,0 г, а также № 160, выделенное из F₄ (GT 96/90 × 113/00i-4), с продуктивностью колоса 1,7 г и массой 1 000 зерен 45,0 г.

¹ Дополнительные материалы см. в Приложении 1 по адресу: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2016-20/appx2.pdf>

Оценка коллекционного материала, отбор устойчивых образцов из коллекций ВИР и «Арсенал», идентификация генов устойчивости *Sr* с использованием STS-маркеров

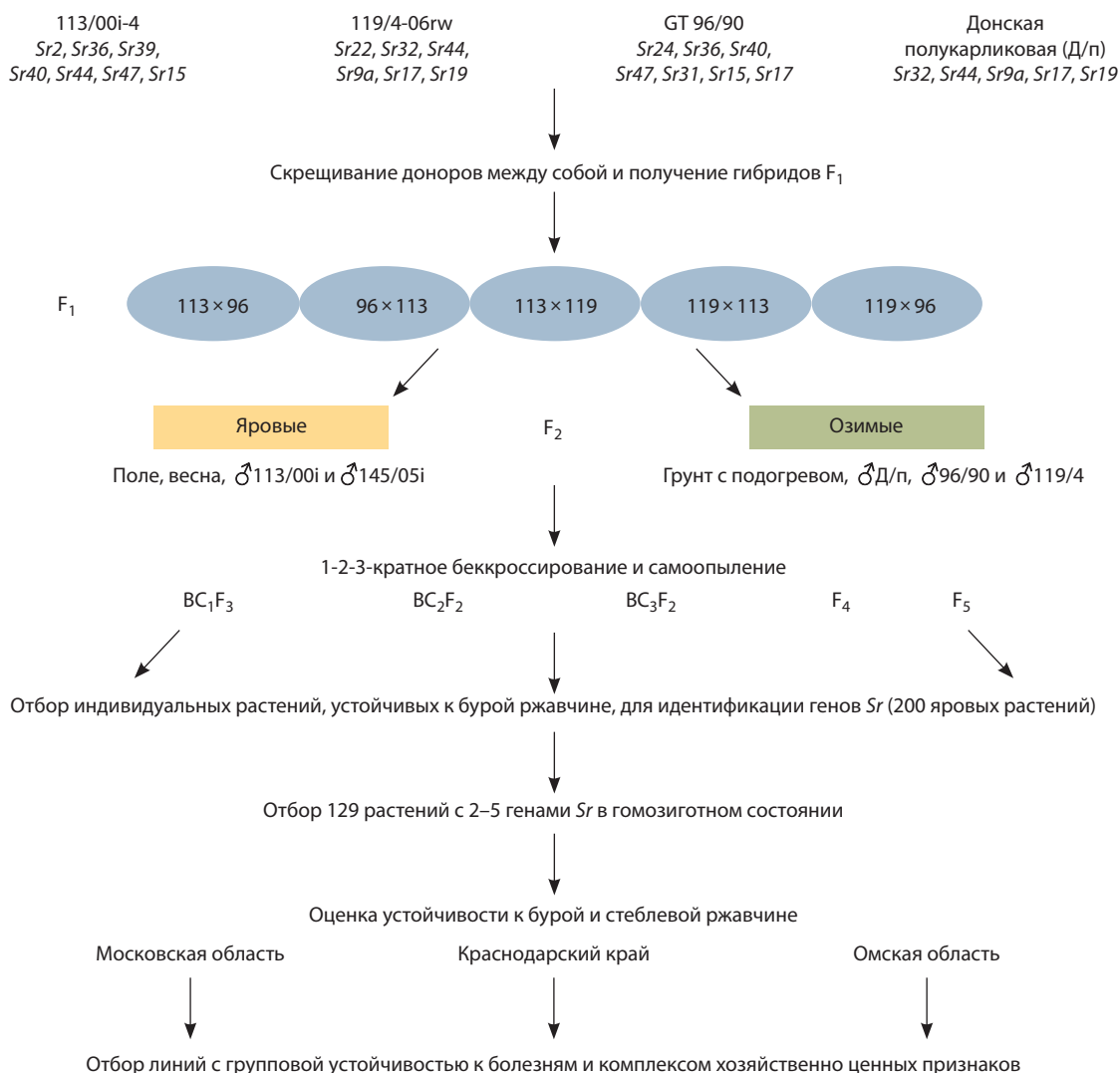


Схема создания линий яровой мягкой пшеницы с несколькими генами устойчивости *Sr*.

Из комбинаций BC_1F_3 и F_4 ($113/00i-4 \times 119/4-06rw$) выделены три растения с сочетанием генов *Sr2*, *Sr32*, *Sr40*, *Sr44* и одно растение с генами *Sr2*, *Sr22*, *Sr40*, *Sr44*. Редкое сочетание генов *Sr2*, *Sr22*, *Sr39*, *Sr44* обнаружено у растения, отобранного из комбинации $\{[(113/00i-4 \times 119/4-06rw) \times 145/05i]\} \times 113/00i-4$, полученной с участием трех линий.

Из комбинаций скрещивания с участием линий $113/00i-4$ и $119/4-06rw$ в BC_1F_3 было выделено 2 растения с пятью генами устойчивости, *Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr44* и *Sr47*, а также 2 растения с генами *Sr2*, *Sr22*, *Sr32*, *Sr40* и *Sr44*. Одно из растений (№ 102) имело продуктивность колоса 1,9 г и массу 1000 зерен 47,0 г.

Отобрано около 20 продуктивных (1,9–3,0 г зерна с колоса) крупнозерных генотипов (масса 1000 зерен от 40 до 52 г), превышающих показатели стандартного сорта Лада (1,4 г зерна с колоса, масса 1000 зерен 40,0 г).

Отличительной особенностью большинства яровых растений были повышенная кустистость и наличие анто-

циана на пыльниках, стебле и перикарпе зерна. Семена от индивидуальных растений с идентифицированными генами устойчивости *Sr* из BC_1F_3 и BC_2F_2 и потомство рекомбинантных продуктивных растений, отобранных из F_2 – F_4 , были поделены на три части для эколого-географического испытания в трех точках (Московская область, Омская и Краснодарский край). Всего для испытания в Московской области было отобрано 217 продуктивных линий, в Краснодарском крае – 189 и в Западной Сибири – 190.

Фитопатологическая ситуация в Центральном регионе и результаты испытания линий яровой пшеницы в Московской области

В условиях Центрального региона России эпифитотийного или сильного развития стеблевой ржавчины не наблюдали более 27 лет (с 1983 по 2010 гг.). Появление вновь этого опасного патогена на селекционных посевах Московского НИИСХ «Немчиновка» было зафиксировано

в жарком 2010 г. Согласно данным, полученным в 2013 г. при оценке коллекции линий с известными генами *Sr*, эффективными генами устойчивости к стеблевой ржавчине в Центральном регионе России являются *Sr2*, *Sr9e*, *Sr13*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr44*, *SrWld* и сочетание генов *Sr17 + Sr13*, *Sr31 + Sr38*. Надо отметить, что согласно данным Е. Сколотневой с соавторами (Skolotneva et al., 2013) гены устойчивости *Sr9e* и *Sr36* в 2009 г. были неэффективны в Центральном регионе России. Такое несовпадение с нашими данными, вероятно, связано с изменением состава популяции патогена. Так, в той же работе Сколотневой отмечено изменение процента изолятов гриба, вирулентных к гену *Sr17*, от 92,5 % в 2000 г. до 0 % в 2008 г., а гены *Sr31* и *Sr24* пока остаются эффективными против всех местных рас стеблевой ржавчины.

На посевах пшеницы на опытных полях Московского НИИСХ «Немчиновка» в 2015 г. поражение бурой и стеблевой ржавчиной не наблюдали. Была предпринята попытка создать инфекционный фон бурой ржавчины с использованием рас, характерных для Московской области, однако погодные условия (низкая влажность воздуха, отсутствие росы и сильный ветер) не способствовали заражению даже сильно восприимчивой линии Хакасская. В условиях Подмоскovie линии яровой и озимой пшеницы оценены на устойчивость к мучнистой росе, и по результатам оценок в Краснодаре и Омске отобраны генотипы с групповой устойчивостью к трем грибным болезням: мучнистой росе (0–10 % поражения), бурой ржавчине (0R–10R), стеблевой ржавчине (0R).

Среди устойчивых генотипов яровой пшеницы провели отбор линий по комплексу хозяйственно ценных признаков. При отборе руководствовались такими признаками, как более раннее (43–46 дней) или одновременное со стандартным яровым сортом Лада выколашивание, оптимальная высота растения (до 100 см), масса зерна с колоса (1,6–2,6 г), масса 1000 зерен (45–50 г). У продуктивных крупнозерных линий определили содержание белка и клейковины в зерне. Характеристика линий различного происхождения по комплексу хозяйственно ценных признаков приведена в таблицах 2, 3.

В качестве примера приведена линия № 12-15 с четырьмя генами устойчивости к стеблевой ржавчине, *Sr2 + Sr36 + Sr40 + Sr44*, отобранная из комбинации $F_3 [(96/90 \times 113/00i-4) \times 145/05i]$. Линия проявляет групповую устойчивость к ржавчинным грибам и в Омске, и в Краснодаре. В Московском регионе она устойчива к мучнистой росе (< 7 % поражения), формирует продуктивный колос (2,2 г), имеет высокую массу 1000 зерен (50 г) и выколашивается на три дня раньше сорта Лада. Линии № 45-15 (гены *Sr2 + Sr36*) и № 63-15 (гены *Sr2 + Sr36 + Sr40 + Sr44*) также сочетают групповую устойчивость к грибным болезням с высокой продуктивностью.

Из комбинации скрещивания $BC_1F_4 [(113/00i-4 \times 119/04-06gw) \times 113/00i-4]$ выделена линия № 77-15 с пятью *Sr* генами устойчивости (*Sr2 + Sr36 + Sr39 + Sr44 + Sr47*) к северокавказской и западносибирской популяциям стеблевой и бурой ржавчины. Высота и продуктивность этой линии находятся на уровне стандартного сорта Лада. Данная линия с уникальной пирамидой генов устойчивости к стеблевой ржавчине и групповой устойчивостью

Таблица 1. Число яровых растений с гомозиготным состоянием нескольких генов устойчивости *Sr*, выделенных из беккроссного и самоопыленного потомства

Комбинация генов	Число растений
2 гена	
<i>Sr2, Sr36</i>	10
<i>Sr2, Sr44</i>	15
<i>Sr36, Sr44</i>	27
<i>Sr40, Sr44</i>	1
<i>Sr32, Sr44</i>	1
3 гена	
<i>Sr2, Sr36, Sr44</i>	41
<i>Sr36, Sr40, Sr44</i>	11
<i>Sr2, Sr36, Sr40</i>	5
<i>Sr2, Sr40, Sr44</i>	3
<i>Sr2, Sr39, Sr44</i>	2
<i>Sr2, Sr22, Sr40</i>	1
<i>Sr2, Sr32, Sr40</i>	1
4 гена	
<i>Sr2, Sr36, Sr40, Sr44</i>	10
<i>Sr2, Sr32, S40, Sr44</i>	3
<i>Sr2, Sr22, Sr40, Sr44</i>	1
<i>Sr2, Sr22, Sr39, Sr44</i>	1
5 генов	
<i>Sr2, Sr36, Sr39, Sr44, Sr47</i>	2
<i>Sr2, Sr22, Sr32, Sr40, Sr44</i>	2

к бурой и стеблевой ржавчине, как и вышеуказанные линии 12-15, 45-15 и 63-15, является ценным источником эффективных генов *Sr* для гибридизации с реестровыми сортами в регионах России.

В некоторых случаях, например в потомстве от скрещиваний $BC_2F_3 [(119/4-06gw \times 113/00i-4) \times 113 \times 113]$ и $BC_2F_3 [(119/4-06gw \times GT 96/90) \times 113 \times 113 \times 113]$, выделены линии № 194a-15 и № 178-15 с хорошими показателями продуктивности и устойчивости, но у них не проводили идентификацию генов устойчивости. Направление использования таких линий будет определено после идентификации у них генов устойчивости.

Содержание белка и клейковины в зерне у большинства протестированных линий яровой пшеницы было ниже, чем у сорта Лада (15,4 % и 32 %), но обнаружены линии и с повышенными показателями белка и клейковины в зерне (до 18 и 35 % соответственно).

По результатам комплексных оценок из 5 комбинаций скрещивания (213 генотипов) отобрана 71 линия яровой пшеницы с групповой устойчивостью к 2–3 болезням и лучшим развитием хозяйственно ценных признаков для Центрального региона России. Предполагается продолжить изучение лучших номеров в Центральном регионе в селекционном питомнике первого года в сравнении со

Таблица 2. Характеристика некоторых лучших по продуктивности и устойчивости к грибным болезням линий яровой мягкой пшеницы, отобранных в 2015 г. на основе прямых и обратных скрещиваний линий GT 96/90 и 113/00i-4

Линия	Родословная	Гены Sr	Возбудители болезней, %/тип поражения					Хозяйственно ценные признаки						
			мучнистая роса		бурая ржавчина		стеблевая ржавчина		дней до колошения	высота, см	масса зерна с колоса, г	масса 1000 зерен, г	белок в зерне, %	клейковина в зерне, %
			Москва	Краснодар	Омск	Краснодар	Омск							
1	BC ₁ F ₂ (96×113)×145×113	2, 36, 44	0	0	R	0	R	44	123	1,2	43	10,2	18,6	
9	F ₃ (96×113)×145	2, 36, 44	10	5R	R	0	R	45	123	1,6	44	12,2	22,9	
12	F ₃ (96×113)×145	2, 36, 40, 44	7	1R	R	0	R	45	120	2,2	50*	11,7	22,5	
101	F ₅ (96×113)	36, 40, 44	0	0	–	0	–	50	110	1,4*	40	18,0	35,0	
123	F ₅ (96×113)	2, 36	1	10R	R	0	R	48	108*	1,9	43	9,1	15,2	
134	F ₅ (96×113)	2, 36, 40	1	1R	R	0	R	45	95*	1,9	39	11,3	19,3	
139	F ₅ (96×113)	2, 36, 40	15	0	R	0	R	45	98*	1,6	41	13,5	25,5	
153	F ₅ (96×113)	2, 36, 40, 44	7	0	R	0	R	46	95	1,9	45	8,6	15,7	
157	F ₅ (96×113)	2, 36	10	0	R	0	R	46	85*	1,5	39	13,7	27,6	
177	BC ₂ F ₄ (96×113)×113×113	–	15	5R	R	0	R	45	115	1,6	42	13,2	25,2	
	Лада (St)	–	25	30S	MR	90S	25S	48	118	2,1	40	15,4	32,3	
HCP ₀₅								–	–	8,6	0,65	6,9		
42	BC ₁ F ₄ (113×96)×113	2, 36	15	10R	R	0	R	45	120	1,5	44	12,0	22,3	
43	BC ₁ F ₄ (113×96)×113	2, 36, 44	15	10R	R	0	R	43	115	1,6	46	12,2	22,4	
45	BC ₂ F ₃ (113×96)×113×113	2, 36	7	5R	R	0	R	44	123	1,5	51*	11,4	23,9	
62	F ₃ (113×96)×145	2, 36, 44	5	10MR	R	0	R	48	118	1,5	50	16,1	33,8	
63	F ₃ (113×96)×145	2, 36, 40, 44	1	20MR	MR	0	R	44	120	1,8	51*	12,4	25,4	
64	F ₃ (113×96)×145	2, 36, 44	5	10MR	R	0	R	44	135	1,4	50	13,7	26,6	
187	BC ₃ F ₃ (113×96)×113×113×113	–	1	10R	R	0	R	45	105*	1,4	39	12,6	27,2	
	Лада (St)		25	30S	MR	90S	25S	48	118	2,1	40	15,4	32,3	
HCP ₀₅										11,5	0,6	8,8		

* Здесь и в табл. 3 достоверное отклонение значений признака от стандартного сорта; OR – высокая устойчивость к заражению; R – устойчивая реакция; MR – средняя устойчивость; MS – средняя восприимчивость; S – восприимчивая реакция.

стандартными сортами с целью отбора конкурентоспособных селекционных линий (прототипов нового сорта).

Фитопатологическая ситуация на Северном Кавказе и результаты испытания линий яровой пшеницы в Краснодарском крае

На Северном Кавказе районами постоянного развития стеблевой ржавчины являются Георгиевский, Кировский, Предгорный в Ставропольском крае, Усть-Джегутинский в Карачаево-Черкессии, Наурский в Чечне, Горный и Баксайский в Кабардино-Балкарии. В этих районах на барбарисе развивается эцидиальная стадия, а при развитии урединиостадии ареал расширяется. Однако в связи с поздним появлением инфекции на посевах пшеницы степень поражения растений носит очаговый характер. Исследования, проведенные в период 2009–2015 гг., подтверждают очаговое наличие патогена в южных предгорных районах Ставропольского края с развитием от 1 до

5 % (Волкова, Сняк, 2011б; Сняк и др., 2013). При этом отдельные сорта (Аксинит, Золушка, Крупинка и др.) проявляют поражение свыше 10 % с типом реакции 3, 4 балла.

Результаты многолетних исследований (2011–2014 гг.) на фоне искусственно созданного эпифитотийного развития стеблевой ржавчины показали, что высокоэффективными на Северном Кавказе являются гены *Sr 5* и *31*; эффективными – гены *Sr 1, 6, 9a, 9e, 13, 24, 27, 32, 35, 36*; умеренно эффективными – *Sr 7a, 8b, 11, 20, 23, 25, 37, WLD* и неэффективными – *Sr 8a, 9b, 9d, 9f, 9g, 10, 12, 14, 16, 17, 19, 21, 22, 26, 29, 30, 33, Dp2* (Волкова, Сняк, 2011а; Волкова и др., 2014). Эти результаты свидетельствуют, что на юге России подавляющее большинство известных генов устойчивости неэффективны против возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Однако три гена проявляют устойчивость к патогену в онтогенезе. Это гены, переданные от других видов: *Sr31* – от *S. seriale*, *Sr32* – от *T. speltoides* и *Sr35* – от *T. monococcum*.

Таблица 3. Характеристика некоторых лучших линий, отобранных из комбинаций, полученных от прямых и обратных скрещиваний линий 113/00i-4 и 119/4-06rw и в комбинации скрещивания (119/4-06rw × GT 96/90) в 2015 г.

Линия	Родословная	Гены Sr	Возбудители болезней, % / тип поражения						Хозяйственно ценные признаки					
			мучнистая роса		бурая ржавчина		стеблевая ржавчина		дней до колошения	высота, см	масса зерна с колоса, г	масса 1000 зерен, г	белок в зерне, %	клейковина в зерне, %
			Москва	Краснодар	Омск	Краснодар	Омск							
77	BC ₁ F ₄ (113×119)×113	2, 36, 39, 44, 47	10	1R	R	0	R	46	103*	1,7	40	-	-	
83	BC ₁ F ₄ (113×119)×113	2, 32, 40, 44	0	10R	-	30S	-	48	118	1,9	42	-	-	
91	BC ₁ F ₄ (113×119)×113	2, 36, 44	1	5MS	-	0	-	57	115	1,0	37	10,2	19,5	
94	BC ₁ F ₄ (113×119)×113	2, 22, 44	10	5R	R	0	5S	45	120	1,5	50	13,4	26,6	
171	F ₂ (113×119)×145	-	< 10	10R	R	20S	R	50	115	1,9	44	16,6	30,7	
184	F ₂ (113×119)×113×145	-	5	1R	R	30S	5S	48	130	2,0	41	11,1	22,2	
195	BC ₂ F ₄ (113×119)×119×113×113	-	0	1R	R	0	R	59	148*	1,1	35	-	21,2	
HCP ₀₅									17,3	0,96	9,9			
194	BC ₂ F ₃ (119×113)×113×113	-	< 10	5R	-	20S	-	52	128	1,2	38	12,2	22,8	
194a	BC ₂ F ₃ (119×113)×113×113	-	7	-	R	-	5MS	47	128	2,0	55*	10,1	17,0	
HCP ₀₅									20,0	1,3	6,1			
105	F ₃ (119×96)×113	2, 36, 44	1	5R	-	0	-	48	95	1,3*	41	-	-	
118	F ₃ (119×96)×113	2, 32, 44	1	10R	R	70S	R	47	123	1,4*	34	-	-	
178	BC ₂ F ₃ (119×96)×113×113×113	-	0	1R	R	0	R	48	123	1,5	42	11,6	22,4	
	Лада (St)		25	30S	MR	90S	25S	48	118	2,1	40	15,4	32,3	
HCP ₀₅									10,8	0,6	7,2			

Погодные условия вегетационного сезона 2015 г. складывались благоприятно для развития стеблевой ржавчины пшеницы. В результате фитопатологической оценки 198 линий яровой пшеницы, полученных из Московского НИИСХ, было установлено, что 158 образцов (или 81,0 % от числа изученных) проявили высокую устойчивость к заражению (OR). Устойчивую реакцию (R) (тип реакции 1, 2 балла и поражение до 5–10 %) проявили 3 образца (1,5 %), среднюю устойчивость (MR) (тип реакции 1, 2, 3 балла и поражение не более 10–30 %) – 4 образца (2,1 %), среднюю восприимчивость (MS) (тип реакции 2, 3 балла, поражение до 40–50 %) – 5 образцов (2,6 %). Восприимчивую реакцию (S) (тип реакции 3, 4 балла, поражение до 75–100 %) имели 25 линий (12,8 %). Стандартные сорта Челябин 13 и Лада были поражены на 90 % и имели тип реакции на заражение 3, 4 балла (S), сорт Омская 37 поражен на 50 % и имел тип реакции 1, 2 балла (MR).

Учет поражения бурой ржавчиной в период массового развития заболевания показал, что 42 линии (или 21,5 % от числа изученных образцов) были высокоустойчивыми к *P. triticulturae*, 118 линий (60,5 %) – устойчивыми, 14 (7,2 %) – среднеустойчивыми, 14 (7,2 %) – средневосприимчивыми и 7 образцов (3,6 %) – восприимчивыми. Стандартные сорта Челябин 13 и Лада были поражены северокавказской популяцией возбудителя бурой ржавчины на 30–50 %, имели тип реакции на заражение 3,

4 балла (S), сорт Омская 37 проявил иммунную реакцию на заражение (OR).

На фоне эпифитотийного развития *P. graminis* и *P. triticulturae* отобрано 37 (19,0 %) генотипов с групповой высокой устойчивостью (OR) к патогенам и 115 (59,0 %) – с групповой устойчивостью (R), они являются ценным материалом для селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине не только в Северо-Кавказском регионе, но и других регионах страны.

Фитопатологическая ситуация в Западной Сибири и результаты испытания линий яровой пшеницы в Омском государственном аграрном университете

В результате многолетних (2009–2011 гг.) исследований коллекции пшеницы с известными генами устойчивости Sr на опытном поле Омского ГАУ выделены иммунные линии к местной популяции рас стеблевой ржавчины с генами устойчивости Sr9e, Sr24, Sr25, Sr26, Sr2, Sr31, Sr33, SrDP-2, Sr35, Sr36, Sr38 и линии с пирамидой генов Sr7a + Sr12 + Sr6 (Шаманин и др., 2015). Фитопатологическая ситуация в 2015 г. отличалась от таковой в предыдущие годы. Коллекция изогенных линий и сортообразцов с известными генами устойчивости Sr к стеблевой ржавчине проявила дифференциацию только при проведении первой оценки поражения (04.08.2015 г.). Последующие две оценки, проведенные 10.08.2015 и 14.08.2015, обезличили

дифференциацию сортообразцов по степени поражения (40–80 %) и его типу (отмечали только восприимчивый тип реакции «S») к проникновению патогена, в том числе и для линий с геном *Sr31*. Умеренную восприимчивость (1MS-5MS-10S) проявили образцы с генами *Sr13*, *Sr27*, *Sr35*, *Sr9e*, *Sr9g*, *SrWST*, *Sr37TT2* и стандарт устойчивости сорт Омская 37. Такая сложная эпифитотийная ситуация в регионе может свидетельствовать или о проникновении на территорию РФ расы стеблевой ржавчины Ug99 (ген *Sr31* преодолена), или о наличии в регионе иных агрессивных рас с широким спектром генов вирулентности. Имеются данные (Рсалиев, 2008) о высоковирулентных патотипах (TFK/R, TKT/C, TPS/H, TKN/RS, TDT/HS, TTH/KQ) стеблевой ржавчины в Северном Казахстане, сходных с патотипом Ug99 (TTKS) из Африки, которые, возможно, достигли Западной Сибири. Отсюда вытекает необходимость привлечения фитопатологов к срочному мониторингу популяции стеблевой ржавчины по генам вирулентности.

Результаты оценок новых сортов яровой пшеницы по устойчивости к стеблевой ржавчине, проведенных на Москаленском ГСУ (южная лесостепь) в 2015 г., показали, что из 57 сортов только 4 проявили высокую устойчивость к стеблевой ржавчине в условиях естественного фона. Среди них Сигма – 10MR, Уралосибирская – 5MR (оригинаторы – Кургансемена и СибНИИСХ) и Элемент 22 – MR (оригинатор ОмГАУ). Высокая устойчивость сортов СибНИИСХ (Сигма, Уралосибирская и Омская 37) обусловлена пшенично-ржаной транслокацией 1RS.1BL; у сортов Омская 38 и Сигма 2 – сочетанием генов *Sr31* + *Sr25* от пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL и пшенично-пырейной 7DL-7A1 (Белан и др., 2012; Belan et al., 2014), а у сорта Элемент 22 идентифицирован ген *Sr35*.

Учитывая, что целенаправленную селекцию пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине не проводили более 30 последних лет, необходимо возрождать это актуальное направление, создавать исходный материал с различными эффективными генами устойчивости и проводить отборы на инфекционном фоне.

В условиях Западной Сибири (г. Омск, Омский ГАУ) из 190 линий яровой пшеницы, полученных из Московского НИИСХ «Немчиновка», при специальном позднем весеннем посеве (поздние посевы поражаются в большей степени, чем посеянные в оптимальные сроки) выжило 167 образцов. Из них на естественном фоне стеблевой ржавчины устойчивыми оказались 111 линий (66,5 %), и почти все линии (98 %) были устойчивы к бурой ржавчине. На фоне такой эпифитотийной ситуации отобраны 111 рекомбинантных яровых линий с групповой устойчивостью к стеблевой и бурой ржавчине являются ценным исходным материалом для селекции яровой пшеницы в этом регионе.

Структурный анализ, проведенный у 167 образцов в сравнении со стандартным сортом Омская 37, позволил отобрать 20 линий с наименьшим снижением анализируемых показателей в неблагоприятных засушливых условиях 2015 г. Из них 7 линий были отобраны и в Московской области (12-15, 64-15, 77-15, 134-15, 184-15, 194а-15 и 195-15), что в определенной мере свидетельствует об

адаптивности этих генотипов. Выделенные линии с групповой устойчивостью к западносибирской популяции стеблевой и бурой ржавчины в 2016 г. пройдут дальнейшее сравнительное испытание в селекционном питомнике второго года и будут вовлечены в скрещивания с лучшими сортами, возделываемыми в условиях Западной Сибири.

Генетическое разнообразие созданных селекционных линий яровой мягкой пшеницы, прошедших оценку на устойчивость к популяциям стеблевой и бурой ржавчины на Северном Кавказе и в Западной Сибири, по спектру генов устойчивости отличается от такового у сортов, выводимых в этих регионах. Его использование может привести к качественному прорыву в селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине в России. Учитывая тот факт, что созданные линии пшеницы имеют гены устойчивости, эффективные к расе Ug99 (сочетая ген возрастной устойчивости *Sr2* с другими эффективными генами, полученными от сородичей пшеницы), они могут иметь селекционное значение для регионов, в которых раса Ug99 уже получила распространение. Интенсивное использование такого исходного материала в селекционных центрах РФ и создание новых сортов с расширенной генетической основой по генам *Sr* смогут обезопасить производственные посевы от этого карантинного заболевания в будущем.

Благодарности

Данное исследование проведено при частичной поддержке РФФИ (проект № 13-04-00922).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Анисимова А.В., Стеффенсон Б., Митрофанова О.П., Лапочкина И.Ф., Афанасенко О.С. Устойчивость соргмента пшеницы и образцов эгиплоса из коллекции ВИР к расе стеблевой ржавчины Ug99 (TTKSK). Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. СПб, 2010.
- Баранова О.А., Лапочкина И.Ф., Анисимова А.В., Гайнуллин Н.Р., Иорданская И.В., Макарова И.Ю. Идентификация генов *Sr* у новых источников устойчивости мягкой пшеницы к расе стеблевой ржавчины Ug99 с использованием молекулярных маркеров. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(3): 316-322.
- Белан И.А., Россеева Л.П., Россеев В.М., Бадаева Е.Д., Зеленский Ю.И., Блохина Н.П., Шепелев С.С., Першина Л.А. Изучение хозяйственно ценных и адаптивных признаков у линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих транслокации 1RS.1BL и 7DL-7A1. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1):178-186.
- Волкова Г.В. Научно обоснованные принципы создания и использования устойчивых к вредоносным болезням сортов пшеницы для стабилизации фитосанитарного состояния агроценозов на юге России. Научный журнал КубГАУ, 2013. Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2013/07/pdf/111.pdf>
- Волкова Г.В., Сinya Е.В. Эффективные гены устойчивости пшеницы к возбудителю стеблевой ржавчины пшеницы на юге России. Наука Кубани. 2011а;2:34-36.
- Волкова Г.В., Сinya Е.В. Стеблевая ржавчина пшеницы. Защита и карантин растений. 2011б;11:14-16.
- Волкова Г.В., Шумилов Ю.В., Ваганова О.Ф., Сinya Е.В., Кремнева О.Ю. Изучение взаимодействия в патосистеме «*Triticum aestivum*-*Puccinia* spp.». Наука Кубани. 2014;1:26-32.

- Мартьянов С.П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ AGROS, версия 2.09. Тверь, 1999.
- Рсалиев Ш.С. Вирулентность новых патотипов стеблевой ржавчины в Казахстане. Вторая Всерос. конф. Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. Санкт-Петербург, 2008:87-90.
- Синяк Е.В., Волкова Г.В., Надыкта В.Д. Характеристика популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* по вирулентности в Северо-Кавказском регионе России. Доклады РАСХН. 2013;6:27-30.
- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Петуховский С.Л., Лихенко И.Е., Левшунов М.А., Салина Е.А., Потоцкая И.В., Трущенко А.Ю. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в Западной Сибири. М-во сел. хоз-ва РФ, ОмГАУ. Омск: Изд-во ФГБОУ ВПО ОмГАУ им. П.А. Столыпина, 2015.
- Baranova O.A., Lapochkina I.F., Anisimova A.V., Gaynullin N.R., Iordanskaya I.V., Makarova I.Yu Identification of Sr genes in new common wheat sources of resistance to stem rust race Ug99 using molecular markers. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2016;6(3):344-350. DOI 10.1134/S2079059716030011
- Belan I.A., Rosseeva L.P., Rosseev V.M., Badaeva E.D., Zelenskiy Yu.I., Blohina N.P., Shepelev S.S., Pershina L.A. Study of adaptive and agronomic characters in lines of common wheat Omskaya 37 carrying 1RS.1BL and 7DL-7A*i* translocations. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2014;5(1):41-47. DOI 10.1134/S2079059715010037
- Crossa J., Burgueño, J., Dreisigacker S., Vargas M., Herrera-Foessel S.A., Lillemo M., Singh R.P., Trethowan R., Warburton M., Franco J., Reynolds M., Crouch J.H., Ortiz R. Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. Genetics. 2007;177:1889-1913. DOI 10.1534/genetics.107.078659
- Dundas I.S., Anugrahwati D.R., Verlin D.C., Park R.F., Bariana H.S., Mago R., Islam A.K.M.R. New sources of rust resistance from alien species: Meliorating linked defects and discovery. Aust. J. Agric. Res. 2007;58:545-549. DOI 10.1071/AR07056
- Faris J.D., Xu S.S., Cai X., Friesen T.L., Jin Y. Molecular and cytogenetic characterization of a durum wheat-*Aegilops speltoides* chromosome translocation conferring resistance to stem rust. Chromosome Res. 2008;16:1097-1105. DOI 10.1007/s10577-008-1261-3
- Fetch T. Surveillance of Ug99 stem rust and the search for new resistance genes. 2014. Available at: <http://www.globalrust.org/presentations-2014-rust-surveillance-workshop-brazil>
- Hayden M.J., Kuchel H., Chalmers K.J. Sequence tagged microsatellites for the Xgwm533 locus provide new diagnostic markers to select for the presence of stem rust resistance gene *Sr2* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 2004;109:1641-1647. DOI 10.1007/s00122-004-1787-5
- Jin Y., Szabo L.J., Pretorius Z.A., Singh R.P., Ward R., Fetch T. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* within race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2008;92:923-926. DOI 10.1094/PDIS-92-6-0923
- Jin Y., Szabo L.J., Rouse M.N., Fetch T., Jr., Pretorius Z.A., Wan- yera R., Njau P. Detection of virulence to resistance gene *Sr36* within the TTKS race lineage of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2009;93:367-370. DOI 10.1094/PDIS-93-4-0367
- Khan R.R., Bariana H.S., Dholakia B.B., Naik S.V., Lagu M.D., Rathjen A.J., Bhavani S., Gupta V.S. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat. Theor. Appl. Genet. 2005;111:846-850. DOI 10.1007/s00122-005-0005-4
- Mago R., Zhang P., Bariana H.S., Verlin D.C., Bansal U.K., Ellis J.G., Dundas I.S. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker assisted selection. Theor. Appl. Genet. 2009;119:1441-1450. DOI 10.1007/s00122-009-1146-7
- Mago R., Bariana H.S., Dundas I.S., Spielmeier W., Lawrence G.J., Pryor A.J., Ellis J.G. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm. Theor. Appl. Genet. 2005;111(3):496-504. DOI 10.1007/s00122-005-2039-z
- Neu C.H., Stein N., Keller B. Genetic mapping of the Lr20-Pm1 resistance locus reveals suppressed recombinations on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. Genome. 2002;45:737-744. DOI 10.1139/G02-040
- Roelfs A.P., Singh R.P. Rust diseases of wheat concepts and methods of management. Mexico: CIMMIT, 1992.
- Skolotneva E.S., Lekomtseva S.N., Kosman E. The wheat stem rust pathogen in the Central Region of the Russian Federation. Plant Pathology. 2013;62(5):1003-1010. DOI 10.1111/ppa.12019
- Somers D.J., Isaac P., Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 2004;109:1105-1114. DOI 10.1007/s00122-004-1740-7
- Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. U.S. Agr. Res. Serv., ARS. 1962;E617:1-53.
- Tsilo T.J., Jin Y., Anderson J.A. Diagnostic microsatellite markers for detection of stem rust resistance gene *Sr36* in diverse genetic backgrounds of wheat. Crop Sci. 2008;48:253-261. DOI 10.2135/cropsci2007.04.0204
- Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-Based Markers for Detection of Different Sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS Wheat-Rye Translocations in Wheat Background. Plant Breeding. 2007;126:482-486. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x
- Wu S., Pumphrey M., Bai G. Molecular mapping of stem-rust- resistance gene *Sr40* in wheat. Crop Sci. 2009;49:1681-1686. DOI 10.2135/cropsci2008.11.0666
- Yu G.T., Zhang Q., Klindworth D.L., Friesen T.L., Knox R., Jin Y., Zhong S., Cai X., Xu S.S. Molecular and cytogenetic characterization of wheat introgression lines carrying the stem rust resistance gene *Sr39*. Crop Sci. 2010;50:1393-1400. DOI 10.2135/cropsci2009.10.0633
- Yu L.X., Abate Z., Anderson J.A., Bansal U.K., Bariana H.S., Bhavani S., Dubcovsky J., Lagudah E.S., Liu S.X., Sambasivam P.K., Singh R.P., Sorrells M.E. Developing and optimizing markers for stem rust resistance in wheat. Ed. R.A. McIntosh. BGRI Technical Workshop, Borlaug Global Rust Initiative, Cd. Obregón, Sonora, Mexico, 2009:117-130.

Отбор перспективных генотипов яблони на колонновидность и устойчивость к парше с помощью диагностических ДНК-маркеров

Н.И. Савельев, А.С. Лыжин, Н.Н. Савельева

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина, Мичуринск, Россия

Моногенная устойчивость к парше и колонновидный габитус кроны являются важными селекционными признаками яблони. Использование молекулярных маркеров позволяет с высокой надежностью на ранних этапах онтогенеза определить присутствие необходимых генов в геноме и сократить время селекционного процесса. Целью настоящего исследования являлось молекулярно-генетическое тестирование исходных форм и гибридных семян яблони для идентификации носителей целевых аллелей генов моногенной устойчивости к парше (*Rvi6*) и колонновидного габитуса кроны (*Co*), а также уточнение характера наследования генов *Co* и *Rvi6* в гибридном потомстве. Представлены результаты молекулярно-генетического анализа сортов Валюта, Успенское, Белорусское сладкое и семян гибридных семей Валюта × Успенское, Валюта × Белорусское сладкое по генам колонновидного габитуса кроны (*Co*) и устойчивости к парше (*Rvi6*). Присутствие доминантного аллеля гена *Co* диагностировали с помощью праймеров 29f1 и JW11r, фланкирующих с 5'-конца инсерцию в околонулевой области локуса *Co* колонновидных генотипов, аллельное состояние гена *Rvi6* определяли с помощью диагностического ДНК-маркера AL07-SCAR, картированного на расстоянии около 0,2 cM от гена. Определено соотношение частот наследования аллельных состояний указанных генов. В комбинации скрещивания Валюта × Успенское количество колонновидных генотипов составило 48,1 %, обладающих иммунитетом к парше – 77,8 %; в комбинации скрещивания Валюта × Белорусское сладкое – 46,8 и 68,0 % соответственно, что согласуется с теоретически ожидаемым расщеплением по признаку колонновидности 1 : 1, по устойчивости к парше – 3 : 1. Проанализировано совместное наследование признаков колонновидного габитуса кроны и моногенной устойчивости к парше. Идентифицированы гибридные семена, совмещающие в геноме доминантный аллель гена *Co* с геном *Rvi6* в доминантном гомозиготном состоянии (*Rvi6Rvi6*), что позволит значительно интенсифицировать селекционный процесс, обеспечивая получение 100 % семян с моногенной устойчивостью к парше и до 50 % – с колонновидным габитусом кроны.

Ключевые слова: яблоня; маркер-опосредованная селекция; молекулярные маркеры; колонновидность; устойчивость к парше.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Савельев Н.И., Лыжин А.С., Савельева Н.Н. Отбор перспективных генотипов яблони на колонновидность и устойчивость к парше с помощью диагностических ДНК-маркеров. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):329-332. DOI 10.18699/VJ16.122

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Savel'ev N.I., Lyzhin A.S., Savel'eva N.N. Selection of promising apple genotypes for columnar growth habit and scab resistance using diagnostic DNA markers. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):329-332. DOI 10.18699/VJ16.122

УДК 634.11:632.482.31:581.444:577.21
Поступила в редакцию 01.10.2015 г.
Принята к публикации 23.11.2015 г.
© АВТОРЫ, 2016

✉ e-mail: Ranenburzhetc@yandex.ru

Selection of promising apple genotypes for columnar growth habit and scab resistance using diagnostic DNA markers

N.I. Savel'ev, A.S. Lyzhin, N.N. Savel'eva

I.V. Michurin All-Russian Scientific Institute for Genetic and Breeding of Fruit Plants, Michurinsk, Russia

Monogenic scab resistance and columnar growth habit are important breeding traits of apple. The use of molecular markers very accurately determines the presence of necessary genes in the genome early during ontogenesis and reduces the time of selection. The purpose of this study was molecular genetic testing of initial forms of apple and hybrid seedlings of apple to identify carriers of the target alleles of genes for monogenic scab resistance (*Rvi6*) and columnar growth habit (*Co*) and the clarification of the pattern of inheritance of the *Co* and *Rvi6* genes in hybrid progeny populations. This paper presents the results of molecular genetic analysis of varieties Valuta, Uspenskoe, Belarusskoe sladkoe and seedlings of the Valuta × Uspenskoe and Valuta × Belarusskoe sladkoe hybrid families for genes controlling columnar growth habit (*Co*) and scab resistance (*Rvi6*). The presence of the dominant allele of the *Co* gene was diagnosed with primers 29f1 and JW11r flanking the 5'-end of the insert at the *Co* locus controlling columnar genotypes. Allelic status of the *Rvi6* gene was determined with the AL07-SCAR marker mapping at about 0.2 cM from the *Rvi6* locus. The correlation frequency of inheritance of the allelic states of these genes has been determined. Valuta × Uspenskoe crosse yielded 48.1 % columnar genotypes and 77.8 % scab-immune genotypes; Valuta × Belarusskoe sladkoe crosses, 46.8 % and 68.0 %, respectively. The observed segregation conforms to the expected Mendelian ratios: 1 : 1 for columnar habit and 3 : 1 for scab resistance. The joint inheritance of columnar growth habit and monogenic resistance to scab has been analyzed. The hybrid seedlings that had the dominant *Co* allele together with the *Rvi6* gene in the homozygous dominant state (*Rvi6 Rvi6*) in their genome have been identified, which can significantly intensify the selection process and run it into 100 % of hybrid seedlings with monogenic scab resistance and up to 50 % of genotypes with columnar growth habit.

Key words: apple; marker-assisted selection; molecular markers; columnar; scab resistance.

Создание сортов яблони колонновидного габитуса кроны с моногенно детерминированной устойчивостью к парше является важной селекционной задачей. Колонновидные формы яблони, обладающие компактной формой кроны вследствие отсутствия бокового ветвления, позволяют размещать 10–20 тыс. саженцев на гектар сада при продуктивности 80–100 т/га, а иммунирует к парше обеспечивает снижение пестицидной нагрузки на садовые агроценозы и повышение рентабельности товарного производства (Кичина, 2002; Савельева, 2014).

К настоящему времени известно 17 генов, контролирующих устойчивость яблони к парше (Bus et al., 2011), из которых наибольшее распространение в селекционной работе получил ген *Rvi6* (V_f), локализованный в группе сцепления 1 в локусе гомологичных рецептор-подобных генов *HcrV_f1*, *HcrV_f2*, *HcrV_f3*, *HcrV_f4*, из которых моногенную устойчивость к парше детерминирует паралог *HcrV_f4* (Vinatzer et al., 2001; Afunian et al., 2004).

Колонновидный габитус кроны контролируется доминантным геном *Co*, картированным в группе сцепления 10 (Tian et al., 2005; Moriya et al., 2009). На хромосоме локус *Co* расположен в диапазоне 18,76–18,92 Мб (Moriya et al., 2012; Baldi et al., 2013; Morimoto, Banno, 2015). Потенциальными кандидатами гена *Co* являются AP2/ERF, bHLH, MYB и NAM факторы транскрипции (Baldi et al., 2013), а также ген *MdCo31*, регулирующий экспрессию 2OG-Fе (II) оксигеназы (Wolters et al., 2013).

Вместе с тем полевая идентификация носителей целевых аллелей генов *Rvi6* и *Co* базируется на анализе фенотипических показателей проявлений признаков и не всегда позволяет надежно выявить нужные генотипы в молодом возрасте (Савельев, 1998; Urbanovich, Kazlovskaya, 2008; Moriya et al., 2009). Поэтому все большее значение в селекции приобретают современные молекулярно-генетические методы анализа генома растений на основе ДНК-маркеров (Shupert et al., 2004; Boudichevskaia et al., 2006; Patrascu et al., 2006). Использование методов молекулярного маркирования обеспечивает эффективный отбор носителей хозяйственно ценных признаков на ранних этапах развития непосредственно по наличию целевых генов в генотипе, что позволяет значительно ускорить процесс создания новых сортов. К настоящему времени достигнуты определенные успехи по использованию ДНК-маркерных технологий в селекции яблони: так, например, О.Ю. Урбанович с коллегами получены генотипы, содержащие в составе генома гены устойчивости к парше (*Rvi6*), красногалловой яблонной тле (*Sd1*), QTL устойчивости к бактериальному ожогу и аллель 2 гена *Md-ACS1* в гомозиготной форме, определяющий сниженный уровень биосинтеза этилена в плодах (Урбанович и др., 2010). I.O. Baumgartner с коллегами получили генотипы, совмещающие в геноме три гена устойчивости к парше (*Rvi6*, *Rvi2*, *Rvi4*) в доминантном гомозиготном состоянии (Baumgartner et al., 2015).

Цель настоящего исследования – молекулярно-генетическое тестирование исходных форм и гибридных сеянцев яблони для идентификации носителей доминантных аллелей генов моногенной устойчивости к парше (*Rvi6*) и колонновидного габитуса кроны (*Co*), а также уточнение характера наследования генов *Co* и *Rvi6* в гибридном потомстве.

Материалы и методы

В качестве биологических объектов исследования использованы сорта яблони, а также сеянцы гибридных семей Валюта × Успенское, Валюта × Белорусское сладкое.

Экстракция геномной ДНК была проведена по методу Diversity Arrays Technology P/L (DArT) (www.DiversityArrays.com) с модификациями. Амплификацию проводили в приборе T100 Thermal Cycler производства фирмы «BIO-RAD». Реакционная смесь для ПЦР объемом 15 мкл содержала: 20 нг ДНК, 1,5 мМ dNTPs, 2,5 мМ MgCl₂, 10 пМ каждого праймера, 1 ед. Taq-полимеразы и 2,5 мМ 10x Taq-буфера (+(NH₄)₂SO₄, –KCL). Все компоненты произведены фирмой Thermo Fisher Scientific.

Для молекулярной идентификации гена колонновидного габитуса кроны (*Co*) использовали маркер 29f1-JW11г. Амплификацию проводили с праймерами (5'ССТGGATCTAAAAGCCCCATA3') и JW11г (5'ААССАААСАСССАСССАТТА3'), фланкирующими с 5'-конца инсерцию в окологенной области локуса *Co* колонновидных генотипов (Wolters et al., 2013). Амплификацию проводили в режиме: 95 °С – 10 мин, 35 циклов: 95 °С – 30 с, 59 °С – 1 мин, 72 °С – 30 с; 72 °С – 10 мин.

Для идентификации в геноплазме яблони аллельного состояния гена *Rvi6*, детерминирующего моногенную устойчивость к парше, использовали кодоминантный маркер AL07-SCAR, расположенный на расстоянии 0,2 сМ от гена (Xu, Korban, 2000). Праймерные пары имели следующую последовательность: AL07F 5'TGGAAGAGAGATCCAGAAAGTG3', AL07R 5'CATCCCTCCACAAATGCC3' (Tartarini et al., 1999). Амплификацию проводили в режиме: 94 °С – 4 мин, 35 циклов: 94 °С – 30 с, 60 °С – 1 мин, 72 °С – 2 мин; 72 °С – 8 мин.

Использованные в работе праймеры синтезированы ЗАО «Синтол» (г. Москва).

Разделение продуктов амплификации осуществляли методом электрофореза в 2 % агарозном геле при напряженности электрического поля 3,9–4,5 В/см. Для определения длины амплифицированных фрагментов использовали маркер молекулярной массы GeneRuler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific).

Результаты

В результате амплификации геномной ДНК с праймерами 29f1 и JW11г нами получены электрофоретические спектры исходных форм и гибридных сеянцев яблони для гена *Co*, определяющего колонновидный габитус кроны. Примеры электрофоретических спектров приведены на рисунке (а, б).

Установлено, что в результате амплификации геномной ДНК сорта Валюта, обладающего колонновидным фенотипом, выявляется фрагмент 5'CR размером 586 п. н., характерный для колонновидных форм. Сорта Успенское и Белорусское сладкое, характеризующиеся обычным габитусом кроны, идентифицированы как неколонновидные (фрагмент 5'CR, на электрофореграммах отсутствует).

На основании анализа полученных электрофоретических спектров маркера 29f1-JW11г гибридное потомство указанных сортов дифференцировано по габитусу кроны. В комбинации скрещивания Валюта × Успенское из 52 сеянцев 25 генотипов идентифицированы как колонно-

видные и 27 – с обычным габитусом кроны; в комбинации Валюта × Белорусское сладкое из 47 семян – 22 и 25 генотипов соответственно.

Для выявления аллельного состояния гена *Rvi6* была проведена амплификация геномной ДНК исходных форм и гибридных семян яблони с праймером AL07-SCAR. Доминантному аллелю гена соответствует фрагмент размером 570 п. н., рецессивному – 823 п. н. Присутствие обоих фрагментов свидетельствует о гетерозиготном состоянии гена (Patrascu et al., 2006).

Сорта Валюта, Успенское, Белорусское сладкое несут ген *Rvi6* в гетерозиготном состоянии (*Rvi6rvi6*). В гибридном потомстве идентифицировано три комбинации аллелей гена *Rvi6* – *Rvi6Rvi6*, *Rvi6rvi6*, *rvi6rvi6*.

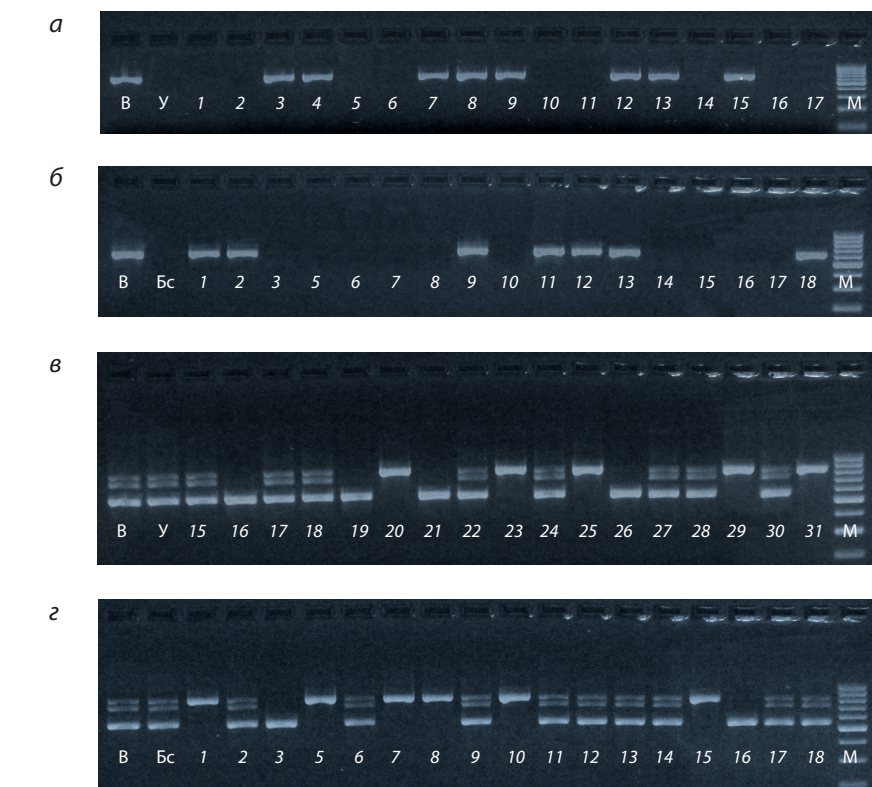
В комбинации скрещивания Валюта × Успенское выделен 41 сеянец, несущий доминантный аллель гена *Rvi6*, из которых 12 являются доминантными гомозиготами по гену *Rvi6*, а 30 семян несут ген *Rvi6* в гетерозиготном состоянии. 12 генотипов не имеют доминантного алеля гена *Rvi6* и являются рецессивными гомозиготами. Пример идентификации представлен на рисунке (в).

В комбинации скрещивания Валюта × Белорусское сладкое доминантный аллель гена *Rvi6* идентифицирован у 34 генотипов. Из них семь несут ген *Rvi6* в доминантном гомозиготном состоянии, а 27 являются гетерозиготами. Рецессивным гомозиготным состоянием гена *Rvi6* обладают 16 генотипов. Пример идентификации представлен на рисунке (з).

Обсуждение

К настоящему времени выявлено большое количество ДНК-маркеров, сцепленных с геном *Co* (Tian et al., 2005; Bai et al., 2012; Moriya et al., 2012; Baldi et al., 2013), однако их использование не всегда позволяет с высокой надежностью выявить колонновидные генотипы (Moriya et al., 2009; Пикунова и др., 2013). В связи с этим подбор высокоинформативных маркеров гена *Co* является важной задачей в селекции яблони на колонновидность.

Согласно современным представлениям, колонновидный габитус кроны яблони обусловлен мутацией



Электрофоретические спектры маркеров: 29f1-JW11r гибридных семей Валюта × Успенское (а) и Валюта × Белорусское сладкое (б); AL07-SCAR гибридных семей Валюта × Успенское (в) и Валюта × Белорусское сладкое (з).
В – Валюта; У – Успенское; Бс – Белорусское сладкое; 1–31 – гибридные семена; М – маркер молекулярного веса.

(инсерция размером 1956 п. н.) в окологенной области локуса *Co*, приводящей к увеличению экспрессии 2OG-Fe (II) оксигеназы в пазушных почках. Праймеры 29f1 и JW11r детектируют наличие в геноме данной инсерции, позволяя дифференцировать колонновидные и неколонновидные формы (Wolters et al., 2013).

Проведенные нами ранее исследования (Савельев и др., 2015) на сортах яблони с обычным и колонновидным габитусом кроны подтвердили высокую надежность и информативность маркера 29f1-JW11r, что позволяет использовать его для массовой оценки гибридного потомства.

В анализируемых комбинациях скрещивания донором доминантного аллеля гена *Co* является используемый в качестве материнской формы сорт Валюта. Отцовские формы Успенское и Белорусское сладкое характеризуются обычным типом кроны и являются рецессивными гомозиготами по гену *Co*.

Статистический анализ результатов амплификации геномной ДНК гибридных семян яблони с праймерами 29f1 и JW11r показал, что в комбинации скрещивания Валюта × Успенское количество колонновидных генотипов составило 48,1 %, а в потомстве от скрещивания Валюта × Белорусское сладкое – 46,8 %. Доля генотипов с обычным габитусом кроны в указанных комбинациях составила 51,9 и 53,2 %. Фактическое расщепление между колонновидными и неколонновидными генотипами соответствует теоретически ожидаемому 1 : 1 ($\chi^2 = 0,076$ и $0,191$, что значительно меньше критического 3,84).

Использованные в гибридизации исходные формы являются гетерозиготами по гену *Rvi6*, что теоретически позволяет получить до 75 % устойчивых семян. Математическая обработка электрофоретических спектров маркера AL07-SCAR показала, что в комбинации скрещивания Валюта × Успенское доля иммунных к парше генотипов составила 77,8 %. При этом 55,6 % семян характеризуются гетерозиготным сочетанием аллелей, а 22,2 % (сеян-

цы № 3-10-9; 3-10-11; 3-10-12; 3-10-16; 3-10-19; 3-10-21; 3-10-26; 3-10-36; 3-10-40; 3-10-44; 3-10-49; 3-10-50) – доминантные гомозиготы по гену *Rvi6*.

В гибридном потомстве семьи Валюта × Белорусское сладкое выделено 68,0 % устойчивых к парше сеянцев, из которых 20,6 (сеянцы № 7-12-3; 7-12-16; 7-12-24; 7-12-2; 7-12-32; 7-12-3; 7-12-39) обладают гомозиготным доминантным, а 79,4 % – гетерозиготным сочетанием аллелей гена *Rvi6*.

Полученные результаты наследования моногенной устойчивости к парше по гену *Rvi6* соответствуют теоретически ожидаемому расщеплению по фенотипу 3 : 1, а соотношение аллельных состояний гена *Rvi6* – теоретическому 1 : 2 : 1. Значения критерия χ^2 для фенотипического проявления признака составили 0,222 для гибридной семьи Валюта × Успенское и 1,306 для комбинации Валюта × Белорусское сладкое при уровне значимости 0,05. При оценке расщепления по генотипу значения критерия χ^2 составили 0,666 и 3,560 соответственно при критическом значении 5,99 для уровня значимости 0,05.

Важным направлением селекции яблони является совмещение в одном генотипе комплекса хозяйственно ценных признаков. Гены *Rvi6* и *Co* локализованы в разных группах сцепления (1 и 10 соответственно) и наследуются независимо друг от друга. Оценка совмещения в генотипе обоих генов на основе молекулярно-генетического анализа позволила идентифицировать генотипы, сочетающие колонновидный габитус кроны с устойчивостью к парше по гену *Rvi6*.

В комбинации скрещивания Валюта × Успенское выделено 40,4 % колонновидных сеянцев с доминантным аллелем гена *Rvi6*. Из них 71,4 % – несут ген *Rvi6* в гетерозиготном состоянии, а 28,6 % (сеянцы № 3-10-9; 3-10-12; 3-10-19; 3-10-26; 3-10-36; 3-10-48) сочетают в своем генотипе колонновидный габитус кроны (ген *Co*) и ген *Rvi6* в доминантном гомозиготном состоянии (*Rvi6Rvi6*).

В комбинации скрещивания Валюта × Белорусское сладкое доля иммунных к парше сеянцев яблони с колонновидным габитусом кроны составила 33,3 % от общего количества генотипов, из которых 88,2 % – с гетерозиготным сочетанием аллелей гена *Rvi6*. В данной комбинации скрещивания сочетание колонновидного габитуса кроны с доминантным гомозиготным состоянием гена *Rvi6* выявлено у сеянцев № 7-12-32 и № 7-12-33.

Таким образом, использование методов молекулярного ДНК-маркирования для анализа наличия в геноме гибридного потомства яблони функциональных аллелей целевых генов позволяет с высокой эффективностью выявлять перспективные генотипы с заданными параметрами признаков.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.


Список литературы

Кичина В.В. Колонновидные яблони. М., 2002.
Пикунова А.В., Седов Е.Н., Серова З.М. Результаты генотипирования 19 сортообразцов яблони селекции ВНИИСПК по микросателлитным локусам. Селекция, генетика и сортовая агротехника плодовых культур. Орёл: ВНИИСПК, 2013.
Савельев Н.И. Генетические особенности селекции яблони. Мичуринск, 1998.

Савельев Н.И., Лыжин А.С., Кудрявцев А.М., Борис К.В., Шамшин И.Н. Использование молекулярных маркеров для идентификации колонновидных генотипов яблони. Докл. Рос. акад. с.-х. наук. 2015;4:8-9.
Савельева Н.Н. Генетические особенности и методические подходы в селекции иммунных к парше и колонновидных сортов яблони. Мичуринск-наукоград ПФ, 2014.
Урбанович О.Ю., Козловская З.А., Заблочкая Е.А., Васеха В.В., Картель Н.А. Использование молекулярных маркеров при создании гибридных сеянцев яблони (*Malus* × *Domestica* Borkh) с комплексом хозяйственно ценных генов. Изв. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. 2010;2:25-31.
Afunian M.R., Goodwin P.H., Hunter D.M. Linkage *Vfa4* in *Malus domestica* and *Malus floribunda* with *V_f* resistance to the apple scab pathogen *Venturia inaequalis*. Plant Pathol. 2004;53:461-467. DOI 10.1111/j.1365-3059.2004.01047.x
Bai T., Zhu Y., Fernandez-Fernandez F., Keulemans J., Brown S., Xu K. Fine genetic mapping of the *Co* locus controlling columnar growth habit in apple. Mol. Genet. Genomics. 2012;287:437-450. DOI 10.1007/s00438-012-0689-5
Baldi P., Wolters P.J., Komjanc M., Viola R., Velasco R., Salvi S. Genetic and physical characterisation of the locus controlling columnar habit in apple (*Malus* × *domestica* Borkh.). Mol. Breeding. 2013;31:429-440. DOI 10.1007/s11032-012-9800-1
Baumgartner I.O., Patocchi A., Frey J.E., Peil A., Kellerhals M. Breeding elite lines of apple carrying pyramided homozygous resistance genes against apple scab and resistance against powdery mildew and fire blight. Plant Mol. Biol. 2015;33:1573-1583. DOI 10.1007/s11105-015-0858-x
Boudichevskaia A., Flachowsky H., Peil A., Fischer C., Dunemann F. Development of multiallelic SCAR marker for the scab resistance gene *Vr1/Vh4/Vx* from R12740-7A apple and its utility for molecular breeding. Tree Genet. Genomes. 2006;2(4):186-195. DOI 10.1007/s11295-006-0043-3
Bus V.G.M., Rikkerink E.H.A., Caffier V., Durel C.-E., Plummer K.M. Revision of the nomenclature of the differential host-pathogen interactions of *Venturia inaequalis* and *Malus*. Annu. Rev. Phytopathol. 2011;49:391-413.
Morimoto T., Banno K. Genetic and physical mapping of *Co*, a gene controlling the columnar trait of apple. Tree Genet. Genomes. 2015; 11:807. DOI 10.1007/s11295-014-0807-0
Moriya S., Iwanami H., Kotoda N., Takahashi S., Yamamoto T., Abe K. Development of a marker-assisted selection system for columnar growth habit in apple breeding. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 2009;78(3):279-287.
Moriya S., Okada K., Haji T., Yamamoto T., Abe K. Fine mapping of *Co*, a gene controlling columnar growth habit located on apple (*Malus* × *domestica* Borkh.) linkage group 10. Plant Breeding. 2012; 131(5):641-647. DOI 10.1111/j.1439-0523.2012.01985.x
Patrascu B., Pamfil D., Sestras R., Botez C., Gaboreanu I., Barbos A., Qin C., Raluca R., Bondrea I., Dirle E. Marker assisted selection for response attack of *Venturia inaequalis* in different apple genotypes. Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. 2006;XXXIV:121-132.
Shupert D., Smith A.P., Janick J., Goldsbrough P.B., Hirst P.M. Segregation of scab resistance in three apple populations: molecular marker and phenotypic analyses. HortScience. 2004;39(6):1183-1184.
Tartarini S., Gianfranceschi L., Sansavini S., Gessler C. Development of reliable PCR markers for the selection of the *V_f* gene conferring scab resistance in apple. Plant Breeding. 1999;118:183-186.
Tian Y.-K., Wang C.-H., Zhang J.-S., James C., Dai H.-Y. Mapping *Co*, a gene controlling the columnar phenotype of apple, with molecular markers. Euphytica. 2005;145:181-188. DOI 10.1007/s10681-005-1163-9
Urbanovich O.Y., Kazlovskaya Z.A. Identification of scab resistance genes in apple trees by molecular markers. Sodininkyste ir Darzininkyste. 2008;27(2):347-357.
Vinatzer B.A., Patocchi A., Gianfranceschi L., Tartarini S., Zhang H.-B., Gessler C., Sansavini S. Apple contains receptor-like genes homologous to the *Cladosporium fulvum* resistance gene family of tomato with a cluster of genes cosegregating with *V_f* apple scab resistance. Mol. Plant Microbe In. 2001;14(4):505-515.
Xu M.L., Korban S.S. Saturation mapping of the apple scab resistance gene *V_f* using AFLP markers. Theor. Appl. Genet. 2000;101:844-851.
Wolters P.J., Schouten H.J., Velasco R., Si-Ammour A., Baldi P. Evidence for regulation of columnar habit in apple by a putative 2OG-Fe(II) oxygenase. New Phytol. 2013;200:993-999. DOI 10.1111/nph.12580



Оценка селекционных линий риса (*Oryza sativa* L.), содержащих ген *Pi-40*, на устойчивость к краснодарской популяции возбудителя пирикулярриоза

И.И. Супрун , В.С. Ковалев, Е.С. Харченко, Е.Г. Савенко

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт риса, Краснодар, пос. Белозерный, Россия

Пирикулярриоз, вызываемый грибным патогеном *Magnaporthe oryzae* В.С. Couch, 2002, представляет одно из наиболее вредоносных заболеваний риса (*Oryza sativa* L.), поэтому создание устойчивых сортов является актуальным направлением в селекции данной культуры. Важным этапом при формировании селекционной программы является оценка эффективности генов устойчивости по отношению к местной популяции возбудителя данного заболевания. В ходе исследования проведена оценка степени устойчивости гибридных форм BC1F3, созданных на основе отечественного сорта Хазар и содержащих ген *Pi-40*, в отношении к краснодарской популяции возбудителя пирикулярриоза. В работе оценивали устойчивость растений, несущих доминантный аллель гена *Pi-40* в гомозиготном состоянии. Для фитопатологического тестирования была использована синтетическая популяция *Magnaporthe oryzae*, состоящая из шести штаммов патогена, отобранных в различных районах рисосеяния на территории Краснодарского края и Ростовской области в сезон с эпифитотийным развитием пирикулярриоза. Оценивали устойчивость к метельчатой форме заболевания. В результате фитопатологического тестирования было выявлено, что отечественные сорта риса Диамант, Кураж и Хазар поражались заболеванием на высоком уровне (индекс развития болезни, ИРБ: 74,4; 57,9 и 83,3 % соответственно). Гибридные растения из популяции BC1F3 Хазар/IR 83260-2-10-5-2-1-B, несущие целевой ген, проявили высокий уровень устойчивости (ИРБ = 7,6 %). Они представляют ценность для селекции устойчивых к пирикулярриозу отечественных сортов риса. Полученные данные подтверждают широкий спектр устойчивости, определяемый геном *Pi-40*, и свидетельствуют о перспективности его использования в селекционных программах при создании сортов, устойчивых к популяции *Magnaporthe oryzae*, распространенной на территории Краснодарского края.

Ключевые слова: рис; селекция на устойчивость к пирикулярриозу; фитопатологическое тестирование; *Magnaporthe oryzae*; ген *Pi-40*; маркер-вспомогательная селекция.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Супрун И.И., Ковалев В.С., Харченко Е.С., Савенко Е.Г. Оценка селекционных линий риса (*Oryza sativa* L.), содержащих ген *Pi-40*, на устойчивость к краснодарской популяции возбудителя пирикулярриоза. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):333-336. DOI 10.18699/VJ16.131

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Suprun I.I., Kovalyev V.S., Kharchenko E.S., Savenko E.G. Assessment of breeding lines of rice (*Oryza sativa* L.) carrying the *Pi-40* gene for resistance to rice blast strains from Krasnodar region. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):333-336. DOI 10.18699/VJ16.131

УДК 633.18.03:632.4

Поступила в редакцию 02.12.2014 г.

Принята к публикации 12.01.2015 г.

© АВТОРЫ, 2016

Assessment of breeding lines of rice (*Oryza sativa* L.) carrying the *Pi-40* gene for resistance to rice blast strains from Krasnodar region

I.I. Suprun , V.S. Kovalyev, E.S. Kharchenko, E.G. Savenko

All Russian Rice Research Institute, Krasnodar, Belozerniy, Russia

Blast caused by fungal pathogen *Magnaporthe oryzae* B.C. Couch, 2002, is one of the most harmful diseases of rice (*Oryza sativa* L.), and so the development of resistant varieties is important in rice breeding. Evaluation of the efficiency of blast resistance genes against local populations of the blast pathogen is an important preliminary stage in the formation of the breeding program. In the course of the study, the level of resistance to blast pathogen was estimated for hybrid lines BC1F3 derived from local rice variety Khazar and containing the *Pi-40* gene. Plants carrying the dominant allele of the *Pi-40* gene in the homozygous state were used in the study. A synthetic population of *Magnaporthe oryzae* consists of six strains selected at different rice-growing regions in the Krasnodar territory and Rostov region in the season with epiphytotic development of blast disease was used for phytopathological evaluation. Resistance to neck and panicle blast was estimated. Phytopathological testing revealed that the disease had high prevalence in domestic rice varieties Diamant, Courage and Khazar (74.4 %, 57.9 % and 83.3 %, respectively). Khazar/IR 83260-2-10-5-2-1-B hybrid plants from population BC1F3 carrying the target gene showed a high level of resistance (7.6 % prevalence). They are valuable for breeding blast resistant varieties. These findings confirmed a wide spectrum of blast resistance of the *Pi-40* gene and promise for use for development of rice cultivars resistant to the population of *Magnaporthe oryzae* common in the Krasnodar territory.

Key words: rice; breeding for blast resistance; phytopathological testing; *Magnaporthe oryzae*; *Pi-40* gene; marker-assisted breeding.

Повышение экономической эффективности и экологической безопасности возделывания сельскохозяйственных культур, в том числе и риса, предполагает улучшение сортимента. Одним из ключевых признаков, по которому ведется селекция сортов, наряду с продуктивностью, является устойчивость к болезням. Возделывание устойчивых сортов позволяет существенно сократить нормы внесения средств защиты растений при сохранении урожайности на стабильном уровне (Система рисоводства..., 2005; Зеленский, 2013).

Для риса (*Oryza sativa* L.) пирикулярриоз, вызываемый грибным патогеном *Magnaporthe oryzae* В.С. Couch 2002, является одним из наиболее вредоносных заболеваний на всей территории его культивирования. В Краснодарском крае в условиях, благоприятных для развития патогена, наблюдается эпифитотийное развитие заболевания, которое приводит к значительному снижению урожайности (Система рисоводства..., 2005; Зеленский, 2013). Так, например, наиболее масштабная за последние 10 лет эпифитотия пирикулярриоза 2013 г. привела к поражению около 85 % посевной площади со средневзвешенным процентом распространенности 16,4–31,2 (Сасова, 2014). Для сравнения, данные показатели в 2012 г. составляли 2,3 %. В расчете на рыночную стоимость риса в 2013 г. потери урожая привели к экономическому ущербу в размере около 1,6–1,7 млрд рублей. В связи с этим создание устойчивых к пирикулярриозу сортов риса является одним из приоритетных направлений отечественной селекции данной культуры.

При создании устойчивых сортов перспективна интродукция в геном восприимчивых сортов генов, определяющих устойчивость к нескольким расам патогена (Deng et al., 2006). Создание генотипов, содержащих несколько генов устойчивости к пирикулярриозу, значительно облегчается с помощью технологии маркер-вспомогательной селекции (Jena et al., 2003; Leach et al., 2007). Данная технология в настоящее время используется во ВНИИ риса для интродукции в геном коммерческих сортов генов *Pi-40*, *Pi-9*, которые обеспечивают устойчивость к широкому спектру рас возбудителя пирикулярриоза (Супрун и др., 2013; Suprun et al., 2014).

Известно, что ген *Pi-40*, интрогрессированный в геном культурного риса *Oryza sativa* ssp. *japonica* от дикого вида *Oryza australensis*, локализован в коротком плече хромосомы 6 (Jeung et al., 2007; Suh et al., 2009). К настоящему времени идентифицировано два SSR-локуса (RM527 и RM 3330), фланкирующих ген *Pi-40* на расстоянии 1,1 и 2,4 сМ соответственно, а также разработан CAPS-маркер, тесно сцепленный с данным геном (Jeung et al., 2007).

Важным этапом создания устойчивых селекционных форм, несущих целевой ген устойчивости, является определение уровня устойчивости, детерминируемой данным геном в отношении к местной популяции патогена. При этом целесообразно проводить как первичный анализ степени устойчивости линий-доноров генов резистентности, так и оценку эффективности данных генов, интрогрессированных в восприимчивые сорта-реципиенты. Это необходимо для получения достоверной информации об эффективности гена, так как наряду с главным геном

устойчивости, который вносит основной вклад в признак устойчивости, сорт-донор может нести минорные локусы, оказывающие влияние на формирование признака.

Ранее нами с применением маркер-вспомогательного отбора на основе отечественного сорта Хазар, восприимчивого к пирикулярриозу, были созданы гибридные формы, несущие ген *Pi-40*. Цель работы – оценка степени устойчивости гибридных форм BC1F3, созданных на основе сорта Хазар и содержащих ген *Pi-40*, в отношении к краснодарской популяции возбудителя пирикулярриоза *Magnaporthe oryzae*.

Материалы и методы

Оценивали устойчивость растений гибридной популяции BC1F3, полученной от скрещивания сорта Хазар с линией IR 83260-2-10-5-2-1-B, содержащей ген *Pi-40*. Исследовали растения, несущие доминантный аллель гена *Pi-40* в гомозиготном состоянии. В качестве восприимчивых сортов-стандартов использовали отечественные сорта риса Хазар, Кураж, Диамант.

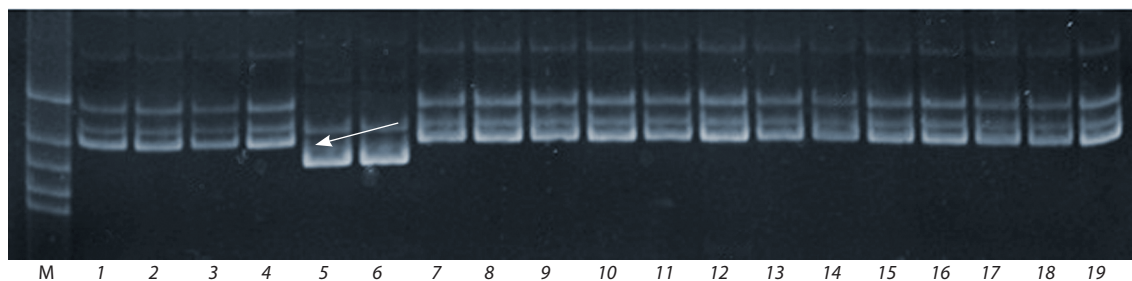
Для отбора гибридных растений, несущих доминантный аллель гена *Pi-40*, проводили анализ ДНК с SSR-маркерами RM527 и RM3330 (Jeung et al., 2007). Электрофорез продуктов ПЦР вели в 8 % полиакриламидном геле при напряжении 200 В в течение 2,5 ч. Гелевые пластины окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете.

Для заражения была использована синтетическая популяция возбудителя пирикулярриоза. При изоляции гриба в чистую культуру применены методы прямого выделения гриба на питательную среду, а также из поражений с предварительным помещением во влажную камеру. Морфолого-культуральные характеристики штаммов описывали в соответствии с общепринятыми методиками (Коваленко и др., 1988).

Для инокуляции использовали споры материал, полученный из отобранных штаммов, выращенных на морковно-сахарозной агаризованной среде, и свежий (14-дневный) инокулюм патогена. Инокуляцию тестируемых линий проводили в фазы «кущение» и «выметывание–цветение» суспензией с титром конидий 30–40 спор в поле зрения микроскопа (увеличение 120×) с добавлением ПАВ Твин-80. Растения выращивали на вегетационной площадке в сосудах. Поражаемость растений оценивали через 20 дней после инокуляции по десятибалльной шкале, разработанной Международным институтом риса, на основании которой подсчитывали общий индекс развития болезни в процентах (ИРБ) (Коваленко и др., 1988).

Результаты и обсуждение

Популяция BC1F3 (Хазар/IR 83260-2-10-5-2-1-B) была отобрана из потомства растений BC1F2, несущих доминантный аллель гена *Pi-40* в гомозиготном состоянии (Супрун и др., 2013). Однако для дополнительного контроля наличия данного гена в геноме гибридных растений популяция BC1F3 была проанализирована с помощью SSR-маркеров RM527 и RM3330, фланкирующих данный ген. Результаты анализа растений популяции BC1F3 с SSR-маркером RM527 представлены на рисунке. Результаты электрофоретического разделения продуктов ПЦР ампли-



Результаты анализа гибридных растений популяции ВС1F3 (Хазар/IR 83260-2-10-5-2-1-B) с маркером RM527.

М – маркер молекулярной массы ДНК (pBR322/BsuR I); 1–4 – линии-доноры гена *Pi-40*: 1 – IR 83260-2-10-5-2-1-B; 2 – IR 83260-1-1-1-5-B; 3 – IR 83260-1-1-7-2-1-4-B; 4 – IR 83243-2-10-24-4-B; 5 – сорт Хазар; 6 – сорт Северный; 7–19 – гибридные растения.

Устойчивость образцов к пирикулярриозу на искусственном инфекционном фоне в условиях вегетационного опыта

Образец	Балл поражения	ИРБ (%)	Степень устойчивости
Хазар (<i>Pi-40+</i>)	2,1,0,1,0,0,0,1,1,0,2,0,0,1,0,0	7,6	устойчив
Диамант	8,6,4,7,5,4,9,6,9,8,6,8,7	74,4	неустойчив
Кураж	5,8,6,6,9,8,4,5,3,3,3,3,5,5	57,9	неустойчив
Хазар*	9,9,9,5,8,9,9,1,9,7	83,3	неустойчив

* (Супрун и др., 2013).

фикации показали, что в геноме гибридных растений амплифицируется продукт длиной около 235 п. н. (рисунок, стрелка), что свидетельствует о наличии доминантного аллеля гена *Pi-40* у экспериментальных растений в гомозиготном состоянии. Размер ПЦР-продукта рецессивного аллеля около 215 п. н. (рисунок, образцы 5, 6).

Для фитопатологической оценки гибридных образцов ВС1F3, несущих доминантный аллель гена *Pi-40* в гомозиготном состоянии и восприимчивых к пирикулярриозу отечественных сортов риса, использовали синтетическую популяцию патогена, представляющую смесь из шести штаммов возбудителя заболевания. Штаммы были выделены в чистую культуру из посевов пяти различных сортов риса в районах Краснодарского края (Темрюкский, Красноармейский, Абинский, Крымский, Краснодар), а также в Ростовской области и различались по своим морфолого-культуральным характеристикам. На территории Краснодарского края штаммы были выделены в 2013 г. во время эпифитотийного развития пирикулярриоза в регионе.

Оценка устойчивости образцов к пирикулярриозу, выполненная на основе анализа проявления метельчатой формы заболевания, показала наличие поражений у восприимчивых сортов-стандартов при отсутствии симптомов у гибридных образцов, несущих ген *Pi-40* (таблица).

Анализ достоверности межгрупповых различий в парах групп образцов 1/2, 1/3 и 1/4 выполнили на основе расчета *t*-критерия Стьюдента. Значения *t*-критерия – 13,05, 8,66 и 10,05 соответственно при $p \leq 0,01$ подтверждают достоверность различий в степени устойчивости между группами образцов 1/2, 1/3 и 1/4, что позволяет сделать заключение о более высоком уровне устойчивости к пирикулярриозу образцов с геном *Pi-40*.

Очевидно, что наибольшую степень устойчивости проявили гибридные растения, несущие ген широкого спектра *Pi-40*. При этом варьирование балла поражения у индивидуальных растений от 0 до 2 свидетельствует о высоком уровне устойчивости, детерминированной геном *Pi-40*. В работе Jeung с коллегами (2007), в которой было выполнено картирование данного гена, также проводили сравнительный анализ степени устойчивости, формируемой этим геном. По результатам оценки листовой формы пирикулярриоза, линия риса с геном *Pi-40* проявила наибольшую степень устойчивости в сравнении с моногенными линиями, несущими гены устойчивости *Pib*, *Piz-5*, *Piz-t*, *Piz*, *Pi9*, *Pi3*, *Pi5*, *Pi1*, *Pik-s*, *Pik-p*, *Pita* и *Pita2*. Балл поражения для линии с геном *Pi-40* варьировал в пределах 0–1 по шестибальной шкале оценки степени поражения, использованной авторами. Наличие гена *Pi-40* при этом определило устойчивость более высокого уровня в сравнении с другим геном, *Pi-9*, детерминирующим резистентность к широкому спектру рас патогена. У моногенной линии, несущей ген *Pi-9*, был выявлен балл поражения «5» штаммом *Magnaporthe oryzae*, который не поражал линию с геном *Pi-40* (0 баллов) (Jeung et al., 2007). Следует отметить, что в исследовании, выполненном коллективом китайских ученых, моногенная линия IRBL9-W, несущая ген *Pi-9*, проявила устойчивость к 45 моноспоровым изолятам возбудителя пирикулярриоза различного эколого-географического происхождения, в то время как линия с геном *Pi-2*, который также относится к генам широкого спектра устойчивости, была восприимчива к 16 из них (Jun W et al., 2015).

Полученные нами данные дополняют научную информацию о спектре устойчивости, детерминированной геном

Pi-40. Кроме того, результаты работы свидетельствуют о высоком уровне устойчивости к метельчатой форме заболевания, формируемой данным геном, наряду с устойчивостью к листовой форме пирикулярриоза.

При сравнении степени устойчивости к популяции возбудителя пирикулярриоза Краснодарского края, определяемой геном *Pi-40* и другим геном устойчивости, *Pi-b*, можно сделать вывод о том, что ген *Pi-40* определяет значительно более высокий уровень устойчивости. Так, у сорта Партнер, несущего ген *Pi-b*, при оценке в ГСИ в 2014 г. была выявлена величина показателя ИРБ на уровне 25 %. Очевидно, что селекционные образцы с геном *Pi-40*, изученные нами в ходе выполнения исследований, обладают значительно более высоким уровнем устойчивости (ИРБ 7,6 %).

Результаты нашего исследования подтверждают перспективность использования данного гена в селекционных программах по созданию образцов с устойчивостью к пирикулярриозу риса. Линии, созданные на генетической основе сорта Хазар и несущие ген *Pi-40*, представляют собой ценный селекционный материал, который в настоящее время используется в качестве родительских форм для проведения гибридизации с другими сортами нового поколения селекции ВНИИ риса. Это позволит получить широкий спектр ценных селекционных форм для создания сортов риса, обладающих длительной устойчивостью к пирикулярриозу и комплексом ценных агробиологических характеристик, соответствующих агроклиматическим условиям Краснодарского края.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ и администрации Краснодарского края (проект № 13-04-96598 р_юг_а).

Авторы выражают признательность доктору К.К. Джена (Международный научно-исследовательский институт риса, Лос-Банос, Филиппины/International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines) за содействие в получении семенного материала линий риса – доноров гена широкого спектра устойчивости *Pi-40*.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Зеленский Г.Л. Борьба с пирикулярриозом риса путем создания устойчивых сортов. Краснодар: КубГАУ, 2013.
- Коваленко Е.Д., Горбунова Ю.В., Ковалева А.А. Методические указания по оценке устойчивости сортов риса к возбудителю пирикулярриоза. М.: ВНИИФ ВАСХНИЛ, 1988.
- Сасова Н.А. Пирикулярриоз – угроза урожаю риса! Защита и карантин растений. 2014;6:48-49.
- Система рисоводства Краснодарского края: Рекомендации. Под общ. ред. Е.М. Харитоновой. Краснодар: ВНИИ риса, 2005.
- Супрун И.И., Ковалев В.С., Шиловский В.Н. Создание селекционных форм риса, несущих ген широкого спектра устойчивости к пирикулярриозу *Pi-40*, с использованием методов ДНК-маркирования. Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2013;86:511-521.
- Deng Y., Zhu X., Shen Y., He Z. Genetic characterization and fine mapping of the blast resistance locus Pigm(t) tightly linked to Pi2 and Pi9 in a broad-spectrum resistant Chinese variety. Theor. Appl. Genet. 2006;113:705-713. DOI 10.1007/s00122-006-0338-7
- Jena K.K., Moon H.P., Mackill D.J. Marker assisted selection-a new paradigm in plant breeding. Korean J. Breed. Sci. 2003;35:133-140.
- Jeung J.U., Kim B.R., Cho Y.C., Han S.S., Moon H.P., Lee Y.T., Jena K.K. A novel gene, *Pi-40(t)*, linked to the DNA markers derived from NBS-LRR motifs confers broad spectrum of blast resistance in rice. Theor. Appl. Genet. 2007;115:1163-1177. DOI 10.1007/s00122-007-0642-x
- Jun W., Yanjun K., Jiandong B., Li Y., Tang M., Zhu X., Ponaya A., Xiao G., Li J., Li C., Song M.-Y., Cumagun C.J., Deng Q., Lu G., Jeon J.-S., Naqvi N.I., Zhou B. Comparative genomics identifies the Magnaporthe oryzae avirulence effector AvrPi9 that triggers Pi9-mediated blast resistance in rice. New Phytologist. 2015. DOI 10.1111/nph.13310
- Leach J.E., Davidson R., Liu B., Manosalva P., Mauleon R., Carrillo G., Bruce M., Stephens J., Diaz M.G., Nelson R., Vera Cruz C., Leung H. Understanding broad-spectrum durable resistance in rice. Rice Genet. Eds D.S. Brar, D.J. Mackill, B. Hardy. IRRI, World Science Press, 2007.
- Suh J.P., Roh J.H., Cho Y.C., Han S.S., Kim Y.G., Jena K.K. The *Pi40* gene for durable resistance to rice blast and molecular analysis of *Pi40*-advanced backcross breeding lines. Phytopathology. 2009;99(3):243-250. DOI 10.1094/PHYTO-99-3-0243
- Супрун И., Ковалев В., Шиловский В., Мухина З. Marker assisted breeding for rice blast resistance in south region of Russian. Proc. of the 4th Intern. Rice Congr. Bangkok. Thailand. 27 Oct.–1 Nov. 2014.



Признаки с отрицательными эффектами и их значение для селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)

С.Б. Лепехов

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства», Барнаул, Россия

Наличие у селекционных образцов признаков с отрицательными эффектами для урожайности вынуждает селекционеров браковать эти образцы в поле. В связи с этим возникает риск утраты ценных генотипов. В статье делается предположение, что такой признак может выступать в качестве индикатора высокой адаптивности сорта, если, несмотря на его наличие, данный сорт обладает высокой урожайностью. Цель исследования – оценка возможности применения гипотезы гетерозиса В.А. Струнникова в селекции мягкой пшеницы. Эксперимент проведен в 2010–2012 гг. на опытном поле ФГБНУ Алтайский НИИСХ. Объектом исследования была коллекция, состоящая из 75 сортов и линий яровой мягкой пшеницы различного происхождения и групп спелости. Образцы оценивали по урожайности и 8 признакам, сопряженным с урожайностью. В качестве оценки разных способов подбора пар для скрещивания проведен ретроспективный анализ урожайности гибридных популяций F_2 – F_4 в 2010–2014 гг. Установлено, что скрещивания двух высокоурожайных сортов и высокоурожайных сортов, обладающих признаком с отрицательным эффектом, с донором этого признака ведут к возникновению высокоурожайных гибридных популяций. В последнем случае чаще формируются высокоурожайные популяции, которые селекционер реже забраковывает к 4-му поколению.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница; отрицательный эффект признака; гибридная популяция; селекция; гибридизация; урожайность; засухоустойчивость.

Traits with negative effects and their benefits for soft wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding

S.B. Lepekhov

Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, Russia

The presence of traits with negative effects for yield in breeding samples has forced breeders to reject them in the field. As a result, the risk of loss of valuable genotypes has appeared. In this article, it has been proposed that traits as these can serve as indicators of high adaptiveness of a variety if, in spite of their presence, the cultivar has high yield. The aim of the research was to assess the applicability of V.A. Strunnikov's hybrid vigour hypothesis in soft wheat breeding. The experiment was conducted in 2010–2012 on the experimental field of FSSI Altai RIA. The object of research was a collection of 75 varieties and lines of bread soft wheat of different origin and groups of ripeness. Cultivars were evaluated for yield and eight more traits associated with yield. A retrospective analysis of yield from F_2 – F_4 hybrid populations in 2010–2014 has been conducted for assessment of different methods of selecting parent pairs for crossing. It has been established that crossing two high-yield varieties and high-yield varieties that have a trait with a negative effect to the donor of this trait leads to high-yield hybrid populations. In the latter case, high-yield hybrid populations that are less likely to be rejected by the 4th generation occur at higher rates.

Key words: spring soft wheat; negative effect of a trait; hybrid population; plant breeding; hybridization; yield; drought resistance.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лепехов С.Б. Признаки с отрицательными эффектами и их значение для селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):337-343. DOI 10.18699/VJ16.114

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Lepekhov S.B. Traits with negative effects and their benefits for soft wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):337-343. DOI 10.18699/VJ16.114

УДК 633.111.1:631.559

Поступила в редакцию 07.08.2015 г.

Принята к публикации 14.09.2015 г.

© АВТОР, 2016



e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

В современной селекции растений значительное внимание уделяется положительным характеристикам сорта, таким как устойчивость к болезням и полеганию, жаро- и засухоустойчивость, высокие значения количественных признаков урожайности и качества зерна. Наш поиск в коллекции исходного материала сортов и линий яровой мягкой пшеницы направлен на выявление доноров и источников для улучшения различных признаков, в конечном счете – урожайности. На наш взгляд, высокоурожайные сорта с признаками, обладающими отрицательным эффектом, т. е. с признаками, ведущими к снижению урожайности в конкретных условиях среды, заслуживают большего внимания со стороны селекционеров, так как они могут обладать генами высокой адаптивности.

В.А. Струнников (1983) выдвинул гипотезу гетерозиса, согласно которой при наличии рецессивной полуплетальной мутации в гомозиготном состоянии могут выживать лишь те организмы, которые обладают компенсационным комплексом генов, погашающим ее летальное действие. Если выживших особей скрестить с особями, не несущими полуплетальную мутацию, то полуплетальность перейдет в гетерозиготное состояние и перестанет оказывать вредное влияние, а избыточное количество благоприятных генов, теперь не уравновешенных полуплетальностью, приведет к гетерозису. Существует достаточное количество работ по селекции пшеницы, в которых исследователи, возможно, сталкивались с наличием компенсационного комплекса генов.

В.А. Зыкин с сотрудниками обнаружили генотипы растений, которые в начале развития заболевания бурой ржавчиной были поражены на 40–50 %, а в фазе молочной спелости – полностью, но по урожайности они либо были на уровне соответствующих групп спелости, либо превышали средние значения (Зыкин и др., 2004).

В исследовании Ю.Б. Коновалова с коллегами было замечено, что в условиях резко выраженной почвенно-воздушной засухи некоторые сорта интенсивного типа сформировали больший урожай зерна по сравнению с засухоустойчивыми. Этот факт авторы попытались объяснить лучшим обеспечением питания репродуктивных органов вследствие более мощной корневой системы и ее повышенной активностью (Коновалов и др., 1986). В опыте с засушливом отмечено, что в ряде случаев у заведомо неустойчивых к засухе местных сортов урожай зерна выше, чем у засухоустойчивых (Моткалюк, 1973).

В.И. Кандауров и В.К. Мовчан удаляли листья после завязывания зерновок. В варианте только с одним функционировавшим верхним листом не у всех сортов происходило уменьшение продуктивности колосьев. Было сделано предположение, что у отдельных сортов работу удаленных листьев компенсирует верхний стеблевой лист (Кандауров, Мовчан, 1970).

В опыте В.И. Зинченко, Л.В. Семеновой не все сорта, выделенные по признакам продуктивности, показали высокую водоудерживающую способность листьев. Исследователи допустили, что у этих сортов устойчивости к засухе обеспечивается за счет других признаков и свойств (Зинченко, Семенова, 1988).

П.Н. Мальчиков, анализируя родословную сорта Безенчукская 182, отмечает, что одна родительская фор-

ма (Харьковская 46) характеризовалась значительной долей боковых побегов с момента начала их роста и до колошения, что не является оптимальным для Среднего Поволжья. Тем не менее сорт Харьковская 46, имея тип ростовых процессов, влияющих негативно на продуктивность главных побегов, не уступает по величине этого показателя второму родителю, сорту Безенчукская 105. Это можно объяснить, предположив наличие у сорта Харьковская 46 компенсирующего комплекса генов (Мальчиков, 2009).

Как видно из приведенных примеров, существуют высокоурожайные сорта с признаками, понижающими их адаптивные свойства. Поиск таких образцов представляется практически важной задачей, потому что они обладают генами, способными компенсировать падение урожайности из-за недостаточной устойчивости к абиотическим факторам. Исправление недостатков возможно посредством селекции. Например, АС 13, устойчивый к полеганию аналог Саратовской 29, в исключительно благоприятном по увлажнению году превзошел по урожайности этот сорт, а при орошении занял первое место по урожаю зерна (Крупнов, 1981).

Селекция пшеницы на высокую урожайность иногда закрепляла в генотипах признаки, оказывающие отрицательный эффект на зерновую продуктивность в отдельных условиях среды. При этом формы, неспособные компенсировать снижение урожайности из-за наличия таких признаков, выбраковывали. Мы предполагаем, что в некоторых случаях признаки с отрицательным эффектом способны ускорить адаптивную селекцию.

Во всех засушливых регионах России в ходе длительного искусственного отбора сформировались высокостебельные биотипы пшеницы, а у современных сортов высота растений остается такой же, как у стародавних местных сортообразцов (Вьюшков, 2004; Крупнов, 2011; Ведров, Халипский, 2012). Сорта, несущие *Rht*-гены, в благоприятные по увлажнению и азотному питанию годы способны сформировать более высокий урожай и оказываются более устойчивыми к полеганию. Однако в засушливых условиях они не могут конкурировать с высокорослыми сортами, которые лучше адаптированы к неблагоприятным климатическим условиям (Laing, Fischer, 1977; Fischer, Maurer, 1978; Nizam Uddin, Marshall, 1989; Mathews et al., 2006). Имеются исследования, в которых показано, что в засушливых условиях отрицательная корреляция высоты растений и урожайности уже не является столь жесткой. Например, при ГТК = 0,23, 0,41 и 1,3 ед., урожайность мягкой и твердой пшеницы возрастала по мере уменьшения высоты стебля (Тимошенкова, Самуилов, 2011). В другом опыте некоторые высокоурожайные образцы были более низкорослыми, чем Саратовская 29 (Ведров, Халипский, 2012).

В.А. Крупнов (2011) считает, что высокий потенциал продуктивности, снижение высоты растений, толерантность к засухе и жаре возможно сочетать в одном генотипе пшеницы для Поволжья.

При создании сорта твердой пшеницы Памяти Чеховича (Самарский НИИСХ) проведено целенаправленное снижение высоты растений (Мальчиков, 2009). В моделях сортов яровой мягкой пшеницы для засушливых регионов

предложено уменьшить высоту растений на 10–25 см (Кумаков, 1985; Кандауров, Распопова, 1986), в том числе за счет гена редукции высоты растений *Rht Anh* (Мальчиков и др., 2012).

Приведем пример, иллюстрирующий возрастание площади листьев у сортов в ходе селекции на урожайность в засушливых условиях. Изменение площади листовой поверхности в соответствии с условиями произрастания имеет важное приспособительное значение, позволяя сохранять контроль над использованием влаги (Blum, 1996). Поэтому генотипы, адаптированные к засушливым условиям, характеризуются мелкими листьями (Ricciardi et al., 1990; Cedola et al., 1994). Тем не менее ни саратовские (Кумаков и др., 1980), ни казахстанские селекционеры (Мовчан, Кандауров, 1970) никогда не вели отбор на ксероморфность растений пшеницы, на признаки, способствующие экономному расходованию влаги. Селекцию вели на повышение продуктивности при ограниченных ресурсах влаги, на более рациональное ее использование, в том числе за счет развития мощной корневой системы. В процессе длительной селекции в условиях южной лесостепи Западной Сибири ярко прослеживается тенденция увеличения площади листьев (Козлова и др., 2012). В засушливых условиях Алтайского края генотипическая корреляция площади двух верхних листьев и массы зерна главного колоса мягкой пшеницы стабильно находится на уровне средней корреляционной зависимости (Лепехов, Коробейников, 2012).

Создание сортов с некоторыми чертами интенсификации в засушливых условиях было бы невозможно без целенаправленного отбора на поддержание у них физиологической засухоустойчивости на уровне таковой у имеющихся сортов. И все же потенциально более продуктивные сорта характеризуются низкой полевой засухоустойчивостью (Кожушко и др., 1986).

Весьма показательными являются результаты опытов по изучению эффективности глазомерной оценки образцов в поле. Некоторые высокоурожайные линии пшеницы оказывались неотобранными (Маргенов, Крупнов, 1983). В селекционном питомнике второго года 20 % линий ячменя с высокой урожайностью на практике остаются в поле, поскольку от них отказались в результате визуальной оценки или по ряду других причин (полегание, поражение болезнями, невыравненность) (Михельман, Кадиков, 2010). На современном этапе при подборе родительских компонентов и создании исходного материала для селекции коммерческих сортов за основу берутся базовые генотипы, несущие коадаптированный блок генов. Для исправления у них нежелательных признаков методами беккроссов, парных скрещиваний вводятся соответствующие гены (Мальчиков, 2009).

Стремление селекционера отбирать формы с желаемыми признаками и одновременно высокой урожайностью не всегда приводит к отбору самых ценных генотипов в популяции. При наличии двух сортов с одинаково высокой урожайностью (разумеется, с равной продолжительностью и структурой вегетационного периода), отличающихся по устойчивости к полеганию, предпочтение в плане селекционного улучшения должно быть отдано полегшему сорту. Селекционеры, выбравшие

высокоурожайные сортообразцы с признаком, имеющим отрицательный эффект, могут быть уверены, что отобрали генотипы с лучшими генами.

Цель нашего исследования – оценка возможности применения гипотезы гетерозиса В.А. Струнникова в селекции мягкой пшеницы. В задачи входили: (1) поиск сортообразцов, сочетающих признаки с отрицательным эффектом и высокой урожайностью, и (2) проверка эффективности подбора пар для скрещивания, основанного на включении в гибридизацию сортов с такими признаками.

Материалы и методы

Исследовали коллекцию из 75 сортов и линий яровой мягкой пшеницы. Полевые эксперименты проведены на опытном поле ФГБНУ Алтайский НИИСХ в период с 2010 по 2012 гг. Посев осуществляли сеялкой ССФК-7 во второй декаде мая по двум предшественникам: чистый пар и зерновые (вторая культура после пара, предшественник – пшеница). Норма высева – 5 млн всхожих зерен на гектар. Площадь делянки – 2 м², повторность трехкратная. Коллекцию убирали селекционным комбайном Сампо 130 в фазу полной спелости растений. Изучение устойчивости к листостебельным болезням и жаростойкости, а также фенологические наблюдения проводили в соответствии с методикой ВИР (Изучение мировой коллекции ..., 1984). Высота растений, уборочный индекс ($K_{хоз}$), число стерильных колосков определены в ходе лабораторного анализа структуры урожая по 30 растениям на 1 сортообразец. Крупность и выполненность зерна оценены глазомерно по пятибалльной шкале.

В качестве проверки эффективности подбора пар для скрещивания проведен ретроспективный анализ пятилетних данных (годы скрещиваний – 2008–2012, годы посева в питомнике гибридных популяций – 2010–2014). Перспективность парных скрещиваний оценивали с помощью евклидова расстояния рассматриваемых признаков в изложении Смиряева с коллегами (1999). Мерой эффективности подбора пар служил коэффициент корреляции между евклидовым расстоянием родительских форм и урожайностью гибридов F_2 , F_3 , F_4 . Помимо этого, урожайность гибридных популяций от парных скрещиваний сравнивали с таковой у остальных гибридных популяций по принципам «лучшее с лучшим», «сорт с признаком, обладающим отрицательным эффектом, × донор этого признака».

Погодные условия 2010 и 2014 гг. можно охарактеризовать как засушливые в первой половине вегетации и влажные – во второй. В 2011 году условия вегетационного периода оказались засушливыми в средней степени. В 2012 г. наблюдали нарастающую к цветению почвенную засуху при экстремально высоких температурах воздуха в начале вегетации. В 2013 г. зафиксированы слабая засуха до колошения и обильные осадки во второй половине вегетации.

Результаты

Наибольший интерес вызывают признаки растений, которые статистически значимо сопряжены с урожайностью и являются маркерами адаптации в определенных средах. К ним относятся устойчивость к полеганию и листосте-

бельным болезням в 2010 г.; высота растений в варианте по зерновому предшественнику во все годы и по пару в острозасушливом 2012 г.; крупность и выполненность зерна во все годы, характеризующие качество налива; уборочный индекс ($K_{\text{хоз}}$); число стерильных колосков; жаростойкость по степени засыхания листьев в 2012 г. В годы, когда урожайность сортов коррелировала с длительностью периода «всходы – колошение», выделяли самые продуктивные образцы по сравнению с группой с более оптимальным ритмом развития.

По устойчивости к мучнистой росе и септориозу по аналогии с опытом Зыкина и др. (2004) сорта делили на 4 группы: (1) высокоурожайные и устойчивые, (2) высокоурожайные и восприимчивые, (3) низкоурожайные и устойчивые, (4) низкоурожайные и восприимчивые. Очевидно, что первая группа представляет интерес в качестве доноров, а вторая содержит искомые сорта с компенсационным комплексом генов. Аналогичное деление производили по всем вышеперечисленным признакам. Образцы из 3-й и 4-й групп в данной работе не рассматриваются. Сравнение признаков сортов вели со среднегрупповым значением признаков соответствующей группы спелости. Сорта, формировавшие значимо низкую урожайность в засушливых средах, исключали из дальнейшего анализа. Такой жесткий отбор является следствием высокой частоты возникновения засухи в степных районах Алтайского края, благоприятные же годы редки. По устойчивости к листовостебельным болезням к первой группе отнесены: Тулеевская, Лютеценс 622, Лютеценс 697, Лютеценс 827/01-42, Лютеценс 1545 и Омская 28. Вторая группа (высокоурожайный и восприимчивый) включала Лютеценс 453/2.

По признаку «устойчивость к полеганию» в первую группу вошли Тулеевская, Лютеценс 622, Лютеценс 827/01-42, Эритроспермум 78, Омская 28 и Карабалыкская 98. Ко второй группе отнесены Лютеценс 453/2, Лютеценс 697, Лютеценс 899, Омская 36, Светланка и Дуэт.

В годы исследования высота растений в условиях засухи была значимо сопряжена с урожайностью ($r = 0,34 - 0,72$). Группу высокорослых (средняя высота растений 61–67 см) урожайных сортов составили Лютеценс 453/2, Целинная 3/с, Лютеценс 36/с, Лютеценс 622, Лютеценс 899, Светланка, Алтайская 105, Омская 28. Во вторую группу вошли Тулеевская и Эритроспермум 78 (53–54 см).

Уборочный индекс ($K_{\text{хоз}}$) в самом засушливом 2012 г. в средней степени коррелировал с урожайностью ($r = 0,51$ – пар; $0,53$ – пшеница). Саратовская 70, Саратовская 72, Светланка, Дуэт, Байтерек сочетали высокие $K_{\text{хоз}}$ (39,3–40,6 %) и урожайность. Не обнаружено ни одного сортообразца с низким значением уборочного индекса и высокой урожайностью.

К группе сортов с крупным и выполненным зерном (средний балл 3,8) отнесены Лютеценс 453/2, Лютеценс 697, Лютеценс 899, Алтайская 105 и Карабалыкская 98. Единственным высокоурожайным сортом в опыте с низким качеством налива (средний балл 3,3) была Тулеевская.

К сортам, сочетающим высокую жаростойкость (не ниже 6,9 баллов) и урожайность, принадлежали Сара-

товская 70, Саратовская 71, Саратовская 72, Саратовская 73, Лютеценс 43/с, Фаворит, Воевода, Омская 28 и Голубковская. В то же время не выявлено ни одного сортообразца с низкой жаростойкостью ($< 6,3$ баллов) и высокой урожайностью.

Количество стерильных колосков в колосе при засухе характеризует засухоустойчивость сорта, так как этот признак значимо сопряжен с урожайностью ($r = -0,34$ – пар; $-0,43$ – пшеница). К числу высокоурожайных сортов с низким количеством стерильных колосков в колосе (2,0–3,1 шт.) принадлежат Саратовская 68, Саратовская 70, Саратовская 72, Лютеценс 43/с, Дуэт, Фаворит, Воевода и Омская 28. Единственной линией, обладающей высокой зерновой продуктивностью и значительным числом стерильных колосков в колосе (4,2 шт.), являлась Лютеценс 697.

При засухе в первой половине вегетации урожайность положительно коррелирует с длиной периода «всходы – колошение» (пар, 2010 г., $r = 0,72$) и отрицательно – при засухе в середине лета (пшеница, 2012 г., $r = -0,40$). Наибольший интерес представляют генотипы, не обладающие оптимальным для этих условий ритмом развития, но характеризующиеся высокой урожайностью по сравнению с группой с более продолжительным (на 1–3 дня) в 2010 г. и менее продолжительным в 2012 г. периодом «всходы – колошение». К таковым следует отнести Тулеевскую, Дуэт, Эритроспермум 78 и Воеводу – в 2010 г.; Лютеценс 36/с, Лютеценс 697 и Лютеценс 43/с – в 2012 г. Устойчивость этих сортов к засухе связана не с ее биологическим избеганием, а с другими причинами.

Наличие одновременно высокой урожайности в совокупности с признаком, обладающим отрицательным эффектом, является редким явлением у мягкой пшеницы. Нами обнаружено лишь 11 таких генотипов из 75 при рассмотрении 8 признаков. Снижение степени проявления признака, положительно связанного с адаптацией, можно наблюдать лишь у тех высокоурожайных сортов, которые каким-то образом способны компенсировать это падение.

В табл. 1 представлена оценка евклидова расстояния (E) самых перспективных сортов для гибридизации. Предполагается, что чем больше различия признаков у двух родительских форм, тем менее сходен их аллельный состав, а гибрид F_1 , полученный от скрещивания таких сортов, имеет более высокую долю гетерозиготных локусов, что и отражается в увеличении оценки E, при этом шансы обнаружения трансгрессивных рекомбинантов увеличиваются. Следует обратить внимание на то, что анализу подвергали маркерные признаки адаптации, описанные выше, но не количественные признаки продуктивности. Величина евклидова расстояния варьировала от 0 до 6,13 (Лютеценс 453/2 \times Лютеценс 827/01-42).

В ходе проведения ретроспективного анализа возник ряд трудностей. Главная из них заключается в рассмотрении реального селекционного процесса, при котором практикуется бесповторный опыт, поэтому расчет доверительных интервалов осуществлялся исходя из варьирования урожайности стандартного сорта Алтайская 100, посеянного через каждые 30 номеров. Другая трудность связана со слабой корреляцией урожайности гибри-

Таблица 1. Евклидово расстояние между родительскими формами в пространстве 8 признаков

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2	5,87											
3	2,84	4,52										
4	3,50	4,18	3,32									
5	4,34	4,92	4,25	2,14								
6	4,73	3,57	3,95	1,75	3,22							
7	5,36	4,26	5,71	4,48	4,84	4,63						
8	4,67	4,80	4,78	4,34	3,60	5,09	3,03					
9	6,13	2,80	5,67	4,48	4,62	4,18	2,10	3,35				
10	6,09	2,32	4,88	3,82	4,28	2,80	3,71	4,35	2,33			
11	4,79	4,70	5,54	4,63	4,49	4,98	2,24	2,59	2,97	4,28		
12	5,60	4,72	5,83	4,65	5,42	4,36	1,85	4,21	3,05	3,64	3,18	
13	5,42	4,75	6,03	4,67	4,42	4,86	2,06	2,81	2,63	4,01	0,95	2,97

1 – Лютеценс 453/2; 2 – Тулеевская; 3 – Целинная 3/с; 4 – Саратовская 70; 5 – Саратовская 71; 6 – Саратовская 72; 7 – Лютеценс 622; 8 – Лютеценс 697; 9 – Лютеценс 827/01-42; 10 – Эритроспермум 78; 11 – Алтайская 105; 12 – Омская 28; 13 – Карабалыкская 98.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции евклидова расстояния с урожайностью в ранних поколениях гибридов и средняя урожайность гибридных популяций F_2 – F_4 , объединенных на основе разных принципов подбора родительских пар

Поклоение, год посева	r (E; урожайность)	Обычные ГП, г/м ²	Лучшее с лучшим, г/м ²	Сорт с признаком, имеющим отрицательный эффект, × донор, г/м ²
F_2 , 2010	0,09	285 ± 13 (5)	301 ± 12 (6)	– (0)
F_3 , 2011	–0,25	242 ± 16 (2)	273 ± 11 (4)	– (0)
F_4 , 2012	–0,27	138 ± 25 (2)	152 ± 17 (4)	– (0)
F_2 , 2011	–0,09	273 ± 7 (11)	294 ± 6 (13)	305 ± 13 (3)
F_3 , 2012	–0,05	149 ± 12 (8)	139 ± 10 (13)	134 ± 20 (3)
F_4 , 2013	0,54	236 ± 14 (6)	273 ± 12 (9)	281 ± 20 (3)
F_2 , 2012	0,37	124 ± 9 (16)	150 ± 25 (2)	141 ± 25 (2)
F_3 , 2013	–0,45	296 ± 9 (16)	330 ± 25 (2)	339 ± 25 (2)
F_4 , 2014	–0,54	304 ± 10 (14)	327 ± 26 (2)	342 ± 26 (2)
F_2 , 2013	0,92**	357 ± 10 (12)	341 ± 20 (3)	393 ± 20 (3)
F_3 , 2014	0,01	223 ± 16 (5)	224 ± 26 (2)	221 ± 21 (3)

** Значимо при $p < 0,01$; обычные ГП – гибридные популяции, в которых один или оба родителя низко- или среднеурожайные; в скобках указано число рассмотренных гибридных комбинаций.

ных популяций разных поколений и, соответственно, лет изучения.

В 10 случаях из 11 не обнаружено статистически значимой корреляции между евклидовым расстоянием и урожайностью в ранних поколениях (табл. 2). В связи с этим наиболее приемлемым будет сравнение урожайности комбинаций по группам, различающимся принципом подбора пар. Анализ были подвергнуты гибридные популяции, в которых оба родителя входили в число 75 первоначально изученных коллекционных образцов. Результативным оказался подбор пар по принципу «лучшее с лучшим» (к лучшим отнесены образцы с достоверно большей урожайностью, чем среднее значение по группе спелости). В 4 случаях из 11 такие гибридные популяции

достоверно урожайнее остальных комбинаций, в которых один или оба родителя низкоурожайные. Группа комбинаций, составленная по принципу «сорт с признаком, обладающим отрицательным эффектом, × донор данного признака», в 5 случаях из 8 значительно превосходила по урожайности обычные гибридные популяции и в одном случае – комбинации, в которых оба родителя обладали высокой урожайностью (табл. 2). Итак, скрещивание высокоурожайных сортов с признаками, имеющими отрицательный эффект, с донорами этих признаков ведет к формированию высокоурожайных гибридных популяций, которые с меньшей вероятностью, чем все остальные гибридные популяции, будут выбракованы к четвертому поколению.

Обсуждение

Исследователи неоднократно предпринимали попытки предсказать величину гетерозиса, урожайность гибридного потомства, возникновение трансгрессий исходя из разнообразных оценок различий родительских форм. В некоторых случаях евклидово расстояние между родительскими формами, рассчитанное на основе измерения количественных признаков, существенно коррелировало со среднеродительским гетерозисом и суммой общих комбинационных способностей родителей (Teklewold, Becker, 2006), зерновой продуктивностью в F_1 (Ali et al., 1995) и урожайностью гибридных популяций F_2 (Cox, Murphy, 1990). В других исследованиях не удалось установить взаимосвязь между фенотипическими отличиями родительских форм и гетерозисом (Krystkowiak et al., 2009). Попытки привлечения молекулярных маркеров для оценки генетических дистанций между родителями с целью предсказания гетерозиса и продуктивности F_1 также не были успешными (Martin et al., 1995; Barbosa-Neto et al., 1996). Практически полное отсутствие значимых коэффициентов корреляции между евклидовым расстоянием родительских сортообразов и величиной урожайности гибридных популяций F_2 – F_4 в нашем опыте может являться свидетельством как низкой эффективности подбора пар по данному принципу (неудачный подбор количественных признаков и сред для изучения генотипов), так и специфики селекционного процесса (малая площадь делянки, влияние микроусловий, отсутствие повторений).

Привлечение в гибридизацию хорошо адаптированных к местным условиям родительских форм является одним из самых эффективных способов получения высокопродуктивного потомства. В опыте Busch с коллегами (1974) наивысшая частота появления линий с максимальной урожайностью отмечена для скрещиваний высокоурожайных линий с высокоурожайными. Использование в качестве одной из родительских форм географически отдаленного сорта, плохо адаптированного к местным условиям, вело к тому, что большая часть потомства имела низкую продуктивность (Souza, Sorrells, 1991). В нашем исследовании получен аналогичный результат. Однако эффективность подбора пар для скрещивания по принципу «лучшее с лучшим» может быть увеличена, если одна родительская форма обладает признаком с отрицательным эффектом.

Предпочтения селекционеров в отборе форм мягкой пшеницы с максимальным числом желательных признаков должны быть скорректированы, поскольку сопряжены с риском утраты генотипов, обладающих высокой комбинационной способностью. Гипотеза гетерозиса В.А. Струнникова позволяет предсказывать наличие комплекса компенсаторных генов у конкретных генотипов мягкой пшеницы. Фенотипически это выражается в наличии у высокоурожайного сорта какого-либо признака с отрицательным эффектом. Данный генотип может иметь высокую ценность для селекции и должен быть включен в гибридизацию. В нашем исследовании обнаружено лишь 11 таких генотипов при рассмотрении 75 сортов по 8 признакам. Используемый метод оценки евклидова расстояния признаков, связанных с адаптивностью у родительских форм, не позволяет предсказывать уровень

урожайности гибридных популяций. Подбор пар для скрещивания по принципам «лучшее с лучшим» и «высокоурожайный сорт с признаком, имеющим отрицательный эффект, × донор этого признака» ведет к формированию высокоурожайных гибридных популяций.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность за помощь в работе и ценные консультации к.б.н. Н.И. Коробейникову.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Ведров Н.Г., Халипский А.Н. Изменение элементов структуры урожая и хозяйственно-биологических показателей в результате сортосмены яровой пшеницы в Красноярском крае. Вестн. Красноярского ГАУ. 2012;4:89-93.
- Вьюшков А.А. Селекция яровой пшеницы в Среднем Поволжье. Самара, 2004.
- Зинченко В.И., Семенова Л.В. Водоудерживающая способность как показатель засухоустойчивости сортов яровой мягкой пшеницы разного эколого-географического происхождения. Новые сорта и теоретические исследования по селекции в Северном Казахстане. Целиноград, 1988.
- Зыкин В.А., Белан И.А., Россеева Л.П., Игнатъева Е.Ю. Перспективы селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к биотическим факторам. Стратегия адаптивной селекции полевых культур в связи с глобальным изменением климата: Сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. Саратов, 2004.
- Изучение мировой коллекции пшеницы: Методические указания под редакцией В.Ф. Дорофеева. Ленинград, 1984.
- Кандауров В.И., Мовчан В.К. Активность отдельных органов пшеницы в период формирования и налива зерна. С.-х. биология. 1970;1:12-15.
- Кандауров В.И., Распопова Н.Г. Основные параметры моделей сортов яровой мягкой пшеницы для Кулундинской степи Алтайского края. Селекция и генетика сельскохозяйственных культур на Алтае. Новосибирск, 1986.
- Кожушко Н.Н., Кумаков В.А., Ильина Л.Г., Андреева А.Ф. Особенности водного режима яровой мягкой пшеницы в связи с засухоустойчивостью и продуктивностью. С.-х. биология. 1986;11:3-9.
- Козлова Г.Я., Антипова Г.П., Белан И.А. Изменение листовой поверхности яровой мягкой пшеницы в процессе длительной селекции в условиях южной лесостепи Западной Сибири. Вестн. Алтайского ГАУ. 2012;4(90):11-16.
- Коновалов Ю.Б., Пыльнев В.В., Нефедов А.В., Лыфенко С.Ф. Особенности налива зерна у различных сортов озимой мягкой пшеницы в условиях юга Украины. Изв. ТСХА. 1986;1:73-80.
- Крупнов В.А. Проблемы создания модельного сорта. Селекция и семеноводство. 1981;9:7-11.
- Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход. С.-х. биология. 2011;1:12-23.
- Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М., 1985.
- Кумаков В.А., Чернов В.К., Кузьмина К.М., Андреева А.Ф. Физиологическое обоснование оптимального агроэкотипа (модели) сорта яровой пшеницы. Саратов, 1980.
- Лепехов С.Б., Коробейников Н.И. Сопряженность площади двух верхних листьев с массой зерна главного колоса яровой пшеницы. Вестн. Алтайского ГАУ 2012;11(97):57-60.
- Мальчиков П.Н. Подбор родительских генотипов для гибридизации в селекции яровой твердой пшеницы. Достижения науки и техники АПК. 2009;10:62-64.

- Мальчиков П.Н., Вьюшков А.А., Мясникова М.Г. Формирование моделей сортов твердой пшеницы для Средневолжского региона России. Самара, 2012.
- Мартынов С.П., Крупнов В.А. Глазомерный отбор в селекции яровой пшеницы. С.-х. биология. 1983;12:99-103.
- Михельман В.А., Кадиков Р.К. Эффективность визуальной оценки линий ярового ячменя по урожайности зерна на разных этапах селекционной работы. Изв. ТСХА. 2010;5:82-88.
- Мовчан В.К., Кандауров В.И. Засухоустойчивость, биологические и морфофизиологические признаки яровой пшеницы. Повышенные засухоустойчивости зерновых культур. Москва, 1970.
- Моткалюк О.Б. Прямой метод оценки засухоустойчивости зерновых в засушливых условиях путем кратковременной глубокой почвенной засухи в период формирования одноядерных микроспор. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Ленинград, 1973.
- Смирнов А.В., Мартынов С.П., Толстова О.В. Прогноз гетерозиса и сравнение гетерозиготности гибридов F₁ самоопылителей с помощью евклидова расстояния. Изв. ТСХА. 1999;3:51-57.
- Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: ее научное и практическое значение. Вестн. с.-х. науки. 1983;3:34-40.
- Тимошенкова Т.А., Самуилов Ф.Д. Зависимость продуктивности современных сортов яровой пшеницы от их морфологических особенностей в условиях степи Оренбургского Предуралья. Вестн. Казанского ГАУ. 2011;3(21):154-158.
- Ali M., Copeland L.O., Elias S.G., Kelly J.D. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits in winter canola (*Brassica napus* L.). Theor. Appl. Genet. 1995;91(1): 118-121. DOI 10.1007/BF00220867
- Barbosa-Neto J.F., Sorrells M.E., Cisar G. Prediction of heterosis in wheat using coefficient of parentage and RFLP-based estimates of genetic relationship. Genome. 1996;39(6):1142-1149. DOI 10.1139/g96-144
- Blum A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. Plant Growth Regulation. 1996;20(2):135-148. DOI 10.1007/BF00024010
- Busch R.H., Janke J.C., Froberg R.C. Evaluation of crosses among high and low yielding parents of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) and bulk prediction of line performance. Crop Sci. 1974;14(1): 47-50. DOI 10.2135/cropsci1974.0011183X001400010014x
- Cedola M.C., Iannucci A., Scalfati G., Soprano Mand Rascio A. Leaf morpho-physiological parameters as screening techniques for drought stress tolerance in *Triticum durum* Desf. J. Genet. Breed. 1994;48(3):229-236.
- Cox T.S., Murphy J.P. The effect of parental divergence on F₂ heterosis in winter wheat crosses. Theor. Appl. Genet. 1990;79(2):241-250. DOI 10.1007/BF00225958
- Fischer R.A., Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. Austr. J. Agric. Res. 1978;29(5):897-912. DOI 10.1071/AR9780897
- Krystkowiak K., Adamski T., Surma M., Kaczmarek Z. Relationship between phenotypic and genetic diversity of parental genotypes and the specific combining ability and heterosis effects in wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica. 2009;165(3):419-434. DOI 10.1007/s10681-008-9761-y
- Laing D.R., Fischer R.A. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. Euphytica. 1977;26(1):129-139. DOI 10.1007/BF00032078
- Martin J.M., Talbert L.E., Lanning S.P., Blake N.K. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity. Crop Sci. 1995;35(1): 104-108. DOI 10.2135/cropsci1995.0011183X003500010019x
- Mathews K.L., Chapman S.C., Trethowan R., Singh R.P., Crossa J., Pfeiffer W., van Ginkel M., DeLacy I. Global adaptation of spring bread and durum wheat lines near-isogenic for major reduced height genes. Crop Sci. 2006;46(2):603-613. DOI 10.2135/cropsci2005.05-0056
- Nizam Uddin M., Marshall D.R. Effects of dwarfing genes on yield and yield components under irrigated and rainfed conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica. 1989;42(1/2):127-134. DOI 10.1007/BF00042623
- Ricciardi L., Fanizza G., Blanco A. Stomatal density and size in the cereal breeding (durum wheat and barley) for Mediterranean environments. Cereal Res. Commun. 1990;18(1/2):81-87.
- Souza E., Sorrells M.E. Prediction of progeny variation in oat from parental genetic relationships. Theor. Appl. Genet. 1991;82(2):233-241. DOI 10.1007/BF00226219
- Teklewold A., Becker H.C. Comparison of phenotypic and molecular distances to predict heterosis and F₁ performance in Ethiopian mustard (*Brassica carinata* A. Braun). Theor. Appl. Genet. 2006; 12(4): 752-759. DOI 10.1007/s00122-005-0180-3

Изучение симбиотических признаков – нодуляции и активности азотфиксации – у разных сортов вики яровой (*Vicia sativa* L.)

К.К. Сидорова¹✉, А.В. Гончарова²

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

Вика яровая (*Vicia sativa* L.) – одна из основных однолетних кормовых бобовых культур России. Как и другие виды бобовых, она способна вступать в симбиоз с клубеньковыми бактериями рода *Rhizobium* и фиксировать молекулярный азот из воздуха. Это ведет к обогащению почвы азотом и обеспечивает произрастание культуры на бедных почвах. У вики симбиотические гены пока не установлены, поэтому селекция этой культуры ограничивается оценкой селекционного материала по nodуляции и очень редко – по активности азотфиксации с использованием ацетиленового метода. В работе изложены результаты исследований nodуляции и активности азотфиксации у четырех сортов вики яровой селекции СибНИИРС. В качестве контроля в опыт были включены два сорта кормового гороха (пелюшки) – Дружная и стародавний сорт Фаленская 42. Активность азотфиксации определяли ацетиленовым методом по активности нитрогеназы. Установлены существенные сортовые различия по nodуляции и азотфиксации, которую определяли на газовом хроматографе «Цвет 500» (Россия). У сортов вики активность нитрогеназы варьировала от 2811 до 6890 C₂H₄ нмоль/растение/ч. Выделены два из них, Ленская 15 и Приобская 25, с повышенной nodуляцией и активной азотфиксацией. Nодуляция у двух изученных сортов кормового гороха (пелюшки) была слабее, чем у вики. Однако активность азотфиксации была выше у гороха.

Ключевые слова: вика; *Vicia sativa* L.; nodуляция; азотфиксация; продуктивность.

The study of symbiotic traits – nodulation and activity of nitrogen fixation – in different cultivars of spring vetch (*Vicia sativa* L.)

K.K. Sidorova¹✉, A.V. Goncharova²

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Siberian Research Institute for Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

Common vetch *Vicia sativa* L. is one of the major annual fodder legume crops in Russia. Like other legumes, it can enter into symbiosis with nodule bacteria of the genus *Rhizobium* and to fix molecular nitrogen from the air. This ability contributes to the enrichment of soils with nitrogen and the possibility of growing crops on poor soils. Vetch symbiotic genes have not yet been identified, so the breeding of this crop is confined to the assessment of breeding material with regard to nodulation and very rarely to the activity of nitrogen fixation measured by the acetylene method. This paper presents the results of studies of nodulation and nitrogen-fixing activity that we conducted with four spring vetch cultivars raised at the Siberian Research Institute for Plant Industry and Breeding. Two varieties of forage pea, namely Druzhnaya and traditional cv. Falenskaya 42, were taken as references. The activity of nitrogen fixation was assessed from nitrogenase activity, assayed by the acetylene method. The study revealed significant varietal differences in nodulation and nitrogen fixation, determined on a gas chromatograph Tsvet 500, Russia. The nitrogenase activity rates in vetch cultivars under study varied from 2811 to 6890 C₂H₄ nmol/plant/h. Two of them, Lena and Priobskaya 25, were prominent in high nodulation nitrogen fixation rates. Nodulation in the two reference pea cultivars was weaker than in vetch. However, their nitrogen fixation activities were higher.

Key words: vetch; *Vicia sativa* L.; nodulation; nitrogen fixation; performance.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Сидорова К.К., Гончарова А.В. Изучение симбиотических признаков – nodуляции и активности азотфиксации – у разных сортов вики яровой (*Vicia sativa* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):344-347. DOI 10.18699/VJ16.159

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Sidorova K.K., Goncharova A.V. The study of symbiotic traits – nodulation and activity of nitrogen fixation – in different cultivars of spring vetch (*Vicia sativa* L.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):344-347. DOI 10.18699/VJ16.159

В настоящее время вика яровая (посевная) (*Vicia sativa* L.) занимает ведущее место в структуре однолетних бобовых культур Российской Федерации. Хорошая урожайность и высокие кормовые достоинства зеленой массы, сена, возможность разностороннего использования в чистом виде и в качестве высокобелкового компонента в смешанных посевах (кормосмеси), накопление азота в почве при ее использовании в севооборотах определяют ее хозяйственную ценность. В Западной Сибири яровая вика является одним из основных высокобелковых компонентов однолетних трав. Урожайность вико-овсяных смесей составляет 360–650 ц/га зеленой массы и 20–25 ц/га сбалансированного по белку зернофуража (Васякин, 2002).

По кормовым достоинствам зеленой массы вика заметно превосходит горох. Она содержит меньше клетчатки, долго не грубеет и охотно поедается сельскохозяйственными животными. В сухом веществе зеленой массы, скошенной в период цветения, содержится 20–25 % протеина. Белок растительной массы богат незаменимыми аминокислотами, в том числе лизином и триптофаном, и отличается высоким коэффициентом перевариваемости (до 83 %).

На корнях вики, как и у всех бобовых культур, образуются клубеньки, в клетках которых находятся клубеньковые бактерии, и она способна вступать в симбиоз с клубеньковыми бактериями рода *Rhizobium* и фиксировать молекулярный азот воздуха (Jorjın, Imperial, 2015). Это способствует обогащению почвы азотом, поэтому вика улучшает плодородие почвы и является хорошим предшественником для последующих культур. С пожнивными остатками и корнями вики в почве накапливается от 50 до 100 кг азота на 1 га. (Васякин, 2002).

Все клубеньковые бактерии, вступающие в симбиоз с бобовыми культурами, по классификации Л.М. Доросинского (1970) относятся к роду *Rhizobium*. Этот род делится на 11 видов, каждый из них способен инфицировать одну или несколько бобовых культур. Бактерии *Rhizobium leguminosarum* инфицируют пять видов бобовых культур: горох, вику, кормовые бобы, чину, чечевицу.

Исследования по азотфиксации у бобовых сосредоточены в основном на горохе посевном *Pisum sativum* L. (Sagan et al., 1994; Сидорова, Шумный, 1999; Назарюк и др., 2004; Тихонович, Проворов, 2011). До настоящего времени в России отмечено незначительное количество исследовательских работ по азотфиксации вики, в лучшем случае исследователи определяли только число и массу корневых клубеньков (кг/га) и отмечали сортовые различия по этим признакам (Вавилов, Посыпанов, 1983; Посыпанов, 1991; Посыпанов и др., 1994 и другие). Судя по литературным данным, у вики симбиотические гены пока не установлены, поэтому селекция этой культуры ограничивается оценкой селекционного материала по нодуляции и очень редко – по активности азотфиксации с использованием ацетиленового метода.

Цель данного исследования – изучить симбиотические признаки, клубенькообразование и активность азотфиксации, у разных сортов вики яровой (*Vicia sativa* L.) в сравнении с горохом (*Pisum sativum* L.).

Материалы и методы

В опыт было включено четыре сорта вики яровой селекции СибНИИРС РАСХН, относящиеся к разным разновидностям: Новосибирская (var. *immaculata*), Ленская 15 (var. *typika*), Приобская 25 (var. *pseudo-immaculata*), 4604/1-2 (var. *maculata*) (табл. 1). Для сравнения по симбиотическим показателям в опыт в качестве контроля были включены сорта кормового гороха (пелюшки) Дружная (селекции ИЦиГ СО РАН) и Фаленская 42 (Фаленская ГСС).

Растения выращивали в теплице в сосудах с керамзитом. Инокуляцию проводили в фазу «начало всходов» штаммом ризобий 250а, созданным в Институте сельскохозяйственной микробиологии РАСХН (г. Санкт-Петербург). Для питания растений использовали разработанную в ИЦиГ СО РАН схему с пониженной дозой минерального азота (60 %) в начале роста растений и полной дозой азота начиная с начала цветения. Это обусловлено тем, что минеральный азот угнетает рост и жизнедеятельность клубеньковых бактерий. Остальные элементы питания растений вносили в полной дозе от посева до анализа активности азотфиксации.

В фазу цветения определяли высоту стебля, количество клубеньков и активность азотфиксации ацетиленовым методом на газовом хроматографе «Цвет 500» (Россия). По каждому варианту опыта анализировали по 10 растений.

Для статистической обработки экспериментальных данных использовали показатель наименьшей статистической разницы (НСР) между сравниваемыми вариантами (Доспехов, 2011).

Результаты

По высоте растений существенных различий между сортами образцами вики и сортом гороха Фаленская не наблюдали. Сорт гороха Дружная достоверно не отличался только от сорта вики Ленская 15. Два сорта вики, Приобская 25 и 4604/1-2, оказались самыми высокорослыми в опыте, соответственно 98,3 и 103,1 см (табл. 2).

По развитию корневой системы и нодуляции выделили сорт Ленская 15 и линию 4604/1-2 (рис. 1). У них показатель числа клубеньков на одно растение составил 390,6 и 345,0 шт. соответственно. Самая активная азотфиксация отмечена у сорта вики Ленская 15 – 6890 C_2H_4 нмоль/растение/ч (см. табл. 2).

Следует отметить, что у двух сортов вики, Ленская 15 и Приобская 25, и линии 4604/1-2 количество клубеньков на одно растение было существенно больше, чем у гороха. Однако активность азотфиксации у обоих сортов гороха была существенно выше. Это можно объяснить тем, что растения бобовых культур благодаря фотосинтезу являются источниками энергии, которая расходуется одновременно как на продукционный процесс, так и на нодуляцию и азотфиксацию, при этом площадь листьев на одно растение у вики значительно ниже, чем у гороха (рис. 2). У гороха сорта Дружная большие прилистники и пара крупных листочков. В начале цветения количество листочков увеличивается до четырех.

Стоит отметить разницу в расположении клубеньков на корнях вики и гороха. У всех сортов вики клубеньки рас-

Таблица 1. Характеристика сортов вики яровой (*Vicia sativa* L.)

Характеристики	Сорт			Линия
	Новосибирская	Ленская 15	Приобская 25	
Происхождение	Биохимический мутант №1166 Тулунская ГСС × Львовская 34	Камалинская 611 × Тулунская	Байкальская × Г-252	Отборы из гибридного образца Тулунской ГСС
Зоны районирования	1, 4, 10	11	10, 11	КСИ*
Высота растений, см	76–94	78–107	79–98	69–86
Длина вегетационного периода (всходы – созревание), дни	78–86	81–92	80–90	76–84
Зеленая масса, т/га	25,8–29,3	27,2–31,4	26,2–30,0	26,0–31,4
Сухая масса, т/га	4,4–5,8	4,5–5,8	4,5–5,4	4,9–5,4
Зерно, т/га	2,7–3,1	2,4–2,9	2,7–3,2	2,8–3,2

* Конкурсное сортоиспытание.

Таблица 2. Характеристика симбиотических признаков, нодуляции и азотфиксации, у разных сортов вики яровой (*Vicia sativa* L.) и кормового гороха (*Pisum sativum* L.)

Культура	Сорт	Высота растения, см (цветение)	Число клубеньков/ растение, шт.	Активность нитрогеназы, C ₂ H ₄ нмоль/растение/ч
Вика	Новосибирская	87,4	164,5	2811
	Ленская 15	85,7	390,6	6890
	Приобская 25	98,3	233,0	5330
	4604/1-2	103,1	345,0	3799
Горох	Дружная	86,9	138,8	12564
	Фаленская 42	79,8	167,4	8347
	НСР ₀₅	7,3	59,4	596,8

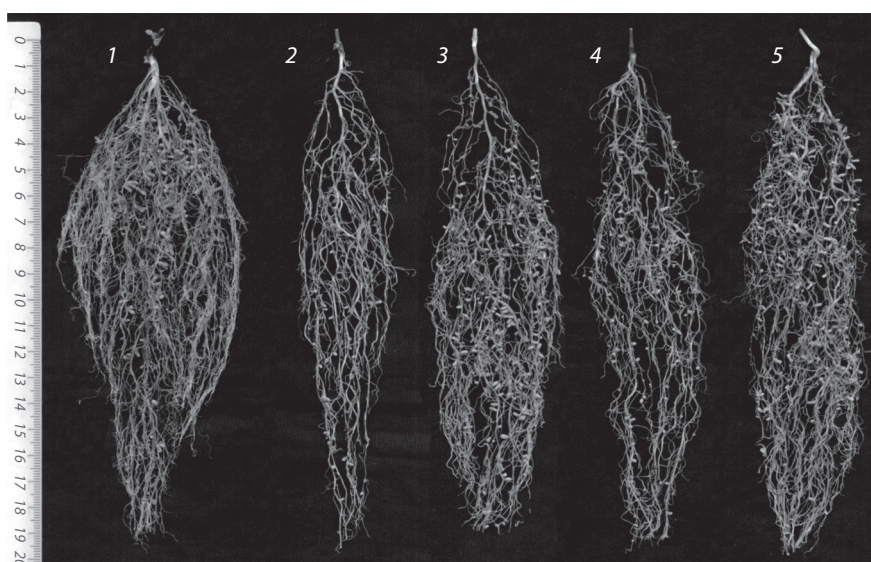


Рис. 1. Корни гороха сорта Дружная (1) и вики сортов Новосибирская (2); Ленская 15 (3); Приобская 25 (4) и линии 4604/1-2 (5).

пределены по всей корневой системе, а у гороха в основном на центральном корне (см. рис. 1).

Обсуждение

В ИЦиГ СО РАН создана и генетически изучена коллекция симбиотических мутантов гороха, установлены *sut*-гены и разработан метод рекуррентной селекции по созданию форм с высокой нодуляцией и активной азотфиксацией (Сидорова, Шумный, 2003; Сидорова и др., 2012). Это позволило провести сравнительный анализ по симбиотическим признакам, нодуляции и азотфиксации, сортов вики (*Vicia sativa* L.) и гороха кормового (пелюшки) (*Pisum sativum* L.). Изученные признаки имеют большое значение при оценке каждого сорта по накоплению азота в почве, который используется последующей культурой в севообороте.

В проведенных нами исследованиях выявлены сортовые различия по нодуляции и активности азотфиксации у вики и гороха (см. табл. 2). По симбиотическим признакам у сортов вики выявлены сортовые различия. По количеству клубеньков и активности нитрогеназы выделяется сорт вики Ленская 15. У него число клубеньков на одно растение было равно 390,6; активность нитрогеназы – 6890 C_2H_4 нмоль/растение/ч. Самые низкие показатели по симбиотическим признакам установлены у вики сорта Новосибирская. По продуктивности и признакам азотфиксации внимания заслуживает линия 4604/1-2, имеющая хорошую продуктивность, короткий вегетационный период и высокие симбиотические показатели, особенно нодуляция. По активности нитрогеназы оба сорта кормового гороха (пелюшки), Дружная и Фаленская 42, существенно превысили показатели сортов вики по этому признаку. Это обусловлено тем, что у гороха больше листовая площадь и, следовательно, значительно выше эффективность фотосинтеза. При этом было показано, что у кормового гороха количество корневых клубеньков меньше, чем у вики, но активность азотфиксации была выше у гороха. Это можно объяснить тем, что площадь листьев на одно растение у вики значительно меньше, чем у гороха.

Не менее важна оценка сорта по продуктивности. Для продукционного процесса и симбиотической азотфиксации растение использует один и тот же источник энергии – фотосинтез. Благодаря фотосинтезу растения являются источником энергии, которая расходуется как на продукционный процесс, так и нодуляцию. Создать сорт, у которого оба показателя были бы высокими, довольно трудно. По активности азотфиксации внимания селекционеров заслуживают два сорта вики, Ленская 15 и Приобская 25.

Таким образом, проведенные исследования позволили выделить сорт вики Ленская 15 и линию 4604/1-2 в качестве потенциальных доноров при селекции новых сортов вики с повышенной активностью азотфиксации.



Рис. 2. Листья гороха сорта Дружная (1) и вики сортов Ленская 15 (2) и Новосибирская (3).

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту № 0324-2015-0005. Авторы выражают благодарность М.Н. Глянченко и Т.М. Мищенко за участие в проведении экспериментальных работ.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Вавилов П.П., Посыпанов Г.С. Бобовые культуры и проблема растительного белка. М.: Россельхозиздат, 1983.
- Васякин Н.И. Зернобобовые культуры в Западной Сибири. Новосибирск. РАСХН. Сиб. отд.-ние. АНИИЗиС, 2002.
- Доросинский Л.М. Клубеньковые бактерии и нитрогин. Л.: Колос, 1970.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Альянс, 2011.
- Назарюк В.М., Сидорова К.К., Шумный В.К., Кленова М.И. Роль генотипа макросимбионта в усвоении азота из почвы и воздуха. Докл. РАН. 2004;394(1):139-141.
- Посыпанов Г.С. Методы изучения биологической фиксации азота воздуха. М.: Агропромиздат, 1991.
- Посыпанов Г.С., Храмой В.К., Кривцов И.И., Дебелый Г.А. Особенности формирования симбиотического аппарата и семенной продуктивности у разных сортов вики посевной. Изв. Тимирязевской с.-х. академии. Изд. МСХА. 1994;1:205-209.
- Сидорова К.К., Гончарова А.В., Гончаров П.Л., Шумный В.К. Селекция гороха (*Pisum sativum* L.) на повышение азотфиксации с использованием симбиотических мутантов. С.-х. биология. 2012;1:105-109.
- Сидорова К.К., Шумный В.К. Генетика симбиотической азотфиксации и основы селекции для самоопыляющихся бобовых культур (на примере *Pisum sativum* L.). Генетика. 1999;35(11):1550-1557.
- Сидорова К.К., Шумный В.К. Создание и генетическое изучение коллекции симбиотических мутантов гороха (*Pisum sativum* L.). Генетика. 2003;39(4):501-509.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Сельскохозяйственная микробиология как основа экологически устойчивого агропроизводства: фундаментальные и прикладные аспекты. С.-х. биология. 2011;3:3-9.
- Jorriñ B., Imperial J. Population genomics analysis of legume host preference for specific rhizobial genotypes in the *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* symbioses. Molecular plant-microbe interactions. 2015;28(3):310-318.
- Sagan M., Huguet T., Duc G. Phenotypic characterization and classification of nodulation mutants of pea (*Pisum sativum* L.). Plant Sci. 1994;100:59-70.

Изучение нодуляции и азотфиксации у двух сортов вигны [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] при инокуляции разными штаммами ризобий (*Bradyrhizobium* sp.)

Ю.В. Фотев¹✉, К.К. Сидорова², Т.И. Новикова¹, В.П. Белоусова¹

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

Вигна (*Vigna unguiculata* L. Walp.) – перспективная овощная бобовая культура, представляющая интерес для сельскохозяйственного производства России. Изучено влияние инокуляции тремя штаммами *Bradyrhizobium* sp., полученными из коллекции микроорганизмов ФГБНУ ВНИИСХМ (г. Санкт-Петербург), на нодуляционную способность и азотфиксацию у двух новых сортов вигны (Сибирский размер и Юньнаньская). Все штаммы формировали азотфиксирующие клубеньки на обоих сортах вигны. Установлены сортовые различия вигны по способности образовывать клубеньки и активно фиксировать азот при использовании разных штаммов. У этих сортов выявлен высокий размах варьирования по нодуляционной способности: количество клубеньков в начале цветения на сорте Сибирский размер составляло 4–47 шт. на растение, а на сорте Юньнаньская – 17–117 шт. В контроле, без инокуляции, клубеньков не обнаружено. У сорта Сибирский размер максимальные значения массы клубеньков и азотфиксации (в начале цветения, через 48 дней после инокуляции) наблюдали при использовании штамма 164 0503 (03) – 0,79 г и 5155,3 нмоль C₂H₄/раст./ч соответственно. У сорта Юньнаньская эти показатели составили 1,41 г и 5255,5 нмоль C₂H₄/раст./ч при инокуляции штаммом 162 0501 (01) и по азотфиксации – 4673,0 нмоль C₂H₄/раст./ч при инокуляции штаммом 03. Выявлена положительная корреляция между активностью азотфиксации и массой клубеньков: $r = 0,78$ ($p > 0,95$). Полученные данные свидетельствуют о том, что для образования эффективного симбиоза у сорта Сибирский размер перспективным является штамм 03 *Bradyrhizobium* sp., а у сорта Юньнаньская – штамм 01.

Ключевые слова: вигна; *Vigna unguiculata*; *Bradyrhizobium* sp.; торфяной субстрат; штаммы; инокуляция; нодуляция; активность азотфиксации.

Study of nodulation and nitrogen fixation in two cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] cultivars inoculated with different strains of *Bradyrhizobium* sp.

Yu.V. Fotev¹✉, K.K. Sidorova², T.I. Novikova¹, V.P. Belousova¹

¹ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) is a vegetable legume with promise for agricultural production in Russia. The impact of inoculation with three strains of *Bradyrhizobium* sp. from the All Russian Institute of Agricultural Microbiology (St. Petersburg) on nodulation and nitrogen fixation on two cowpea cultivars, Sibirskiy razmer and Yunnanskaya, has been explored. All the strains used made both cultivars produce nitrogen fixing nodules. Differences between the varieties in the ability to form nodules and fix nitrogen following exposure to the different strains have been identified. High variation of the nodulation ability of both cultivars has been observed: at the beginning of flowering, the number of nodules per plant was 4–47 in Sibirskiy razmer and 17–117 in Yunnanskaya. Uninoculated vigna roots used as the control did not form nodules. At the beginning of flowering (48 days after inoculation) Sibirskiy razmer plants inoculated with strain 164 0503 (03) had the highest nodule weight per plant (0.79 g) and N₂ fixation rates (5155.3 nmol C₂H₄/plant/h). The corresponding measures in Yunnanskaya were 1.41 g and 5255.5 nmol C₂H₄/plant/h following exposure to strain 162 0501 (01) and 4673.0 nmol C₂H₄/plant/h following exposure to strain 03. Analysis showed a correlation between nitrogen fixation rate and nodule weight (pcs./plant), $r = 0.78$ ($p > 0.95$). Data obtained suggest that effective symbioses are achieved between Sibirskiy razmer and strain 03 as well as between Yunnanskaya and strain 01.

Key words: cowpea; *Vigna unguiculata*; *Bradyrhizobium* sp.; peat substrate; strains; inoculation; nodulation; activity of nitrogen fixation.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Фотев Ю.В., Сидорова К.К., Новикова Т.И., Белоусова В.П. Изучение нодуляции и азотфиксации у двух сортов вигны [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] при инокуляции разными штаммами ризобий (*Bradyrhizobium* sp.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):348-354. DOI 10.18699/VJ16.099

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Fotev Yu.V., Sidorova K.K., Novikova T.I., Belousova V.P. Study of nodulation and nitrogen fixation in two cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] cultivars inoculated with different strains of *Bradyrhizobium* sp. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):348-354. DOI 10.18699/VJ16.099

УДК 631.874.462:581.138.1

Поступила в редакцию 26.08.2015 г.

Принята к публикации 13.10.2015 г.

© АВТОРЫ, 2016

Вигна (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) – перспективная для России и Сибири овощная культура семейства Fabaceae (Фотев и др., 2007), имеющая африканское происхождение (Piennag, van Wyk, 1992), достоинства которой давно оценили жители Китая, выращивающие ее повсеместно и в большом количестве. В предисловии к монографии В.В. Singh, посвященной вигне (2014), отмечается, что за последнее десятилетие произошел 70 % рост мирового производства вигны, тогда как производство остальных бобовых культур сохранилось на прежнем уровне. Традиционно в пищу используют незрелые плоды, богатые белком, витаминами, а также макро- и микроэлементами (P, Fe, Mg и Mn) и пектином (Фотев, Белоусова, 2013; Наумова и др., 2014). Помимо питательной ценности, плоды вигны обладают великолепными вкусовыми качествами, пригодны для разных видов консервирования и заморозки, представляя собой ценный деликатесный продукт для пищевой промышленности и индустрии общественного питания России.

Выращиваемая во многих тропических и субтропических странах Старого и Нового Света между 35° с. ш. и 30° ю. ш., причем северная граница может доходить до 50° с. ш. (Вишнякова и др., 2012), вигна до недавнего времени не рассматривалась в качестве удачного кандидата для интродукции в условиях Средней полосы России и тем более Сибири. Причиной тому служили короткодневность, поздние сроки формирования плодов и низкая продуктивность большинства сортообразцов.

После продолжительного изучения сортов, форм и гибридов в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (ЦСБС СО РАН) впервые в России в 2006 г. были созданы и включены в Государственный реестр селекционных достижений два сорта вигны, Сибирский размер и Юньнаньская (рис. 1). Эти сорта отличаются нейтральной реакцией на длину дня, коротким периодом от всходов до плодоношения (51–69 дней) и высокой стабильной урожайностью (2,1–2,9 кг/м²) (Фотев и др., 2007). До сих пор крупного агропромышленного производства вигны в стране нет, хотя востребованность культуры фермерскими хозяйствами и овощеводами-любителями из года в год растет. К 2015 г. количество ее сортов, зарегистрированных в Госреестре селекционных достижений Российской Федерации, возросло до 11 (Государственный реестр..., URL: http://www.gossort.com/ree_cont.html).

Одной из особенностей вигны как бобового растения является способность к симбиозу с почвенными азотфиксирующими бактериями рода *Bradyrhizobium* Jordan., в результате которого атмосферный азот может накапливаться в количестве от 4 до 201 кг/га за сезон (Pule-Meulenberg, Dakora, 2015). В Нигерии, стране с самой большой в мире площадью посева вигны, достигающей 4 млн. га (Gómez, 2004), этот показатель составляет от 74 до 117 кг/га (Awonaike et al., 1990). При выращивании одних и тех же сортов в разных условиях доля азота, полученного за счет симбиотической азотфиксации, может варьировать от 30 до 96 % (Dakora et al., 2015), достигая 385 мг/растение за 80 дней роста (Senaratne, Ratnasinghe, 1990). Исследования, проведенные в условиях Южной Африки, Ботсваны и Ганы (Pule-Meulenberg et al., 2010), свидетельствуют, что азотное питание вигны существенно зависит от

симбиотической фиксации атмосферного азота. Нетребовательность вигны к почвенным условиям позволяет выращивать ее на неплодородных почвах с pH = 4,5–9,0, содержанием органического вещества меньше 0,2 % и песка более 85 % (Singh et al., 1997), экономя дорогостоящие минеральные удобрения и пополняя азотный пул почвы для последующих культур. Есть данные, что раса клубеньковых бактерий является специфической для вигны и «другие культуры не заражает» (Павлова, 1959), хотя в последнее время получена информация о широкой специфичности видов ризобий из рода *Bradyrhizobium* Jordan, включающих штаммы, способные к эффективному симбиозу не только с вигной, но и большим спектром однолетних и многолетних бобовых растений в тропиках (You et al., 2002). Результаты исследования в Беларуси показали, что лишь 3 из 10 штаммов клубеньковых бактерий сои вида *Bradyrhizobium japonicum* из коллекции ГНУ Институт микробиологии НАН Беларуси показали эффективный симбиоз с вигной (Семенова, 2010).

В Сибири исследования нодуляционной способности и азотфиксации на формах и сортах *Vigna unguiculata* (L.) Walp. при симбиозе с клубеньковыми бактериями не проводили. В то же время удачные попытки выращивания вигны в хозяйствах Алтайского края и других регионов России в открытом грунте и с использованием современных полимерных материалов свидетельствуют о довольно высокой адаптивной способности вида к новым условиям.

Цель работы – выяснить влияние инокуляции тремя штаммами *Bradyrhizobium* sp. на нодуляционную способность, азотфиксацию и продуктивность растений у двух новых сортов вигны.

Материалы и методы

В работе использовали два сорта вигны *Vigna unguiculata* (L.) Walp.] «Сибирский размер» и «Юньнаньская», созданные в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Для инокуляции растений использовали штаммы *Bradyrhizobium* sp. 162 0501, 163 0502 и 164 0503, полученные из коллекции ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии (ФГБНУ ВНИИСХМ), г. Санкт-Петербург. Штаммы были выделены из клубеньков *Vigna unguiculata* в 1960 г. Рекомендованный ВНИИСХМ способ долговременного хранения этих штаммов – на минеральной среде с люпиновой мукой при 4 °С с пересевом каждые 6 мес. и в криоконсервированном состоянии – при –80 °С в жидкой среде с 15 % глицерином. В 1979 г. штаммы были проверены на эффективность в вегетационном опыте ВНИИСХМ и получили оценку «эффективен» (штаммы 162 0501 и 164 0503) и «малоэффективен» (штамм 163 0502). В таблицах и при обсуждении результатов использованы сокращенные обозначения: 162 0501 – «01», 163 0502 – «02» и 164 0503 – «03» соответственно. Штаммы размножали на твердой и жидкой гороховых средах с использованием качалки. Семена инокулировали за 2 часа до посева. Контролем служили семена сортов, обработанные обычной водой (без инокуляции). Исходный почвенный субстрат на основе торфа характеризовался следующим содержанием N-P-K: N-NO₃ – 33,0 мг/л, P₂O₅ – 72,5 и K₂O – 122,0 мг/л. В основную заправку почвы в теплице перед началом сезона вносили минеральное удобрение марки N-P-K:



Рис. 1. Сорта вигны Сибирский размер (а) и Юньнаньская (б).



Рис. 2. Клубеньки на корнях вигны (сорт Сибирский размер).

15 : 15 : 15 в дозе 25 г/м², что, по оценке, не превышает дозу, ингибирующую процесс азотфиксации у вигны (Agbenin et al., 1990). Для определения продуктивности горшечную рассаду в возрасте 25–27 дней высаживали в грунт пленочной необогреваемой теплицы ЦСБС СО РАН (55°01' с. ш. 82°56' в. д.) 25 мая. Растения размещали однострочно, с густотой посадки 4,6 раст./м². Площадь учетной делянки – 5,2 м². Определяли общее количество клубеньков, число клубеньков меньше и больше 0,5 см на 35-й день после инокуляции (в стадии 2–3-го настоящего листа), в начале цветения (на 48 день после инокуляции) и в конце вегетационного периода (на 96-й день после инокуляции). Проводили учет количества собранных плодов в биологической спелости (на семена), а также сырой биомассы надземной части растений и корней (г) в конце вегетационного периода. Активность азотфиксации определяли по активности нитрогеназы ацетиленовым методом (нмоль C₂H₄ /раст/ч) на газовом хроматографе «Цвет» (Россия) в фазу начала цветения. Использовали стандартные методы обработки опытных данных (Зайцев, 1973). Оценку нодуляции, активности азотфиксации и продуктивности растений проводили в трехкратной повторности. Условные обозначения: М – выборочная средняя, m_М – средняя ошибка выборочной средней.

Результаты и обсуждение

По нашим данным, за более чем 10-летний период наблюдений при выращивании форм вигны в открытом и защищенном грунте Сибири клубеньки на ее корнях не образовывались. Это свидетельствует об отсутствии подходящих штаммов ризобий в использованных почвогрунтах. Отметим, что даже в более благоприятных условиях тропической зоны Амазонского региона Бразилии после 3–5 циклов выращивания вигны ее корни без искусственной инокуляции были нодулированы лишь небольшим (< 5 шт./раст.) количеством клубеньков (Neves et al., 1990).

Через 35 дней после инокуляции все использованные штаммы *Bradyrhizobium* sp. проявили вирулентность, т. е. были способны вызывать образование клубеньков (рис. 2) на корнях сортов вигны с показателями от 18,0 ± 1,85 до 23,3 ± 4,24 шт./раст. (сорт Сибирский размер) и от 12,1 ± 3,56 до 35,9 ± 1,73 шт./раст. (сорт Юньнаньская) (табл. 1). Симбиотическая эффективность штамма 02 по признаку «нодуляция» оказалась наиболее выраженной

на сорте Юньнаньская, что подтверждает данные других исследований о наличии существенных сортовых различий в проявлении признака (Wang et al., 2012; Омелянюк и др., 2013; Omel'yanuk et al., 2014). Клубеньки интенсивно-розового цвета, формировались преимущественно на растущих молодых корнях, причем как на главном, так и боковых (рис. 3). В отличие от выполненного ранее в Университете штата Оклахома (США) исследования (Kahn, Stoffella, 1991), 70 % доминирования расположения клубеньков преимущественно на главном корне не установлено.

В начале цветения, через 48 дней после инокуляции, средние значения количества клубеньков были максимальными в варианте инокуляции штаммом 02 растений обоих сортов (табл. 1), однако средняя масса клубеньков с растения оказалась больше при использовании штаммов 03 – 0,79 г (сорт Сибирский размер) и 01 – 1,41 г (сорт Юньнаньская). На растениях сорта Сибирский размер, инокулированных штаммом 01, количество клубеньков уменьшилось в 1,8 раза по сравнению с аналогичным показателем на 35-й день после инокуляции (см. табл. 1). Растения сорта Юньнаньская, напротив, показали

Таблица 1. Количество клубеньков и их масса на растениях сортов вигны в разные сроки после инокуляции

Сорт	Число клубеньков на растении при инокуляции штаммами ризобий, кл./раст.						Масса клубеньков через 48 дней, г/раст.		
	Через 35 дней			Через 48 дней					
	Штамм								
	01	02	03	01	02	03	01	02	03
Сибирский размер	23,3±4,24	22,2±3,31	18,0±1,85	$\frac{13,0\pm4,51}{4-17}$	$\frac{30,7\pm8,76}{17-47}$	$\frac{26,3\pm6,96}{15-39}$	0,25±0,09	0,70±0,02	0,79±0,20
Юньнаньская	13,3±3,95	35,9±1,73	12,1±3,56	$\frac{65,0\pm26,8}{28-117}$	$\frac{74,0\pm22,8}{35-114}$	$\frac{26,3\pm4,81}{17-33}$	1,41±0,28	1,32±0,30	0,84±1,19

В числителе: $M \pm m_M$, в знаменателе: $M_{\min}-M_{\max}$ (минимальное и максимальное значения числа клубеньков); в контроле количество клубеньков равно нулю.



Рис. 3. Корневая система сортов вигны на 35-й день после инокуляции штаммами *Bradyrhizobium* sp.
а – сорт Сибирский размер; б – сорт Юньнаньская; 1 – контроль (без инокуляции); 2 – штамм 01; 3 – штамм 02; 4 – штамм 03.

последовательное увеличение нодуляции при инокуляции штаммами 01, 02 и 03 в 4,9, 2,1 и 2,2 раза, соответственно, также в сравнении с данными на 35-й день. Результаты, полученные по массе клубеньков к началу цветения, близки к данным (0,37–1,70 г/раст.) В.А. Kahn и P.J. Stoffella (1991), проводивших опыты на трех сортах в открытом грунте штатов Флорида и Оклахома (США).

К концу вегетационного периода, через 96 дней после инокуляции, наибольшее снижение числа клубеньков наблюдали при использовании штамма 02 (на сорте Сибирский размер – в 7,7 раза и на сорте Юньнаньская – в 22,4 раза) относительно количества клубеньков на 35-й день после инокуляции (рис. 4).

Наименьшее снижение нодуляции было отмечено на сорте Сибирский размер при использовании штамма 03 (в 2 раза), а на сорте Юньнаньская – при использовании штаммов 03 (в 2,4 раза) и 01 (в 2,8 раза) также по сравнению с уровнем нодуляции на 35-й день после

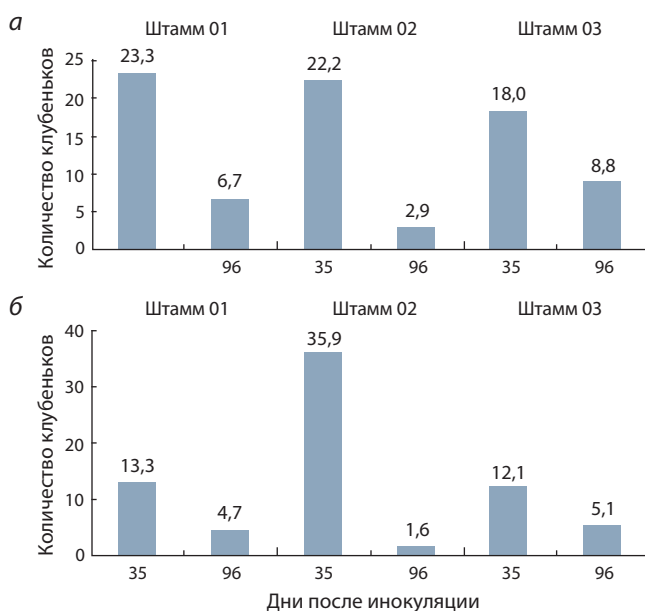


Рис. 4. Количество клубеньков на корнях сортов вигны через 35 и 96 дней после инокуляции.

а – сорт Сибирский размер; б – сорт Юньнаньская.

инокуляции. Уменьшение числа клубеньков к концу вегетации, вероятно, связано с процессом их естественного старения, запускающимся после цветения. Сохранение большего количества клубеньков к концу сезона при использовании штаммов 03 и 01 является важным признаком эффективной нодуляции, так как происходящая при старении клубеньков деградация белка позволяет повторно утилизировать азот и другие вещества, а цистеиновые протеазы клубеньков принимают участие в адаптации клеток хозяина к физиологическим стрессам (Серова, Цыганов, 2014).

При оценке семенной продуктивности растений вигны, инокулированных разными штаммами ризобий, выявлена ее сортовая специфичность. В контроле, без инокуляции, у обоих сортов было одинаковое значение урожая плодов (9,8 и 9,7 шт./раст.) (рис. 5). При инокуляции разными штаммами сорт Сибирский размер характеризовался либо небольшим увеличением урожая до 11,3 шт./раст.

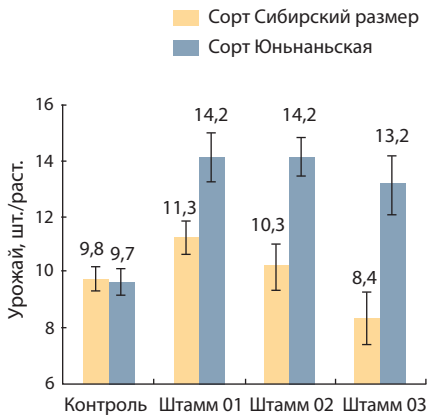


Рис. 5. Урожай плодов двух сортов вигны при инокуляции растений разными штаммами ризобий.

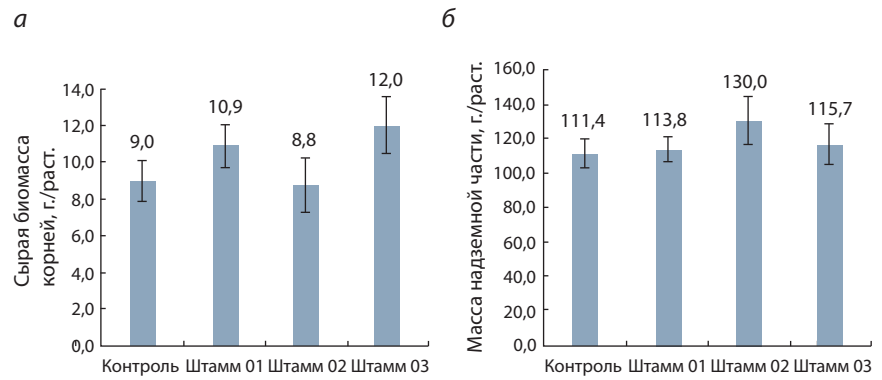


Рис. 6. Накопление сырой биомассы корней и надземной части растений вигны сорта Сибирский размер при инокуляции разными штаммами *Bradyrhizobium* sp.

Таблица 2. Активность азотфиксации у сортов вигны Сибирский размер и Юньнаньская при инокуляции растений разными штаммами *Bradyrhizobium* sp.

Сорт	Активность нитрогеназы при инокуляции растений штаммом ризобий, нмоль C_2H_4 /раст./ч		
	штамм 01	штамм 02	штамм 03
Сибирский размер	$2499,6 \pm 1393,0$ 853,3–5269,1	$3397,0 \pm 1514,4$ 1283,2–6332,6	$5155,3 \pm 878,8$ 3817,5–6811,4
Юньнаньская	$5255,5 \pm 2036,2$ 1203,0–7630,2	$4516,1 \pm 1148,7$ 2258,4–6013,4	$4673,0 \pm 719,0$ 3252,9 – 5578,7

В числителе: $M \pm m_M$, в знаменателе: $M_{\min} - M_{\max}$ (минимальное и максимальное значения показателя активности азотфиксации); в контроле активность азотфиксации равна нулю.

(штамм 01), либо отсутствием эффекта от инокуляции (штаммы 02 и 03). Сорт Юньнаньская характеризовался более высокой семенной продуктивностью (13,2–14,2 шт./раст.) в вариантах инокуляции всеми анализируемыми штаммами (рис. 5). Полученные результаты могут быть обусловлены генотипическими различиями у анализируемых сортов вигны.

При сравнении с соей (сорт Киевская 27) в условиях Украины все использованные штаммы вида *Bradyrhizobium japonicum* показали однозначно положительное влияние на урожайность растений (от 7 до 38 % по отношению к контролю), хотя характеризовались отсутствием прямой связи между количеством, массой клубеньков, азотфиксирующей активностью и урожайностью (Драгозов и др., 2011).

В конце вегетации наибольшая сырая биомасса корней вигны сорта Сибирский размер отмечена при использовании штамма 03 – $12,0 \pm 1,58$ г (контроль – $9,0 \pm 1,16$ г) (рис. 6). Показатели сырой биомассы остальных вариантов опыта (штаммы 01 и 02) оказались в пределах ошибки выборочной средней контроля (без инокуляции).

Более высокий показатель накопления сырой биомассы надземной части растений у сорта Сибирский размер отмечен при использовании штамма 02 – 130,0 г/раст., почти одинаковые значения (в пределах ошибки выборочной средней) – с применением штаммов 01 – 113,8 и 03 – 115,7 г/раст., в контроле – 111,4 г/раст.

Данные оценки активности азотфиксации показали активность нитрогеназы разных штаммов у сорта Сибирский размер от 853,3 до 6811,4 нмоль C_2H_4 /раст./ч, сорта Юньнаньская – от 1203,0 до 7630,2 нмоль C_2H_4 /раст./ч (табл. 2). Активность нитрогеназы, достигнутая при использовании разных штаммов, на сорте Сибирский размер варьирует от 853,3 до 6811,4 нмоль C_2H_4 /раст./ч, на сорте Юньнаньская – от 1203,0 до 7630,2 нмоль C_2H_4 /раст./ч. Высокие значения этого показателя отмечены у сорта Сибирский размер при использовании штамма 03 ($5155,3 \pm 878,8$ нмоль C_2H_4 /раст./ч); сорта Юньнаньская – штаммов 01 ($5255,5 \pm 2036,2$ нмоль C_2H_4 /раст./ч), а также 03 ($4673,0 \pm 719,0$ нмоль C_2H_4 /раст./ч). В контроле (без инокуляции) активность азотфиксации была равна нулю.

Проведенные эксперименты показали достаточно высокие значения активности нитрогеназы на сортах вигны в Сибири в сравнении с данными, полученными в США при выращивании растений пяти сортов в сосудах и инокуляции эффективными штаммами USDA61 и USDA74: от $1,40 \pm 0,45$ до $8,1 \pm 4,13$ мкмоль C_2H_4 /раст./ч (Keyser et al., 1982).

Анализ сопряженностей показал довольно тесную корреляционную связь между активностью азотфиксации и массой клубеньков (шт./раст.): $r = 0,78$ ($p > 0,95$), слабее – между азотфиксацией и общим количеством клубеньков: $r = 0,540$ ($p < 0,95$). Между активностью азотфиксации и количеством клубеньков больше 0,5 см за-

висимость слабая ($r = 0,061, p < 0,95$). Схожие результаты прямой зависимости азотфиксации от массы и количества клубеньков при инокуляции вигны четырьмя штаммами *B. japonicum* были получены в Институте сельскохозяйственной микробиологии НААН Украины (Крутило, 2010), но степень корреляции этих признаков была ниже (по приведенным табличным данным, $r = 0,47$ и $0,38$ соответственно). На положительную связь между азотфиксацией и количеством клубеньков указывают также авторы исследования, проведенного в Танзании (Marandu et al., 2010). Экспериментами в условиях теплицы (Wadisirisuk, Weaver, 1985) было показано, что количество бактериоидов в клубеньках возрастает с увеличением массы клубенька. В то же время авторы указывают на отсутствие стабильно тесной зависимости между активностью азотфиксации и количеством бактериоидов в клубеньках: в одном эксперименте коэффициент регрессии был $0,93$, в другом – $0,65$. На то, что количество клубеньков не всегда коррелирует с показателем активности азотфиксации, указывают и данные, полученные на горохе (Омельянюк и др., 2013; Omelyanuk et al., 2014). Вероятно, функциональное состояние клубенька при достижении им оптимального для протекания комплекса биохимических процессов размера определяет эффективность азотфиксации, а не его физический размер.

Таким образом, впервые для агроклиматических условий Сибири созданы эффективные симбиотические системы на основе двух новых сортов вигны, Сибирский размер и Юньнаньская, и двух штаммов клубеньковых бактерий *Bradyrhizobium* sp., у которых уровни нодуляционной способности и активности азотфиксации оказались сопоставимы с аналогичными показателями в традиционных районах ее производства (страны Африки, Бразилия, США). Установлены различия между двумя сортами по урожаю плодов при инокуляции растений ризобиями. Для полного использования потенциала симбиотической азотфиксации с учетом высокой нитрогеназной активности и сохранения большего количества клубеньков к концу сезона для инокуляции вигны сортов Сибирский размер и Юньнаньская целесообразно использовать штаммы 162 0501 и 164 0503. В дальнейшем в популяциях вигны необходимо выявить формы с более активной нодуляцией и азотфиксацией, определить генетический контроль этих признаков, а также изучить условия использования этих и других штаммов (температура, pH почвы), взаимодействие с микопатогенами, вызывающими заболевание корней, а также дозы и формы применения макро- и микроэлементов.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за участие в проведении экспериментов сотрудникам ИЦиГ СО РАН: М.Н. Гляненко, Т.М. Мищенко и сотрудникам ЦСБС СО РАН Н.Я. Гордиенко и А.А. Эрст. Работа поддержана бюджетным финансированием по госзаданию, проект № 0324-2015-0005.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Вишнякова М.А., Александрова Т.Г., Буравцева Т.В., Булынец С.В., Бурляева М.О., Егорова Г.П., Семенова Е.В., Сеферова И.В., Яньков И.И. Стратегия и тактика мобилизации генетических ресурсов зернобобовых в коллекцию ВИР на рубеже XX–XXI веков. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Спб.: ВИР. 2012;169:41-52.
- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию (по состоянию на 09.04.2015 г.) (дата обращения: 20.08.2015). http://www.gosort.com/ree_cont.html
- Драговоз И.В., Леонова Н.О., Иутинская Г.А. Синтез фитогормонов штаммами *Bradyrhizobium japonicum* различной симбиотической эффективности. Микробиол. журн. 2011;73(4):29-35.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука. 1973.
- Крутило Д.В. Функціонування симбіотичної системи вигни китайська – бульбочкові бактерії. Сільськогосподарська мікробіологія: міжвідомчий тематичний науковий збірник. Чернівці: ЦНПІ. 2010;12:46-58.
- Наумова Н.Б., Фотев Ю.В., Бугровская Г.А., Белоусова В.П. Макро- и микроэлементный состав вигны, кивано, момордики и бенинказы при тепличном выращивании. Овощи России. 2014; 3(24):11-17.
- Омельянюк Л.В., Сидорова К.К., Шумный В.К. Изучение симбиотических признаков – нодуляции и азотфиксации – у районированных сортов и перспективных линий гороха (*Pisum sativum* L.) при выращивании растений на двух фонах питания азотом. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(3):424-429.
- Павлова А.М. Значение спаржевой вигны для селекции. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1959;32(3):228-232.
- Семенова И.В. Изучение способности штаммов *Bradyrhizobium japonicum* к симбиозу с *Vigna unguiculata*. VI Молодежная школа-конференция с международным участием «Актуальные аспекты современной микробиологии». Тезисы, 25–27 октября 2010 г. М., 2010:66-67.
- Серова Т.А., Цыганов В.Е. Старение симбиотического клубенька у бобовых растений: молекулярно-генетические и клеточные аспекты (обзор). С.-х. биология. 2014;5:3-15.
- Фотев Ю.В., Белоусова В.П. Вигна. Интродукция нетрадиционных плодовых, ягодных и овощных растений в Западной Сибири. Отв. ред. И.Ю. Коропачинский, А.Б. Горбунов. Новосибирск: «Гео», 2013:172-193.
- Фотев Ю.В., Кудрявцева Г.А., Белоусова В.П. Биологические особенности и продуктивность вигны овощной в условиях Сибири. Сиб. вестн. с.-х. науки. 2007;4:32-36.
- Agbenin J.O., Lombin G., Owonubi J.J. Effect of boron and nitrogen fertilization on cowpea nodulation, mineral nutrition and grain yield. Fertilizer Res. 1990;22(2):71-78.
- Awonaike K.O., Kumarasinghe K.S., Danso S.K.A. Nitrogen fixation and yield of cowpea (*Vigna unguiculata*) as influenced by cultivar and *Bradyrhizobium* strain. Field Crops Res. 1990;24(3-4): 163-171.
- Dakora F.D., Belane A.K., Mohale K.C., Makhubkdu T.I., Makhura P., Pule-Meulenberg F., Mapope N., Mogkelhe S.N., Gyoglluu C., Phatlane G.P., Muhaba S., Mokobane F., Oteng-Frimpong R. Food Grain Legumes: Their Contribution to Soil Fertility, Food Security and Human Nutrition/Health in Africa. Biological Nitrogen Fixation. Eds F.J. de Bruijn. John Wiley and Sons, Inc., 2015;2(Ch. 105): 1063-1070.
- Gómez C. Cowpea: Post-Harvest Operations. Ed. D. Mejía. FAO, Rome (Italy). 2004.
- Kahn B.A., Stoffella P.J. Nodule distribution among root morphological components of field-grown cowpeas. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1991;116(4):655-658.
- Keyser H.H., Berkum P.V., Weber D.F. A comparative study of the physiology of symbioses formed by *Rhizobium japonicum* with *Glycine max*, *Vigna unguiculata*, and *Macroptilium atropurpureum*. Plant Physiol. 1982;70:1626-1630.

- Marandu A.E.T., Semu E., Mrema J.P., Nyaki A.S. Quantification of atmospheric N₂ fixed by cowpea, pigeonpea and greengram grown on Ferralsols in Muheza District, Tanzania. *Tanzania J. Agric. Sci.* 2010;10(1):28-37.
- Neves M.C.P., Ramos M.L.G., Martinazzo A.F., Botelho G.R., Doberiner J. Adaptation of more efficient soybean and cowpea rhizobia to replace established populations. *Biological nitrogen fixation and sustainability of tropical agriculture: Proc. of the 4th Intern. Conf. of the African Association for Biological Nitrogen Fixation (AABNF), Int. Inst. Tropical Agric., Nigeria. Sept. 24–28, 1990:219-233.*
- Omel'yanuk L.V., Sidorova K.K., Shumny V.K. Study of nodulation and nitrogen fixation in introduced cultivars and candidate lines of pea (*Pisum sativum* L.) grown at two nitrogenous nutrition levels. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2014;4(1):19-22.
- Piennar B.J., van Wyk A.E. The *Vigna unguiculata* complex (Fabaceae) in South Africa. *South Afr. J. Bot.* 1992;58:414.
- Pule-Meulenberg F., Alphonsus K., Belane A.K., Krasova-Wade T., Dakora F.D. Symbiotic functioning and bradyrhizobial biodiversity of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) in Africa. *BMC Microbiol.* 2010;10:1-12. DOI 10.1186/1471-2180-10-89
- Pule-Meulenberg, F., Dakora, F.D. Nodule Functioning and Symbiotic Efficiency of Cowpea and Soybean Varieties in Africa. *Biological Nitrogen Fixation*. Ed. F.J. de Bruijn. John Wiley and Sons, Inc, Hoboken, NJ (USA). 2015;2:1025-1030. DOI 10.1002/9781119053095.ch100
- Senaratne R., Ratnasinghe D.S. Ontogenic variation in nitrogen fixation and accumulation of nitrogen in mungbean, blackgram, cowpea, and groundnut. *Biology Fert. Soils.* 1993;16(2):125-130.
- Singh B.B. Cowpea: the food legume of the 21st century. Madison, WI., USA. 2014. DOI 10.2135/2014.cowpea URL: <http://dx.doi.org/10.2135/2014.cowpea>
- Singh B.B., Chambliss O.L., Sharma B. Recent advances in cowpea breeding. *Advances in cowpea research*. Eds B.B. Singh, D.R. Mohan, K.E. Dashiell, L.E.N. Jackai. Copublication of International Institute of Tropical Agriculture (IITA) and Japan International Research Center for Agricultural Sciences (JIRCAS). IITA. Ibadan, Nigeria. 1997:30-49.
- Wadisirisuk P., Weaver R.W. Importance of bacteroid number in nodules and effective nodule mass to dinitrogen fixation by cowpeas. *Plant Soil.* 1985;87(2):223-231.
- Wang D., Yang S., Tang F., Hongyan Zhu H. Symbiosis specificity in the legume – rhizobial mutualism. *Cell. Microbiol.* 2012;14(3):334-342. DOI 10.1111/j.1462-5822.2011.01736.x
- You Z., Marutani M., Borthakur D. Diversity among *Bradyrhizobium* isolates nodulating yardlong bean and sunnhemp in Guam. *J. Appl. Microbiol.* 2002;93(4):577-584. DOI 10.1046/j.1365-2672.2002.01733.x



Наследование признака «многоцветковость» у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F₂

В.С. Арбузова¹✉, О.Б. Добровольская¹, П. Мартинек², Е.В. Чуманова¹, Т.Т. Ефремова¹

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² ООО «Агротест фито». Компания по тестированию, консультированию и исследованиям в области сельского хозяйства, Кромержиж, Чешская Республика

Оценивали параметры продуктивности колоса у растений сортов Новосибирская 67 (N67), Саратовская 29 (С29), Пуза-4 и «многоцветковой» линии Skle 123-09 в разные по условиям вегетации годы. Установлено, что у многоцветковой линии число зерен колоса и озерненность колоска достоверно выше, чем у сортов N67, С29 и Пуза-4, и проявление многоцветковости зависит как от условий вегетации, так и генотипа. Таким образом, «многоцветковость», или многозерность, – генетически обусловленный признак, с которым можно вести селекционную работу. При изучении популяций гибридов F₂ С29 × Skle123-09, N67 × Skle123-09, P-4 × Skle123-09 были выделены растения, обладающие веерообразными колосками и высокой озерненностью, как Skle 123-09, и имеющие наилучшие показатели других признаков колоса, как сорта-реципиенты. Семена этих растений будут использованы для закрепления признака «многоцветковость». С помощью двухфакторного дисперсионного анализа выявлено, что число завязавшихся зерен на колос зависит от условий выращивания, генотипа и их взаимодействия. Изменчивость признака «озерненность колоска» у засухоустойчивых сортов С29 и Пуза-4 в основном зависит от генотипа, в меньшей степени от взаимодействия генотип × среда. У сорта N67, созданного для условий Западной Сибири, – лишь от генотипа. На массу зерна колоса главным образом влияет взаимодействие генотип × среда (почти на 60 %), а влияние факторов А (генотип) и В (условия среды) оказалось в два раза меньше. На изменчивость признака «масса одной зерновки» у гибридов F₂ С29 × Skle123-09 и P-4 × Skle 123-09 влияние оказывают факторы среды, генотип и их взаимодействие. Вклад генотипа составляет более 70 %, а у гибридов F₂ N67 × Skle 123-09 доля изменчивости наибольшая при взаимодействии генотип × среда и составляет 77 %.

Ключевые слова: мягкая пшеница; многоцветковость; дисперсионный анализ; изменчивость.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Арбузова В.С., Добровольская О.Б., Мартинек П., Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т. Наследование признака «многоцветковость» у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F₂. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):355-363. DOI 10.18699/VJ16.125

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Arbuzova V.S., Dobrovolskaya O.B., Martinek P., Chumanova E.V., Efremova T.T. Inheritance of signs of «many-flowered» common wheat and evaluation of productivity of the spike of F₂ hybrids. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):355-363. DOI 10.18699/VJ16.125

УДК 633.111.1:631.52:575.22

Поступила в редакцию 23.03.2015 г.

Принята к публикации 27.04.2015 г.

© АВТОРЫ, 2016

Inheritance of signs of «many-flowered» common wheat and evaluation of productivity of the spike of F₂ hybrids

V.S. Arbuzova¹✉, O.B. Dobrovolskaya¹, P. Martinek², E.V. Chumanova¹, T.T. Efremova¹

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Agrotest Fito, Ltd. Agricultural Testing, Advisory Services and Research, Kroměříž, Czech Republic

Parameters of spike productivity in plants varieties Novosibirskaya 67 (N67), Saratovskaya 29 (S29), Puza-4 and «many-flowered» line Skle 123-09 were assessed in two years with different weather conditions. It was shown that «many-flowered» line Skle 123-09 is significantly higher in the number of grains per spike and number of grains per spikelet than varieties N67, S29 and Puza-4, and that the expression of «many-flowering» depends on the environmental conditions and the genetic background. It was shown that the «many-flowering» is a genetic trait and is therefore workable. A study of hybrids F₂ С29 × Skle123-09, N67 × Skle 123-09, P-4 × Skle 123-09 isolated plants with fan-shaped cones and a high number of grains per spikelet as Skle 123-09 and having the best performance of other features as ear varieties recipients. The seeds of these plants will be used to secure «flowering». Two-factor analysis of variance showed that the number of grains per spike knotted depends on growing conditions, genotype and their interaction. Variability of grains per spikelet in drought-resistant varieties of S29 and Puza-4 is mainly dependent on the genotype and, to a lesser extent, on the «genotype × environment» interaction. In variety N67 created for West Siberia, only genotype is a factor. The weight of a grain per ear primarily is primarily affected by «genotype × environment» (almost 60 %), while the influence of «genotype × environmental» was half as strong. The variability of «masse of one grain» in F₂ hybrids (S29, P-4 × Skle123-09) is influenced by environmental factors, genotype and their interplay. Genotype accounts for the highest impact (> 70 %). F₂ hybrids (N67 × Skle 123-09) share the greatest variability in the «genotype × environment» interaction (77 %).

Key words: *Triticum aestivum* L.; multifloret line; two-way analysis of variance; variability.

Увеличение продуктивности пшеницы представляет собой одну из самых трудных задач селекции, что связано с полиплоидной структурой ее генома и комплексностью этого признака. Растения пшеницы, растущие в полевых условиях, должны обладать комплексной устойчивостью к болезням и вредителям, засухоустойчивостью, жаростойкостью и многими другими адаптивными признаками (Пшеницы мира, 1987). На сложность генетической природы продуктивности, которая обладает значительной вариабельностью, и ее отдельных компонентов указывали многие авторы (Филипченко, 1934; Вавилов, 1935). В классических исследованиях количественных признаков оценивают взаимодействие факторов генотип \times среда, при этом учитывают действие генотипа (Драгавцев, 2003), что не позволяет определить число генов, детерминирующих развитие самого признака продуктивности или его компонентов. После создания полной моносомной серии мягкой пшеницы по сорту Chinese Spring стало возможным изучать генетическую природу различных качественных и количественных признаков (Sears, 1954). Было показано, что практически во всех хромосомах генома мягкой пшеницы расположены гены, отвечающие за развитие признаков продуктивности (Morris, 1962–1972; Ауземус др., 1970; Ригин, 1971; Лелли, 1980; Арбузова, Майстренко, 1986; Цильке, 2003). Ряд ученых, изучая различные сорта и линии пшеницы, пытались выяснить, какие этапы развития растений играют основную роль в формировании признаков продуктивности колоса и возможности их улучшения. Другие нашли связь признаков продуктивности с генами *Dw* (*dwarf*) и *Rht* (*reduced height*), ответственными за высоту растений пшеницы (Fischer, 1975, 1985; Fischer et al., 1977; Brooking, Kirby, 1981; Fischer, Stokman, 1986; Youseffian et al., 1992; Abbate et al., 1995, 1997; Bindraban et al., 1998; Slafer et al., 2001; Toyota et al., 2001; Gonzalez et al., 2005).

У многих количественных признаков пшеницы проявляется достоверная изменчивость во взаимодействии генотип \times среда, при этом учитывают действие отдельных локусов или локусов количественных признаков (QTL) (Börner et al., 2002). Так, для учета действия отдельных локусов была создана картирующая популяция (ITMI), насыщенная молекулярными маркерами RFLP (около 800) (Marino et al., 1996) и SSR (более 2 тыс. микросателлитных маркеров) (Röder et al., 1998; Ganai, Röder, 2007). Картирующая популяция ITMI была оценена в полевых условиях по ряду морфологических и хозяйственно ценных признаков с целью идентификации и картирования QTL, впервые выявленных в различных эколого-географических регионах России (Чесноков и др., 2012; Chesnokov et al., 2013). В результате работы идентифицировано 186 QTL, часть из которых могут быть зависимыми или независимыми от воздействия окружающей среды, а изученные количественные признаки взаимосвязаны и коррелируют между собой. Некоторые исследователи считают, что использование в скрещиваниях уникальных форм, имеющих большое число колосков, цветков и зерен, может быть одним из путей повышения урожайности пшеницы (Martinek, Bednar 1988, 2001; Hucl, Fowler, 1992; Martinek, 1994; Li, Zhao, 2000; Aliyeva, Aminov, 2011; Sreenivasulu, Schnurbusch, 2012). Примером может

быть пшеница, относящаяся к виду *Triticum turgidum* L., обладающая индивидуальными особенностями, которые отличают ее от всех известных пшениц. Она имеет дополнительные промежуточные чешуи, расположенные между второй колосковой и первой цветковой чешуями, которые представляют собой недоразвитые цветки. Эта пшеница характеризуется повышенной многоцветковостью и, следовательно, многозерностью, что нехарактерно для мягкой пшеницы, и обладает уникальной способностью точек роста функционировать после полного выколашивания, и при некоторых условиях в колоске может сформироваться до 26 фертильных цветков (Острейко, 1959). Поэтому весьма актуальным является изучение новых источников многоцветковости и их генетических характеристик.

Цель работы – сравнить параметры продуктивности колоса у многоцветковой линии Skle 123-09 и сортов яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29), Новосибирская 67 (Н67) и Пуза-4, а также растений гибридных популяций F_2 (С29, Н67, Р-4 \times Skle 123-09) и оценить возможность использования линии Skle 123-09 как донора многоцветковости.

Материалы и методы

В исследованиях использовали сорта яровой мягкой пшеницы С29, Н67 и индийский сорт Пуза-4 (Р-4). Сорта С29 и Н67 имеют длинный колос, наибольшую массу одной зерновки, а также характеризуются высокими пластичностью и засухоустойчивостью. Образец «многоцветковой» формы Skle 123-09 получен от доктора П. Мартинека (Общество с ограниченной ответственностью «Агротест фито», Кромержж, Чешская Республика). Данная линия была получена на основе образца «многоколосковой» мягкой пшеницы из Китая, переданного в ООО «Агротест фито» д-ром Wang Tao без детального описания происхождения.

Линия Skle 123-09 стабильно наследует признак многоцветковости как в полевых условиях, так и условиях гидропонной теплицы (Добровольская и др., 2014). Надо отметить, что в полевых условиях признак более выражен, в колосках развивается большое количество фертильных цветков и зерен – от 4 до 6 (рисунок). На рисунке приведены для сравнения колосья сорта С29 и линии Skle 123-09.

Для изучения наследования признака «многоцветковость» анализировали три комбинации гибридных популяций растений F_2 : С2 \times Skle 123-09, Н67 \times Skle 123-09, Р-4 \times Skle 123-09. Ежегодно каждую гибридную популяцию F_2 сеяли в трех повторностях, используя семена одной репродукции. Из каждой гибридной популяции брали случайно по 120 растений, наилучший колос которых использовали для структурного анализа. Из популяций сортов в анализ брали по 25 характерных колосьев. Колосья обмолачивали и учитывали следующие показатели: число зерен колоса (ЧЗК); озерненность колоска $O = \text{ЧЗК}/\text{ЧКК}$, где ЧЗК – число зерен колоса, ЧКК – число колосков колоса. Массу зерна колоса (МЗК) определяли на весах марки Scout™ PRO, 0,600 g. Массу одной зерновки вычисляли по формуле: $M13 = \text{МЗК}/\text{ЧЗК}$ (мг).

Для оценки значимости различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали критерий Стьюдента (Рокицкий, 1974). Данные для признаков ЧЗК, O , МЗК и М13 сортов и гибридных популяций

F₂ подвергали двухфакторному дисперсионному анализу по программе SNEDECOR 5.61 (www.odasoft.narod.ru).

Данные по признакам «длина колоса» (ДК), «плотность колоса» (D), ЧКК и их анализ были опубликованы ранее (Арбузова и др., 2014; Arbuzova et al., 2015). Однако в этой статье приводятся результаты двухфакторного анализа всех показателей, в том числе ДК, ЧКК и D у сортов, линии Skle 123-09 и гибридных популяций F₂ (C29, H67, P-4 × Skle 123-09).

В 2010 г. в момент всходов, колошения и начала налива зерна выпало достаточное количество влаги, что положительно повлияло на формирование элементов продуктивности колоса. По количеству осадков 2011 г. оказался более засушливым, и растения на протяжении всей вегетации не получали достаточного количества влаги.

Результаты и обсуждение

Как было отмечено, урожай зерна определяют, главным образом, четыре компонента (Лелли, 1980). Первый зависит от способности к прорастанию, т.е. от числа продуктивных растений на единицу площади (I, II этапы органогенеза). Второй определяется продуктивной кустистостью, зависящей от стеблеобразующей способности и площади питания (III–VII этапы органогенеза). Третий компонент урожая зависит от длины колоса, числа колосков колоса, плотности колоса, числа зерен колоса и озерненности колоска (V–IX этапы органогенеза). Четвертый компонент зависит от средней массы зерна колоса и массы 1000 зерен (X–XII этапы органогенеза). Для прохождения всех этапов органогенеза требуется устойчивость растений к абии- и биострессорам.

При детальном рассмотрении признаков продуктивности колоса у изучаемых сортов и линий в обе вегетации



Колосья сорта Саратовская 29 (а) и многоцветковой линии Skle 123-09 (б).

четко видно, что многоцветковая линия Skle 123-09 по большинству признаков, за исключением ДК, значимо превосходила сорта C29, H67 и P-4. Наиболее ярко это проявилось в условиях вегетации 2010 г. (табл. 1). В засушливом 2011 г. тенденция сохранилась лишь по абсолютной величине признака. Сорта C29 и H67 обладают длинными и менее плотными колосьями, чем Skle 123-09,

Таблица 1. Средние значения показателей признаков продуктивности колоса у сортов мягкой пшеницы Новосибирская 67, Саратовская 29, Пуза-4 и линии Skle 123-09. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Признак	Год	H67	C29	P-4	Skle 123-09
Длина колоса, см	2010	9,38 ± 0,81*	8,35 ± 0,52	7,43 ± 0,60	7,54 ± 0,66
	2011	8,67 ± 0,57**	6,92 ± 0,64	6,73 ± 0,52	6,79 ± 0,48
Число колосков в колосе, шт,	2010	14,92 ± 1,19	13,80 ± 1,12	11,63 ± 0,92***	15,28 ± 0,99
	2011	14,78 ± 1,35	12,26 ± 0,93	14,35 ± 1,35	13,40 ± 1,17
Плотность колоса (D)	2010	15,93 ± 1,13**	16,54 ± 1,18*	15,69 ± 1,24**	20,23 ± 1,36
	2011	16,88 ± 1,17*	17,80 ± 1,45	21,32 ± 1,19	21,10 ± 1,90
Число зерен колоса, шт,	2010	42,86 ± 6,52**	40,87 ± 3,99***	26,05 ± 2,92***	59,47 ± 4,5
	2011	37,29 ± 4,66	30,56 ± 3,91**	44,53 ± 6,27	43,60 ± 4,57
Озерненность колоска, шт,	2010	2,90 ± 0,36**	2,98 ± 0,25**	2,22 ± 0,22***	3,96 ± 0,39
	2011	2,48 ± 0,31**	2,50 ± 0,37**	3,10 ± 0,39	3,60 ± 0,39
Масса зерна колоса, г	2010	1,45 ± 0,30*	1,63 ± 0,28	1,16 ± 0,15***	2,14 ± 0,26
	2011	1,59 ± 0,29	1,18 ± 0,25	1,45 ± 0,28	1,42 ± 0,22
Масса одного зерна, мг	2010	34,40 ± 4,83	39,65 ± 4,60	44,64 ± 3,23	36,51 ± 3,40
	2011	42,27 ± 4,22*	38,87 ± 4,52	32,49 ± 3,19	32,45 ± 2,95

* 0,1 ≤ p ≤ 0,05; ** 0,05 ≤ p ≤ 0,01; *** 0,01 ≤ p ≤ 0,001.

в колоске которых завязывается 2–3 зерна со средней массой 34,4–42,3 мг соответственно. У линии Skle 123-09 средняя ДК = 7 см, веерообразные колоски расположены на нем очень плотно. Сорта С29, Н67 и Р-4 формировали менее плотные колосья (на 21,3, 18,3 и 23,9 % соответственно), чем линия Skle 123-09 в условиях 2010 г. (табл. 1). В условиях засушливого года у Skle 123-09 индекс плотности был наивысшим (D = 21,1), сорта С29 и Р-4 достоверно не отличались от Skle 123-09, вероятно, из-за того, что они больше подходят к засушливым зонам возделывания. Плотность колоса у сорта Н67 была достоверно меньше (на 19,4 %), чем у многоцветковой линии (Арбузова и др., 2014; Arbuzova et al., 2015). В благоприятных условиях у Skle 123-09 завязалось максимальное число зерен на колос (59,5 шт.), тогда как у сортов показатели были достоверно ниже: у Н67 – 42,9 зерновок, С29 – 40,9 и Р-4 – 26. У Skle 123-09 колоски в среднем характеризовались высокой фертильностью (от 4 до 6 зерновок на колосок), ЧЗК было значительно выше, чем у сортов Н67, С29 и Р-4 (табл. 1).

Двухфакторный дисперсионный анализ по признакам продуктивности колоса исследуемых сортов в сравнении с Skle 123-09 показал, что доля изменчивости признаков ДК, ЧКК, ЧЗК и озерненности колоска в большей степени зависят от генотипа сортов, условий их выращивания и взаимодействия генотип × среда (табл. 2). Необходимо отметить, что у сортов С29 и Р-4 доля изменчивости признака ДК на 74,83 и 91,16 % зависит от условий выращивания. Кроме того, на выраженность признака ДК у сорта С29 на 11,7 % влияет генотип и на 14,83 % – взаимодействие факторов А × В. Напротив, формирование признака ДК у сорта Н67 на 85,19 % зависит от генотипа и только на 14 % от условий выращивания (табл. 2). Формирование ЧКК для каждого сорта контролируется по-разному. Так, у сортов С29 и Н67 формирование этого признака на 51,61 и 42,37 % зависит от условий среды. Кроме того, у Н67 оно на 34,32 % зависит от взаимодействия генотип × среда, у Р-4 на формирование этого признака на 21,91 % влияет генотип и на

Таблица 2. Двухфакторный дисперсионный анализ сортов мягкой пшеницы Саратовская 29, Новосибирская 67 и Руза-4 в сравнении с многоцветковой линией Skle 123-09 по признакам продуктивности колоса. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Изменчивость	Саратовская 29					
	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Длина колоса						
Общая	3,089	7	0,444	100		
Фактор А (год)	2,311	1	2,311	74,83	68,481	0,00116*
Фактор В (генотип)	0,361	1	0,361	11,70	10,704	0,03074*
Взаимодействие А × В	0,281	1	0,281	14,83	8,333	0,04471*
Случайные факторы	0,135	4	0,034	4,37		
Число колосков колоса						
Общая	11,200	7	1,600	100		
Фактор А (год)	5,780	1	5,780	51,61	11,796	0,02643*
Фактор В (генотип)	3,380	1	3,380	30,18	6,8980	0,05841
Взаимодействие А × В	0,080	1	0,080	0,71	0,1633	0,70684
Случайные факторы	1,960	4	0,490	17,50		
Число зерен колоса						
Общая	79,209	7	11,316	100		
Фактор А (год)	4,061	1	4,061	5,13	19,455	0,01159*
Фактор В (генотип)	57,781	1	57,781	72,95	276,80	0,00008*
Взаимодействие А × В	16,531	1	16,531	20,87	79,192	0,00088*
Случайные факторы	0,835	4	0,209	1,05		
Озерненность колоска						
Общая	3,235	7	0,462	100		
Фактор А (год)	0,405	1	0,405	12,52	2,6129	0,18130
Фактор В (генотип)	2,205	1	2,205	68,16	14,226	0,01958*
Взаимодействие А × В	0,005	1	0,005	0,15	0,0323	0,86619
Случайные факторы	0,620	4	0,155	19,17		
Масса одного зерна						
Общая	122,600	7	17,514	100		
Фактор А (год)	11,520	1	11,520	9,40	0,7695	0,42985
Фактор В (генотип)	46,080	1	46,080	37,59	3,0782	0,15421
Взаимодействие А × В	5,120	1	5,120	4,18	0,3420	0,59007
Случайные факторы	59,880	4	14,970	48,84		

* Достоверно при $p < 0,05$.

66,4 % – взаимодействие обоих факторов. С29 и Р-4 относятся к категории засухоустойчивых сортов и ведут себя аналогично при формировании признака ЧЗК. Показано, что на выраженность ЧЗК этих сортов генотип влияет на 72,95 и 70,9 % соответственно, условия среды – 5,13 и 5,24 %, а взаимодействие факторов А × В – 20,87 и 22,48 % (табл. 2). По нашим данным, у линии Skle 123-09 многоцветковость модифицируется условиями среды, хотя всегда в колоске формируется не менее 4 зерновок (Добровольская и др., 2014). Важно отметить, что озерненность колоска является результирующим признаком, но формирование его зависит в основном от генотипа исследуемых сортов (на 68,16, 69,64 и 62,46 % соответственно) в сравнении с линией Skle 123-09.

Новосибирская 67						Puza-4					
Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Длина колоса											
8,035	7	1,187	100			1,075	7	0,154	100		
1,125	1	1,125	14,0	75,0	0,00098*	0,980	1	0,980	91,16	78,400	0,00090*
6,845	1	6,845	85,19	456,33	0,00003*	0,045	1	0,045	4,19	3,600	0,13061
0,005	1	0,005	0,06	0,3333	0,59464	0,000	1	0,000	0,000	0,000	1,00000
0,060	4	0,015	0,75			0,050	4	0,013	4,65		
Число колосков колоса											
4,720	7	0,674	100			16,635	7	2,376	100		
2,000	1	2,000	42,37	13,333	0,02174*	0,405	1	0,405	2,43	1,0519	0,36303
0,500	1	0,500	10,59	3,3333	0,14193	3,645	1	3,645	21,91	9,4675	0,03704*
1,620	1	1,620	34,32	10,800	0,03032*	11,046	1	11,045	66,40	28,688	0,00586*
0,600	4	0,150	12,71			1,540	4	1,540	9,26		
Число зерен колоса											
44,840	7	6,406	100			74,815	7	10,688	100		
0,045	1	0,045	0,10	0,1176	0,74887	3,920	1	3,920	5,24	15,223	0,01752*
8,820	1	8,820	19,67	23,059	0,00864*	53,045	1	53,045	70,90	206,00	0,00014*
34,445	1	34,445	76,82	90,052	0,00069*	16,820	1	16,820	22,48	65,320	0,00127*
1,530	4	0,383	3,41			1,030	4	0,258	1,38		
Озерненность колоска											
3,460	7	0,499	100			4,235	7	0,605	100		
0,320	1	0,320	9,25	1,7778	0,25329	0,125	1	0,125	2,95	0,8064	0,41994
2,420	1	2,420	69,64	13,444	0,02145*	2,645	1	2,645	62,46	17,065	0,01448*
0,000	1	0,000	0,000	0,000	1,000	0,845	1	0,845	19,95	5,4516	0,07983
0,72	4	0,180				0,620	4	0,155	14,64		
Масса одного зерна											
160,395	7	22,914	100			248,695	7	35,528	100		
7,605	1	7,605	4,74	0,5812	0,48832	129,605	1	129,605	52,11	9,6937	0,0375*
29,645	1	29,645	18,48	2,2656	0,20673	32,805	1	32,805	13,19	2,4536	0,19232
70,805	1	70,805	44,14	5,4112	0,08059	32,805	1	32,805	13,19	2,4536	0,19232
52,340	4	13,085	32,63			53,480	4	13,370	21,50		

Это значит, что многоцветковую линию Skle 123-09 можно использовать в качестве донора при разработке программ для повышения урожайности сортов мягкой пшеницы. На выраженность признака M13 у сортов С29 и Н67 не обнаружено какого-либо влияния внешних условий (А), генотипа (В) и их взаимодействия. Только у сорта Р-4 на M13 достоверно (на 52,11 %) влияют условия среды (фактор А) (табл. 2).

Следует отметить, что если на развитие вышеперечисленных компонентов колоса в большей степени влияют

условия вегетации на ранних этапах органогенеза, то формирование ЧЗК зависит от того, насколько благоприятен климат при прохождении более поздних этапов органогенеза (IX этап и последующие). Из внешних факторов на количество завязываемых семян в первую очередь влияют температура и влажность воздуха. Согласно данным Кумакова (1980), оптимальная температура в период опыления и оплодотворения должна быть в пределах 15–20 °С, а относительная влажность воздуха – 40–70 %. К тому же на время цветения растений влияют такие факторы, как дли-

Таблица 3. Пределы изменчивости показателей признаков продуктивности колоса гибридных популяций F₂ (C29, H67, P-4 × Skle 123-09) в сравнении с родительскими сортами. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Признак	Год	F ₂ (C29 × Skle 123-09)	C29	F ₂ (H67 × Skle 123-09)	H67	F ₂ (P-4 × Skle 123-09)	P-4	Skle 123-09
Число зерен колоса, шт.	2010	10–70	10–60	20–70	20–50	10–70	10–70	10–60
	2011	20–70	30–60	20–70	30–60	20–70	20–70	30–70
Озерненность колоска, шт.	2010	1–4	1–4	1–4	1–4	1–4	1–4	1–5
	2011	1–4	2–4	1–5	2–4	1–4	2–4	1–5
Масса зерна колоса, г	2010	0,25–2,94	0,6–2,34	0,24–2,34	0,24–2,94	0,24–2,94	0,24–2,94	0,25–2,34
	2011	0,3–3,24	0,85–2,34	0,55–2,64	0,32–2,34	0,3–2,94	0,3–2,94	0,85–2,94
Масса одного зерна, мг	2010	10–64	20–50	20–94	20–54	10–74	10–74	10–60
	2011	20–70	30–50	20–50	20–50	20–60	20–60	20–44

на дня, интенсивность света, температурные условия и другие стрессовые воздействия. Далее на IX этапе органогенеза происходит опыление, которое определяет число завязавшихся зерен. В этот самый короткий период, который состоит из оплодотворения и образования зиготы, особенно проявляется зависимость онтогенеза растения от условий окружающей среды. Именно в период «колошение–цветение» необходимо оптимальное сочетание температуры и влажности, от которых зависит число оплодотворенных цветков в колосе (Куперман, 1953, 1982; Кумаков, 1980; Лутова и др., 2010). В растении происходят важнейшие физиологические процессы – экспрессия и взаимодействие множества генов, контролирующих параметры колоса, в зависимости от факторов окружающей среды. Число зерен может зависеть или от большого числа фертильных цветков в относительно меньшем числе колосков, или от плотности колоса с меньшей фертильностью. Однако следует заметить, что благоприятные условия в период цветения и оплодотворения не являются критерием общей продуктивности – числа зерен на колос, поскольку дальнейшие неблагоприятные условия (в том числе различные болезни) могут способствовать приостановке развития и гибели части, а в некоторых случаях всех оплодотворенных завязей, что нередко становится причиной череззерницы и пустоколосости (Кумаков, 1980).

Таблица 4. Двухфакторный дисперсионный анализ сортов мягкой пшеницы Саратовская 29, Новосибирская 67 и Пуза-4 в сравнении с многоцветковой линией Skle 123-09 по признакам продуктивности колоса. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Изменчивость	F ₂ (C29 × Skle 123-09)					
	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Число зерен колоса						
Общая	605,299	7	86,471	100		
Фактор А (год)	114,761	1	114,761	18,96	216,02	0,00012*
Фактор В (генотип)	349,801	1	349,801	57,79	658,45	0,00001*
Взаимодействие А × В	138,611	1	138,611	22,90	260,92	0,00009*
Случайные факторы	2,125	4	0,531	0,35		
Озерненность колоска						
Общая	2,839	7	0,406	100		
Фактор А (год)	0,031	1	0,031	1,10	1,9231	0,23780
Фактор В (генотип)	2,531	1	2,531	89,17	155,77	0,00024*
Взаимодействие А × В	0,211	1	0,211	7,44	13,000	0,02265*
Случайные факторы	0,065	4	0,016	2,29		
Масса зерен колоса						
Общая	0,760	7	0,109	100		
Фактор А (год)	0,130	1	0,130	17,12	9,8151	0,03509*
Фактор В (генотип)	0,162	1	0,162	21,39	12,260	0,02486*
Взаимодействие А × В	0,414	1	0,414	54,51	31,249	0,00502*
Случайные факторы	0,053	4	0,013	6,98		
Масса одного зерна						
Общая	79,209	7	11,316	100		
Фактор А (год)	4,061	1	4,061	5,13	19,455	0,01159*
Фактор В (генотип)	57,781	1	57,781	72,95	276,80	0,00008*
Взаимодействие А × В	16,531	1	16,531	20,87	79,192	0,00088*
Случайные факторы	0,835	4	0,209	1,05		

* Достоверно при p < 0,05.

В наших экспериментах в момент колошения и цветения растений температура воздуха соответствовала среднемноголетней норме, а влажность была немного ниже, особенно это отмечалось в вегетацию 2011 г. Показатели гибридных популяций F₂ по признакам продуктивности колоса в условиях 2011 г. не выходили за пределы изменчивости сортов-реципиентов. В этот период (колошение – цветение) температура не отличалась от многолетней (19,3 °С), а влажность была ниже, чем в 2010 г. Поэтому в условиях 2011 г. показатели ЧЗК у родительских сортов С29, Н67 и Р-4 были ниже, чем у многоцветковой линии Skle 123-09 (табл. 1). В гибридной популяции F₂ (Н67 × Skle 123-09) в 2010 г. были выделены формы с 70 зернами на колос и озерненностью колоска по 5 зерен, а в популяциях F₂ (С29 × Skle 123-09) и F₂ (Р-4 × Skle 123-09) – по 4 зерна. Надо отметить, что такие растения имели веерообразную форму колоска, как у многоцветковой линии Skle 123-09 (табл. 3). При оценке доли изменчивости признаков продуктивности

колоса был отмечен наибольший вклад генотипа засухоустойчивых сортов С29 и Р-4 в проявление признака ЧЗК, который составил 57,79 и 61,07 % соответственно. Доля изменчивости, обусловленная взаимодействием факторов генотип × среда, была в два раза меньше, 22,9 и 27,48 % соответственно. Вклад средовых эффектов в формирование признака был наименьшим: 18,96 и 11,37 % соответственно (табл. 4). В популяции F₂ (Н67 × Skle 123-09) на этот признак большее влияние оказывало взаимодействие обоих факторов – на 47,17 %, генотипа – 39,36 % и среды – 13,18 % (табл. 4). В структуре фенотипической изменчивости количественных признаков особое место занимает взаимодействие генотип × среда. У пшеницы наличие сортовых различий по экологической пластичности предполагает необходимость изучения природы этих различий, но, к сожалению, способность генотипа отвечать на комплекс факторов среды слабо изучена (Вавилов, 1935; Драгавцев и др., 1984; Кильчевский, Хотылева, 1997; Сюков и др., 2010).

F ₂ (Н67 × Skle 123-09)						F ₂ (Р-4 × Skle 123-09)					
Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Число зерен колоса											
458,640	7	65,520	100			681,439	7	97,348	100		
60,500	1	60,500	13,18	183,33	0,00017*	77,501	1	77,501	11,37	548,68	0,00002*
180,500	1	180,50	39,36	546,97	0,00002*	416,161	1	416,161	61,07	2946,3	0,00000*
216,320	1	216,32	47,17	655,52	0,00001*	187,211	1	187,211	27,48	1325,4	0,00000*
1,320	4	0,330	0,29			0,565	4	0,141	0,08		
Озерненность колоска											
2,399	7	0,343	100			3,179	7	0,454	100		
0,011	1	0,011	0,47	0,2195	0,66380	0,011	1	0,011	0,35	0,3600	0,58084
1,901	1	1,901	79,26	37,098	0,00367*	2,761	1	2,761	86,87	88,360	0,00071*
0,281	1	0,281	11,72	5,4878	0,07915	0,281	1	0,281	8,85	9,0000	0,03994*
0,205	4	0,051	8,55			0,125	4	0,031	3,93		
Масса зерен колоса											
0,700	7	0,100	100			0,872	7	0,125	100		
0,157	1	0,157	22,41	16,505	0,01532*	0,084	1	0,084	9,64	6,3434	0,06545
0,135	1	0,135	19,32	14,232	0,01956*	0,224	1	0,224	25,75	16,940	0,01466*
0,370	1	0,370	52,84	38,926	0,00336*	0,510	1	0,510	58,53	38,494	0,00343*
0,038	4	0,010	5,43			0,053	4	0,013	6,08		
Масса одного зерна											
44,840	7	6,406	100			74,815	7	10,688	100		
0,045	1	0,045	0,10	0,1176	0,74887	3,920	1	3,920	5,24	15,223	0,01752*
8,820	1	8,820	19,67	23,059	0,00864*	53,045	1	53,045	70,90	206,00	0,00014*
34,445	1	34,445	76,82	90,052	0,00069*	16,820	1	16,820	22,48	65,320	0,00127*
1,530	4	0,383	3,41			1,030	4	0,258	1,38		

Наиболее перспективным признаком, по которому возможно вести селекцию, является озерненность колоска. У гибридных популяций F₂ этот признак зависит только от генотипа: на 89,17 % у C29 × Skle 123-09, 79,26 % у H67 × Skle 123-09 и 86,87 % у P-4 × Skle 123-09. Кроме того, у гибридов с засухоустойчивыми сортами C29 и P-4 выявили небольшой достоверный эффект взаимодействия генотип × среда (на 7,44 и 8,85 % соответственно) (табл. 4). С помощью моносомного генетического анализа и изучения моносомных серий в контрастных условиях среды было показано, что гены, отвечающие за ЧЗК, расположены практически на всех хромосомах мягкой пшеницы (Morriss, 1962–1972; Ауземус и др., 1970; Арбузова, Майстренко, 1986; Цильке, 2003). R. Morriss (1962–1972) в течение 12 лет составляла сводку по локализации генов и выделила 5 хромосом, 5A, 1B, 6B, 7B, 6D, на которых расположены гены, контролирующие число зерен колоса. Современными методами было показано, что QTL, ответственные за формирование признака ЧЗК, расположены на хромосомах 4A, 7A и 2D. Хромосомы 4A и 2D несут наибольшее число QTL, действие которых проявляется в различных экологических регионах и в разные годы (Чесноков и др., 2012).

Гибридные популяции F₂ (C29, P-4 × Skle 123-09) по МЗК за два года вегетаций оказались наиболее перспективными. Так, у отдельных растений в популяции F₂ (C29 × Skle 123-09) МЗК была более 3 г, в то время как в популяции F₂ (P-4 × Skle 123-09) эти показатели не выходили за пределы изменчивости у сорта P-4 и линии Skle 123-09 (табл. 4). Доля изменчивости признака МЗК в основном находится под влиянием взаимодействия генотип × среда с вероятностью 54,51 % (C29 × Skle 123-09), 52,84 % (H67 × Skle 123-09) и 58,53 % (P-4 × Skle 123-09); генотипа – 21,39, 19,32 и 25,75 % соответственно, и среды – 17,12 % (C29 × Skle 123-09) и 22,41 % (P-4 × Skle 123-09) (табл. 4). Наследование признака «масса 1000 зерен» контролируется моно-, ди- или полигенным образом. Гены, влияющие на наследование размера зерна, установлены почти на всех хромосомах мягкой пшеницы, кроме 6A, 2B, 3D, 4D и 6D (Morriss, 1962–1972). При использовании моносомной серии сорта Мильтурум 553 было показано, что вес 1000 зерен контролируется тремя хромосомами, 1B, 5D, 7B, а вес зерна колоса – всеми хромосомами, кроме 2A, 3A, 5A, 6A, 7A, 2B и 5D (Цильке, Рыжова, 1985). Изучение моносомных серий сортов C29 и Диамант I показало, что МЗК и М13 в значительной степени зависят от условий среды и большинство хромосом этих сортов влияют на выраженность признаков «масса зерна колоса» и «масса одной зерновки» (Арбузова, Майстренко, 1987). За формирование признаков МЗК и массы 1000 зерен отвечают QTL хромосом 4A, 7A и 4A, 1B, 3B, 1D и 2D соответственно (Чесноков и др., 2012; Chesnokov et al., 2013). Кроме того, в ряде работ (Драгавцев и др., 1984; Сюков и др., 2010; Syukov et al., 2011) показано, что способность генотипа отвечать на изменения средовых условий обусловлена перераспределением генетических формул, которое основывается на сложности эколого-генетической организации количественных признаков, при которой главную роль играет система регуляторных генов.

При анализе M13 было отмечено, что у гибридов с сортами C29 и P-4 наибольшее влияние на формирование признака оказывал генотип (на 72,95 и 70,9 %), затем взаимодействие генотип × среда (на 20,87 и 22,48 %) и в меньшей степени условия выращивания (5,13 и 5,24 %) (табл. 4). В условиях 2010 г. по массе одного зерна выделялась комбинация F₂ (C29 × Skle 123-09), M13 отдельных растений составляла более 70 мг. В условиях 2011 г. отдельные растения гибридной популяции F₂ (H67 × Skle 123-09) формировали зерна массой более 90 мг. Что касается гибридной популяции с сортом H67, то в ней основная доля приходится на взаимодействие генотип × среда (на 76,82 %) и генотип – 19,67 % (табл. 4). Вероятно, такое поведение гибридов с сортом H67 наблюдается из-за того, что этот сорт был создан для условий Западной Сибири.

Таким образом, полученная информация может быть использована при разработке программ по улучшению сортов мягкой пшеницы с включением признака «многоцветковость».

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту № 0324-2015-0005 и при финансовой поддержке проекта РФФИ 14-04-00448.

Петр Мартинек благодарит за поддержку Министерство сельского хозяйства Чешской Республики (проекты № QJ1310055 и № QJ1510206).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Мартинек П., Чуманова Е.В., Добровольская О. Б. Изменчивость признаков продуктивности колоса у гибридов F₂, полученных от скрещивания сортов мягкой пшеницы Новосибирская 67, Саратовская 29 и Руза-4 с многоцветковой линией Skle 123-09. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4/1):704-712.
- Арбузова В.С., Майстренко О.И. Изучение серий моносомных линий сортов пшеницы Саратовская 29 и Диамант I в разные годы вегетации по ряду количественных признаков. Сообщение I. Число колосков и зерен главного колоса. Генетика. 1986; XXII(9):2317-2325.
- Арбузова В.С., Майстренко О.И. Изучение моносомных линий сортов яровой пшеницы Саратовская 29 и Диамант I в разных условиях вегетации по количественным признакам. Сообщение II. Масса зерна главного колоса и одной зерновки. Генетика. 1987; XXIII(1):111-122.
- Ауземус Э.Р., Мак-Нил Ф.Х., Шмидт Ю.У. Генетика и наследование. Пшеница и ее улучшение. М: Колос., 1970:237-250.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л., 1935.
- Добровольская О.Б., Мартинек П., Адонина И.Г., Бадаева Е.Д., Орлов Ю.Л., Салина Е.А., Лайкова Л.И. Влияние перестроек хромосом 2-й гомеологической группы на морфологию колоса мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4/1):672-679.
- Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.:ВИР, 2003.
- Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Под ред. Д.К. Беляева. Новосибирск, 1984.

- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Технология, 1997.
- Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980.
- Куперман Ф.М. Биологические основы культуры пшеницы. Биологические особенности формирования органов плодоношения пшеницы. М.: МГУ, 1953.
- Куперман Ф.М. Биология развития культурных растений. М.: Высш. шк., 1982.
- Лелли Я. Селекция пшеницы. Теория и практика. М.: Колос, 1980.
- Лутова Л.А., Ежова Т.Е., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений. Под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. Н.-Л., 2010.
- Острейко С.А. Новая форма пшеницы. Вестн. с.-х. науки. 1959;11: 133-137.
- Пшеницы мира. Под ред. В.Ф. Дорофеева. Л.: ВО Агрпромпиздат. 1987.
- Ригин Б.В. Генетический контроль некоторых признаков мягкой пшеницы. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. Под ред. П.М. Жуковского, В.В. Хвостовой. М.: Наука, 1971.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйш. шк., 1974.
- Сюков В.В., Мадьякин Е.В., Кочетков Д.В. Вклад генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у инбредных и аутбредных растений. Информационный вестник ВОГиС. 2010;14(1):141-147.
- Филипченко Ю.А. Генетика мягких пшениц. М.; Л.: Сельхозгиз, 1934.
- Цильке Р.А. Генетика, цитогенетика и селекция растений. Собрание науч. тр. Под ред. С.Г. Икрянникова. 2003.
- Цильке Р.А., Рыжова И.А. Моносомный анализ количественных признаков мягкой яровой пшеницы с использованием новой серии анеуплоидов Мильтурум 553. Докл. ВАСХНИЛ. 1985;7: 11-13.
- Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Козленко Л.В., Ситников М.Н., Митрофанова О.П., Сюков В.В., Кочетков Д.В., Ловассер У., Бёрнер А. Картирование QTL, определяющих проявление агрономических и хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных экологических регионах России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012; 16(4/2):970-985.
- Abbate P.E., Andrade F.H., Culot J.P. The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *Agric. Sci. Camb.* 1995;124: 351-360.
- Abbate P.E., Andrade F.H., Culot J.P., Bindraban P.S. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Res.* 1997;54:245-257.
- Aliyeva A.J., Aminov N.K. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli. *Genet. Res. Crop Evol.* 2011;58:621-628.
- Arbuzova V.S., Efremova T.T., Martinek P., Chumanova E.V., Dobrovolskaya O.B. Variability of spike productivity in F₂ hybrids obtained by crossing common wheat varieties Novosibirskaya 67, Saratovskaya 29, and Puza-4 with the Skle 123-09 multifloret line. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2015;5(3):208-215. DOI 10.1134/S207905971503003X
- Bindraban P.S., Sayre K.D., Solis-Moya E. Identifying factors that determine kernel number in wheat. *Field Crops Res.* 1998;58:223-234.
- Brooking I.R., Kirby E.J.M. Interrelationships between stem and ear development in winter wheat: effects of Norin-10 dwarfing gene, *Gai/Rht2*. *Agric. Sci.* 1981;97:373-381.
- Börner A., Schumann E., Fürste A., Cöster H., Leithold B., Röder M., Weber W. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2002;105:921-936.
- Chesnokov Y.V., Pocheptya N.V., Kozlenko L.V., Sitnikov M.N., Mitrofanova O.P., Syukov V.V., Kochetkov D.V., Lohwasser U., Börner A. Mapping of QTLs determining the expression of agronomically and economically valuable features in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) grown in environmentally different Russian regions. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2013;3(3):209-221. DOI 10.1134/S2079059713030039
- Fischer R.A. Yield potential of dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Sci.* 1975;15:607-613.
- Fischer R.A. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Agric. Sci.* 1985;105:447-461.
- Fischer R.A., Aguilar I., Laing D.R. Postthesis sink size in high yielding dwarf wheat: yield response to grain number. *Aust. J. Agric. Res.* 1977;28:165-175.
- Fischer R.A., Stokman Y.M. Increased kernel number in Norin-10 derived dwarf wheat: evaluation of the cause. *Aust. J. Plant Physiol.* 1986;13:767-784.
- Ganal M.V., Röder M.S. Microsatellite and SNP markers in wheat breeding. *Genomics Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops*. Eds R.K. Varshney, R. Tuberosa. Springer, 2007; 2:1-24.
- Gonzalez F.G., Slafer G.A., Miralles D.J. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret number and grain number determination similar to that of radiation? *Funct. Plant Biol.* 2005;32:181-188.
- Hucl P., Fowler J. Comparison of a branched spike wheat with the cultivars Neepawa and HY320 for grain yield and yield components. *Can. J. Plant Sci.* 1992;2:671-677.
- Li W.P., Zhao W.M. A breeding method for increasing spikelet and studies on creation of new germplasm resource in wheat. *Acta Agron. Sin.* 2000;26:222-230.
- Marino C.L., Nelson J.C., Lu Y.H., Nelson J.C., Sorrells M.E., Lu Y.H., Leroy P., Lopes C.R. Molecular genetics maps of the group 6 chromosomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). *Genome.* 1996;39:359-366.
- Martinek P. Branchiness of the turgidum type spikes, its heredity and utilization in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genet. Slecht.* 1994;30: 61-67.
- Martinek P., Bednar J. Gene resources with non-standard spike morphology in wheat. Ed. A. Slinkard. *Proc. Int. 9th Wheat Genet. Symp., Saskatoon, Canada. 2-7 Aug. 1988.* Univ. Saskatchewan, Saskatoon. 1988.
- Martinek P., Bednar J. Changes of spike morphology (multirow spike-MRS, long glumes-LG) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding. *Proc. of the Intern. Conf. «Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines».* Novosibirsk, Russia, 2001.
- Morris R. Chromosomal locations of gene for wheat characters. *Ann. Wheat Newsletter, Kansas, 1962-1972.* IX-XIX.
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.-H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. 1998;149:2007-2023.
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat. *Res. Bull. Mis. Agric. Exptl. Sta.* 1954;572:1-58.
- Slafer G.A., Abeledo L.D., Miralles D.L.J., Gonzalez F.G., Whitechurch E.M. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. *Euphytica.* 2001;119: 191-197.
- Sreenivasulu N., Schnurbusch T. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. *Trends Plant Sci.* 2012;17(2):91-100.
- Syukov V.V., Madyakin E.V., Kochetkov D.V. The contribution of genotype – environmental effects to the formation of quantitative traits of inbred and outbred plants. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2011; 1(1):33-37. DOI 10.1134/S2079059711010102
- Toyota M., Tsutsui I., Kusutani A., Asanuma K.I. Initiation and development of florets in wheat as influenced by shading and nitrogen supply at the spikelet stage. *Plant Prod. Sci.* 2001;4:283-290.
- Youseffian S., Kirby E.J.M., Gale M.D. Pleiotropic effects of the GA-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Res.* 1992;28:191-210.

The genetic diversity of reed canarygrass (*Phalaris arundinaceae* L.) assessed by isozyme markers

R.S. Yudina¹✉, E.K. Khlestkina^{1,2}

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

The reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) is a wild-growing rhizomatous perennial cereal plant. This is a valuable forage and decorative crop, widely spread over all the continents except for Antarctic. So far, the reed canarygrass has become rather demanded in many European countries as a source of bioenergy. Among the major advantages of the reed canarygrass are high biomass yield, ecological stability, tolerance, and high seed production. Similar to most of wild-growing plants, the reed canarygrass is poorly studied. In the current study, the genetic diversity of a reed canarygrass collection (42 populations collected in meadow biocenoses of several regions in Russia and some other countries) was investigated using isozyme markers IDH (isocitrate dehydrogenase), GDH (glutamate dehydrogenase), MDH (malate dehydrogenase), ME (malic enzyme), and SKDH (shikimate dehydrogenase). Genetic control of these enzymes was determined in reed canarygrass for the first time. IDH and ME are controlled each by one locus (*Idh* and *Me*, respectively), SKDH and GDH have digenic control (loci *Skdh1* and *-2*; *Gdh1* and *-2*, respectively), MDH is controlled by 3 loci (*Mdh1*, *-2* and *-3*). A number of alleles per locus varied from 1 to 3. High activities in different organs and tissues, as well as codominant inheritance make isozymes convenient genetic markers in various studies into ecological and population genetics, especially in plant species, like reed canarygrass, with unsequenced genome. Cluster analysis based on isozyme data distinguished 22 diverse groups. The degree of genetic similarity was not related with geographical origin of the material.

Key words: *Phalaris*, canarygrass, bioenergy source, genetic diversity, genetic markers.

Генетическое разнообразие канареечника (*Phalaris arundinaceae* L.), выявленное с помощью изоферментных маркеров

Р.С. Юдина¹✉, Е.К. Хлесткина^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

Канареечник тростниковидный (*Phalaris arundinacea* L.) – многолетний корневищный дикорастущий злак. Эта ценная кормовая и декоративная культура, широко распространенная по всем континентам (кроме Антарктиды), рассматривается в последнее время во многих европейских странах еще и как перспективный источник биотоплива. Основными достоинствами канареечника являются высокая продуктивность к биомассе, экологическая стабильность и устойчивость к абиотическому стрессу, высокая семенная продуктивность. По сравнению с большинством других дикорастущих растений тростниковидный канареечник изучен слабо. В настоящей работе с помощью изоферментных маркеров изоцитратдегидрогеназы (ИДГ), глутаматдегидрогеназы (ГДГ), малатдегидрогеназы (МДГ), малик-энзима (МЭ) и шикиматдегидрогеназы (ШДГ) изучена коллекция канареечника тростниковидного, представленная 42 популяциями луговых биоценозов нескольких регионов России и ряда других стран. Данные ферменты тростниковидного канареечника впервые описаны в настоящем исследовании с генетической точки зрения. Установлено, что ИДГ и МЭ кодируются каждый одним локусом (*Idh* и *Me* соответственно), ШДГ и ГДГ имеют дигенный контроль (локусы *Skdh1* и *Skdh2*, *Gdh1* и *Gdh2* соответственно). МДГ соответствуют 3 локуса (*Mdh1*, *Mdh2* и *Mdh3*). Число аллелей на локус варьировало от 1 до 3. Высокая активность в различных органах и тканях, а также кодоминантный тип наследования делают изоферменты удобными маркерами в эколого- и популяционно-генетических исследованиях, особенно у видов растений с неизученным геномом, к которым относится и канареечник тростниковидный. В статье обсуждаются результаты кластерного анализа, выполненного на основе данных исследования изоферментов в коллекции канареечника. Кластерный анализ выявил 22 различные группы. Сделан вывод о том, что степень генетического сходства образцов из изученной коллекции не связана с географическим происхождением материала.

Ключевые слова: канареечник тростниковидный (*Phalaris arundinacea* L.), источник биотоплива, генетическое разнообразие, изоферментные маркеры.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Юдина Р.С., Хлесткина Е.К. Генетическое разнообразие канареечника (*Phalaris arundinaceae* L.), выявленное с помощью изоферментных маркеров. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):364-369. DOI 10.18699/VJ16.106

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Yudina R.S., Khlestkina E.K. The genetic diversity of reed canarygrass (*Phalaris arundinaceae* L.) assessed by isozyme markers. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):364-369. DOI 10.18699/VJ16.106

УДК 575.2:633.267

Поступила в редакцию 13.07.2015 г.

Принята к публикации 05.09.2015 г.

© АВТОРЫ, 2016

In the 21st century, the humankind encounters the problem in increasing energy consumption on the background of reducing resources of fossil fuel. In addition, it is commonly accepted that one of the factors involved in changing climate is greenhouse gas discharges into the atmosphere resulting from fuel combustion. This has induced the research into renewable energy sources and design of novel technologies for energy production. Biogas production via anaerobic cleavage of various raw plant materials is ever increasing worldwide as an alternative energy source. More promising is utilization of green mass of various perennial plants as a raw material for biogas stations, including, *Miscanthus Anderss.*, *Galega Tourn. ex L.* and *Polygonum sachalinense* F. Schmidt ex Maxim. However, the reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) is most demanded for manufacturing biogas in the United States (Tahir et al., 2011), Canada (Wrobel et al., 2008) and several European countries: Latvia (Dubrovskis et al., 2009), Poland (Kacprzak et al., 2012), and Denmark (Kandel et al., 2013). Among the major advantages of the reed canarygrass are high biomass yield, ecological stability, tolerance, and high seed production (Wrobel et al., 2008; Dubrovskis et al., 2009; Tahir et al., 2011; Kacprzak et al., 2012; Kandel et al., 2013).

Similar to most of wild-growing plants, the reed canarygrass is poorly studied. It is known that the breeding success for any agricultural species is determined by the level of knowledge about its specific genetics. With all the evident success of DNA technologies applied to studies into plant genetic diversity, which have become most widespread during the last two decades (Khlestkina et al., 2004a, 2004b; Van De Wouw et al., 2010; Börner et al., 2012), isozyme analysis still holds its grounds as a simple, reliable, and reasonable method for distinguishing the loci and alleles of the genes detectable by this method (Sikdar, 2010; Siva et al., 2013). Isozymes also remain most useful genetic markers, since they provide reliable and comprehensive genetic information over a short time period with relatively small labor and material expenditures. The goal of this work was to detect and examine the variation in isozyme markers in the reed canarygrass genetic collection.

Materials and Methods

Totally, forty-two *Phalaris arundinacea* populations from the ICG stock collection were assayed. The material had been collected in meadow biocenoses of several regions in Russia (Altay, Arkhangelsk, Chelyabinsk, Komi, Krasnoyarsk, Leningrad, Novgorod, Novosibirsk, Omsk, Sverdlovsk, Tomsk, Volgograd and Vologda regions), as well as in other countries (Canada, Germany, Kazakhstan, Norway and USA). Patterns of the following five enzymes have been analyzed: isocitrate dehydrogenase (EC 1.1.1.42, IDH), glutamate dehydrogenase (EC 1.4.1.3, GDH), malate dehydrogenase (EC 1.1.1.37, MDH), malic enzyme (EC 1.1.1.40, ME), and shikimate dehydrogenase (EC 1.1.1.25, SKDH). Isozymes were separated using a standard system for horizontal electrophoresis in 14 % starch gel Tris–citrate system with subsequent histochemical detection of enzyme activities (Levites, 1986). Homogenate was prepared with 0.15 M Tris–HCl buffer (pH 8.3). The gel buffer (pH 7.0) contained 0.0125 M Tris and 0.041 M citric acid and the electrode buffer, the same components in the following proportions: 0.0375 M Tris and 0.0125 M citric acid. Electrophoresis was conducted for 6 h at a voltage of 160 V.

At least 50 individuals from each population have been assayed. The isozymes were assayed in seeds, seedlings, and leaves (over the entire vegetation period). The presence or absence of each allele in population was coded by 1 or 0, respectively, and was scored for a binary data matrix. The binary data were used to compute a pairwise similarity matrix using the DICE similarity index (Dice, 1945). The similarity matrix was subjected to cluster analysis using the UPGMA (unweighted pair-group method with arithmetic average) algorithm (Sokal, Michener, 1958) on NTSYS-pc, version 2.0 (Rohlf, 1998).

Results

Isozyme analysis

Starch gel electrophoresis has been used to detect the isozyme patterns of isocitrate dehydrogenase (IDH), glutamate dehydrogenase (GDH), malate dehydrogenase (MDH), malic enzyme (ME), and shikimate dehydrogenase (SKDH). As an example, IDH spectra are presented at Fig. 1. The data on enzyme activity, designation and number of detected loci and alleles are summarized for all five isozymes in Table.

IDH. The IDH pattern of the reed canarygrass displays one anode enzyme activity zone with fast and slow migrating enzyme variants (Fig. 1). It was mainly detectable in leaves and was also expressed in seedlings. The fast migrating enzyme variant (FF) was widespread in various reed canarygrass populations and the slow migrating variant (SS) was rare. Some plants display a three-band pattern, comprising FF, SS, and FS (the variant with an intermediate mobility). These results and known dimeric quaternary structure of plant IDH suggest monogenic control of the IDH synthesis in the reed canarygrass. Two alleles of the *Idh* locus were designated *Idh-F* and *Idh-S*.

MDH. Electrophoretic pattern of the reed canarygrass SKDH displayed three activity zones (see Supplementary materials¹). Three-band phenotypes (NNLLFF and NNLLSS according to our designations) as well as five-band ones (NNLLFS) were observed. The enzyme variants in the first two anode slow migrating zones were assumed to be monomorphic and controlled by two monomorphic loci *Mdh1* and *Mdh2*. The third zone (the corresponding locus was designated *Mdh3*) displayed polymorphism: two one-band enzyme variants with fast (FF; allele *Mdh3-F*) and slow (SS; allele *Mdh3-S*) mobilities and a hybrid three-band variant (FS; heterozygous). The reed canarygrass displayed a high activity in the leaves over the entire vegetation period as well as in seedlings. It was also detectable in seeds (Table).

SKDH. Electrophoretic pattern of the reed canarygrass SKDH displayed two activity zones, anode slow migration zone 1 and fast migration zone 2 (see Supplementary materials). A low enzyme activity in zone 2 interfered with interpretation of the patterns. Several types of patterns are detectable in the slow migration zone 1, namely, three types of one-band patterns differing in the electrophoretic mobility (FF, fast migrating phenotype; NN, intermediate; and SS, slow) and three types of two-band patterns, also differing from each other (NS, FS, and FN phenotypes). Since SKDH is a monomer, the

¹ Supplementary materials see in Appendix 2: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2016-20/appx3.pdf>

detected two-band patterns represent three different types of heterozygotes formed by different alleles. Correspondingly, the observed SKDH variants in zone 1 are the products of the *Skdh1* locus with the alleles *Skdh1-F*, *Skdh1-N*, and *Skdh1-S*. SKDH was detectable in leaves only (Table).

GDH. In the GDH isozyme pattern, two isozyme activity zones were identifiable (see Supplementary materials). Both zones house two types of one-band patterns with fast and slow mobilities (FF and SS). Any hybrid patterns have been undetectable. Presumably, the observed isozymes are the products of two loci, *Gdh1* with the alleles *Gdh1-F* and *Gdh1-S* and *Gdh2* with the alleles *Gdh2-F* and *Gdh2-S*, which control GDH in the reed canarygrass. GDH was expressed in leaves only (Table).

ME. The reed canarygrass ME has one anode activity zone (see Supplementary materials). It was detectable in leaves only. Two types of one-band patterns differing in their mobilities are detectable in this zone, namely, fast (FF) and slow (SS) variants. No heterozygotes were observed. Presumably, these ME isozymes are products of the *Me-F* and *Me-S* alleles of the *Me* locus (Table).

Cluster analysis

Comparison of the forty-two populations by the isozymes allelic composition (presence/absence of certain alleles in the populations) is presented as dendrogram (Fig. 2). Analysis distinguished 22 groups combined into six major clusters. Cluster I included six populations from Russia (Altay, Komi, Novosibirsk (3 populations) and Sverdlovsk regions) and one from Germany. Cluster II combined three populations from West Siberia (Novosibirsk, Omsk and Tomsk regions) and one from Eastern Kazakhstan. Four populations from distinct parts of Russia were included into each cluster III and IV. Cluster V contained two similar populations from Novosibirsk and Krasnoyarsk regions (Russia), whereas the biggest cluster VI included twenty-one populations from Canada, Kazakhstan, Norway, Russia and USA (Fig. 2). Thus, the genetic similarity established between populations was not related with their geographical origin.

Discussion

IDH is a dimeric enzyme, with genetic control considerably differing among plant species. The rye IDH is monomorphic (Mitra, Bhatia, 1971). Two loci (*Idh1*, comprising five alleles, and *Idh2*, comprising eight alleles) have been detected in the maize (Goodman, Stuber, 1980), while this enzyme of the sugar beet is controlled by three loci, including two polymorphic diallelic loci (Levites, 1986). Genetic control of this enzyme in reed canarygrass is different from the described above. The presence of plants with one- and three-band patterns in populations of reed canarygrass as well as the dimeric quaternary structure of plant IDH suggests that the IDH synthesis in this species is controlled by one locus, *Idh*, with two alleles *Idh-F* and *Idh-S*.

The plant MDH is a rather well-studied enzyme. Differences in the number of loci, degree of polymorphism, and interactions between various alleles and loci have been detected in different plant species. Note that polymorphism and specificity of multiple MDH molecular forms are characteristic of both different tissues within one plant and different cell compart-

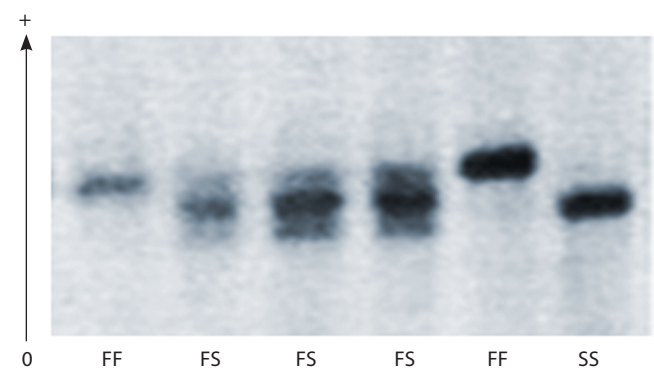


Fig. 1. Spectra of IDH in reed canarygrass homozygous (FF and SS) and heterozygous (FS) plants.

ments (Goodman et al, 1980; McMillin, Scandalios, 1981; Newton, 1983; Tarasova, 1988; Zoro et al, 1999; Yudina, Levites, 2007). Several plant genes involved in the MDH control have been localized on chromosomes (Goodman et al, 1980; Newton, Schwartz, 1980; Wijsman, 1983). As has been shown, the MDH molecule is a dimer in its quaternary structure (Levites et al, 1980; Goodman et al, 1980; McMillin, Scandalios, 1982; Benito, Salinas, 1983; Arus, Orton, 1984). Several researchers have used MDH isozymes as a genetic marker in population genetic studies of incense-cedar (Harry, 1983), maize (Levites, 1986), cultivated peach forms (Arulsekhar et al, 1986), sugar beet (Tarasova et al, 1988), and amaranth (Yudina et al, 2005). Based on the MDH dimer structure in different plant species and having conditionally separated the mobility of isoforms into three zones, we have assumed the presence of the two monomorphic loci *Mdh1* and *Mdh2* (Table). The presence of hybrid isozyme in the MDH pattern of the polymorphic zone 3 suggests a dimeric nature of the reed canarygrass MDH, and the detected MDH pattern in zone 3 is a typical pattern for a dimeric enzyme, controlled by the locus *Mdh3* with the alleles *Mdh3-F* and *Mdh3-S*.

SKDH is a monomer in its quaternary structure. The wheat SKDH is controlled by three homoeologous genes (Koebner, Shepherd, 1982) and the maize SKDH, by only one gene (Wendel et al, 1985). This enzyme is widely used as a marker for detecting genetic variation in various plant species, such as the larch (Larionova, 2004), English oak (Mullagulov et al, 2008), tulip (Kutlunina, Belyaev, 2008), and water lotus (Koren et al, 2012). From the two activity zones displayed by the reed canarygrass SKDH, the zone 2 had too low enzyme activity for proper interpretation of the patterns, while the observed SKDH variants in zone 1 were the products of the *Skdh1* locus with the alleles *Skdh1-F*, *Skdh1-N*, and *Skdh1-S* (Table).

GDH in various plant species is controlled by different number of loci distinct in their expression. In its quaternary structure, GDH is a hexamer. The maize GDH is controlled by two loci, *Gdh1* and *Gdh2*. Interaction of the products of these loci gives a distinct seven-band pattern, confirming a hexamer nature of the enzyme (Suchorzhevskaya, 1980; Goodman, Stuber, 1983). The rice has an analogous GDH system (Endo, Morishima, 1983). A single polymorphic locus has been

Isozymes loci identified in the study of reed canarygrass

Enzyme	Abbreviation	EC number	Tissue	Loci	Alleles
Isoctrate dehydrogenase	IDH	1.1.1.42	Seedlings and leaves	<i>Idh</i>	<i>Idh-F</i> <i>Idh-S</i>
Malate dehydrogenase	MDH	1.1.1.37	Seedlings, leaves and seeds	<i>Mdh1</i> <i>Mdh2</i> <i>Mdh3</i>	<i>Mdh1</i> <i>Mdh2</i> <i>Mdh3-F</i> <i>Mdh3-S</i>
Shikimate dehydrogenase	SKDH	1.1.1.25	Leaves	<i>Skdh1</i> <i>Skdh2</i>	<i>Skdh1-F</i> <i>Skdh1-N</i> <i>Skdh1-S</i> —*
Glutamate dehydrogenase	GDH	1.4.1.3	Leaves	<i>Gdh1</i> <i>Gdh2</i>	<i>Gdh1-F</i> <i>Gdh1-S</i> <i>Gdh2-F</i> <i>Gdh2-S</i>
Malic enzyme	ME	1.1.1.40	Leaves	<i>Me</i>	<i>Me-F</i> <i>Me-S</i>

* The products of *Skdh2* display a very weak activity, interfering with data interpretation.

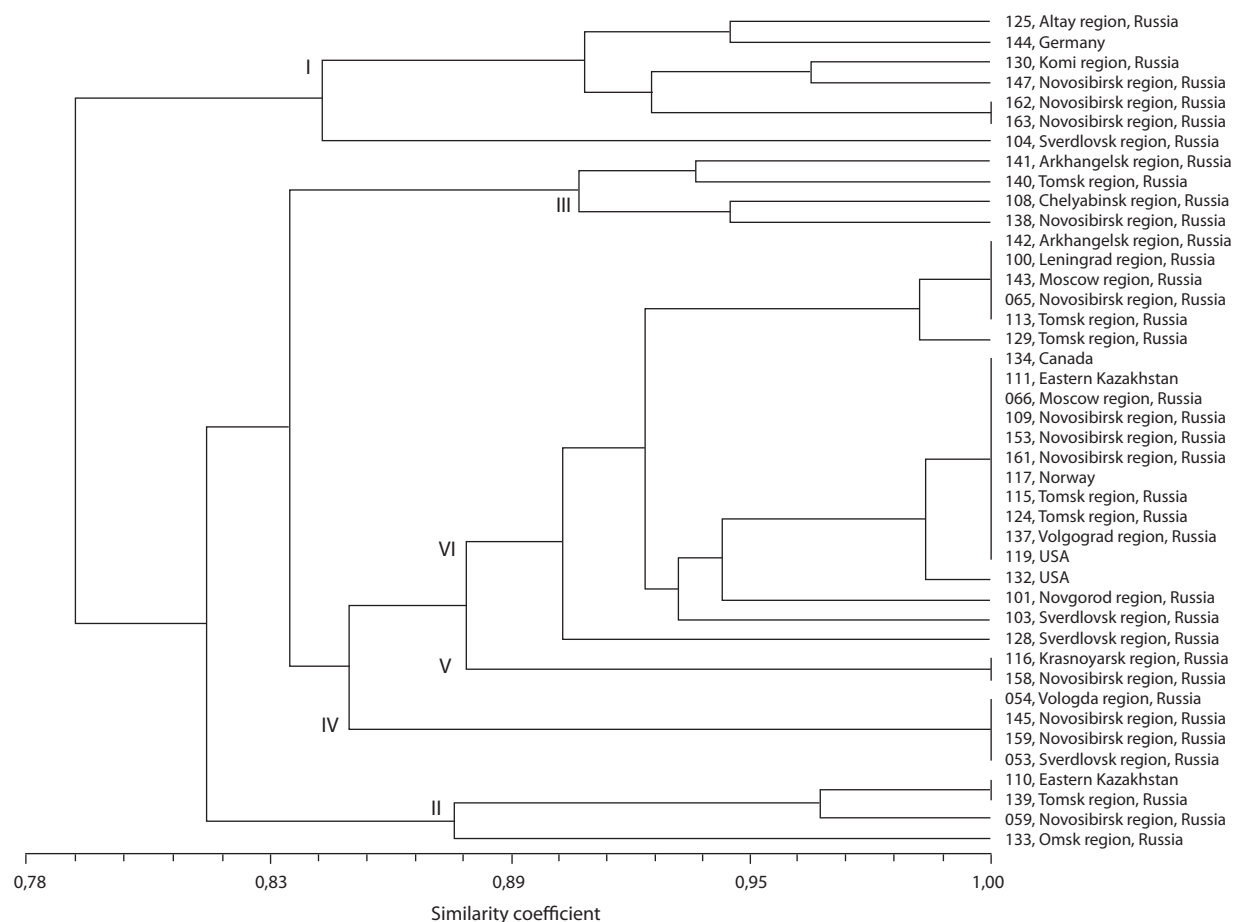


Fig. 2. Genetic diversity of 42 reed canarygrass populations collected in meadow biocenoses.

identified in the pine *Pinus taeda* L. (Adams, Joly, 1980a, b) and barley (Brown, Munday, 1982). In the reed canarygrass GDH isozyme pattern two isozyme activity zones (1 and 2) were identifiable, corresponding two loci, *Gdh1* with the alleles *Gdh1-F* and *Gdh1-S* and *Gdh2* with the alleles *Gdg2-F* and *Gdh2-S* (Table).

Malic enzyme has been studied in the maize, and two correspondingly loci, *Me1* and *Me2*, have been identified. The products of *Me1* locus are present in the seedling tissues, while the *Me2* products appear in adult plant. Four alleles have been identified, namely, three very rare alleles and one null allele (Larionova et al, 2004). The maize ME is a tetramer. Two loci, *Mod1* and *Mod2*, are involved in the ME genetic control in the sugar beet (Levites, 1986). Six alleles – C, D, F, E, S, and L, differing in electrophoretic mobility of the encoded products – have been identified in the locus *Mod1*. The heterozygotes for this locus display five isozymes, suggesting a tetrameric nature of ME. The reed canarygrass ME has one anode activity zone, corresponding to *Me* locus with *Me-F* and *Me-S* alleles (Table).

As is mentioned above, we have assayed different reed canarygrass tissues for isozymes, namely, seeds, seedlings, and leaves. Tissue specificity of the studied enzymes in the reed canarygrass development has been observed. Only NAD-dependent MDH is detectable in seeds; MDH and IDH appear in seedlings; and the remaining enzymes, ME, SKDH, and GDH, as well as MDH and IDH are present in leaves (Table). Further on, high activities of all the examined enzymes are retained during the overall vegetation period until harvesting. The data on genetic control of the studied isozymes allows the tissue specificity to be interpreted as a result of differential gene activity during the reed canarygrass development.

The results obtained suggest that the polymorphism in the studied enzymes detected in the reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) is genetically determined by the presence of several loci with multiple alleles. Cluster analysis performed in the current study using isozyme markers distinguished 22 diverse groups among 42 reed canarygrass populations collected in meadow biocenoses of several regions in Russia and some other countries. The degree of genetic similarity was not related with geographical origin of the material (Fig. 2).

Overall, a distinct phenotypic manifestation, high activities in different organs and tissues, and codominant inheritance make isozymes convenient genetic markers in various studies into specific, ecological, and population genetics.

Acknowledgements

We thank Mrs O.V. Zaharova for technical assistance. This study was partially supported by the State Budget Programme (Project No. 0324-2015-0005).

Conflict of interests

The authors declare no conflict of interests.


References

Adams W.T., Joly R.J. Genetics of allozyme variants in loblolly pine. J. Heredity. 1980a;71:33-40.
Adams W.T., Joly R.J. Linkage relationships among twelve allozyme loci in loblolly pine. J. Heredity. 1980b;71:199-202.
Arulsekar S., Parfitt D., Beres W., Hansche P.E. Genetics of malate dehydrogenase isozymes in the peach. J. Heredity. 1986;77:49-51.

Arus O., Orton T.J. Inheritance patterns and linkage relationships of eight genes of celery (*Apium graveolens* L.). J. Heredity. 1984;75:11-14.
Benito C., Salinas J. The chromosomal location of malate dehydrogenase isozymes in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 1983;64:255-258.
Börner A., Khlestkina E.K., Chebotar S., Nagel M., Arif M.A.R., Neumann K., Kobiljski B., Lohwasser U., Röder M.S. Molecular markers in management of *ex situ* PGR – A case study J. Biosci. 2012;37:871-877.
Brown A.H.D., Munday J. Population genetics structure and optimal sampling of land races of barley. Genetica. 1982;40:315-324.
Dice L.R. Measures of the amount of ecologic association between species. Ecology. 1945;26:297-302.
Dubrovskis V., Adamovics A., Plūme I. Biogas production from reed canary grass and silage of mixed oats and barley. Proc. 8th Intern. Sci. Conf. Engineering for rural development Jelgava, Latvia, 2009:243-246.
Endo T., Morishima H. Rice. Isozymes in plant genetics and breeding. Amsterdam. Elsevier. 1983;B:129-146.
Goodman M.M., Stuber C.W. Genetic identification of lines and crosses using isoenzyme electrophoresis. Proceedings of 35th annual corn and sorghum industry research conference, (Am. Seed Trade Association). 1980:10-31.
Goodman M.M., Stuber C.W., Lee C.N., Johnson F.M. Genetic control of malate dehydrogenase isozymes in maize. Genetics. 1980;94:153-168.
Goodman M.M., Stuber C.W. Maize. In: Isozymes in plant genetics and breeding. Amsterdam. Elsevier. 1983;B:1-33.
Harry D.E. Identification of a locus modifying the electrophoretic mobility of malate dehydrogenase isozymes in incense-cedar (*Calocedrus decurrens*), and its implications for population studies. Biochem. Genet. 1983;21:417-434.
Kacprzak A., Matyka M., Krzyszek L., Ledakowicz S. Evaluation of biogas collection from reed canary grass, depending on nitrogen fertilization levels. Chem. Proc. Eng. 2012;3:698-701.
Kandel T.P., Gislum R., Jørgensen U., Lærke P.E. Prediction of biogas yield and its kinetics in reed canary grass near infrared reflectance spectroscopy and chemometrics. Bioresour. Technol. 2013;146:282-287.
Khlestkina E.K., Huang X., Quenun S.Y.B., Chebotar S., Röder M.S., Börner A. Genetic diversity in cultivated plants – loss or stability. Theor. Appl. Genet. 2004a;108:1466-1472.
Khlestkina E.K., Röder M.S., Efremova T.T., Börner A., Shumny V.K. The genetic diversity of old and modern Siberian varieties of common spring wheat determined by microsatellite markers. Plant Breed. 2004b;123:122-127.
Koeber R.M.D., Shepherd K.W. Shikimate dehydrogenase – a biochemical marker for group 5 chromosomes in Triticinae. Genet. Res. Camb. 1982;41:209-213.
Koren O.G., Yatsunskaya M.S., Nakonechnaya O.V. Low level of allozyme polymorphism in relict aquatic plants of the Far East *Nelumbo komarovii* Grossh. and *Euryale ferox* Salisb. Russ. J. Genet. 2012;48:912-919.
Kutlunina N.A., Belyaev A.Yu. Genetic diversity and clonal structure in the populations of two closely related species of tulip in the South Urals. Vestnik OGU. 2008;81:93-98.
Larionova A.Ya., Yakhneva N.V., Abaimov A.P. Genetic diversity and differentiation of gmelin larch *Larix gmelinii* populations from Evenkia (Central Siberia). Russ. J. Genet. 2004;40:1127-1133.
Levites E.V. Genetics of plant isozymes. Novosibirsk.: Nauka, 1986.
Levites E.V., Yudina R.S., Maletsky S.I. Genetic control of NAD-dependent malate dehydrogenase of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Dokl. Akad. Nauk SSSR. 1980;255:989-991.
McMillin D.E., Scandalios J.G. Genetic analysis of the two groups of duplicated genes coding for mitochondrial malate dehydrogenase in *Zea mays*: Possible origin of *mMdh* genes by chromosome segment duplication. Mol. Gen. Genet. 1981;182:211-221.

- McMillin D.E., Scandalios J.G. Genetic, immunological and gene dosage studies of mitochondrial and cytosolic MDH variant in maize. *J. Heredity*. 1982;73:177-182.
- Mitra R., Bhatia C.R. Isoenzymes and polyploidy. I. Qualitative and quantitative isoenzyme studies in the Triticinae. *Genet. Res. Camb.* 1971;18:57-69.
- Mullagulov R.Yu., Redkina N.N., Yanbaev Yu.A. Allozyme variability of English oak *Quercus robur* L. (Fagaceae) in isolated populations on the eastern boundary of the range. *Vestnik OGU*. 2008;81:107-110.
- Newton K.J. Genetics of mitochondrial isozymes. In: *Isozymes in plant genetics and breeding*. Amsterdam. Elsevier. 1983;A:157-170.
- Newton K.J., Schwartz D. Genetics basis of the major malate dehydrogenase in maize. *Genetics*. 1980;95:425-442.
- Rohlf F.J. NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system. vers. 2.0, Applied Biostatistics Inc., New York, 1998.
- Sikdar B., Bhattacharya M., Mukherjee A., Banerjee A., Ghosh E., Ghosh B., Roy S.C. Genetic diversity in important members of *Cucurbitaceae* using isozyme, RAPD and ISSR markers *Biologia Plantarum*. 2010;54:135-140.
- Siva R., Kunal Kumar, Rajasekaran C. Genetic diversity study of important Indian rice genotypes using biochemical and molecular markers. *African J. Biotech.* 2013;12:1004-1009.
- Sokal R., Michener C. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 1958;38:1409-1438.
- Suchorzhevskaya T.B. Study the genetic control of glutamate dehydrogenase in maize (*Zea mays* L.). *Russ. J. Genet.* 1980;16:914-917.
- Tahir M.H.N., Casler M.D., Moore K.J., Brummer E.C. Biomass yield and quality of reed canarygrass under five harvest management system for bioenergy production. *Bioenerg. Res.* 2001;4:111-119.
- Tarasova R.S., Levites E.V., Maletsky S.I. Isozyme as markers for identification of sugar beet inbred lines in the process of their development, Biochemical identification of varieties. *Proc. III Intern. Symp. ISTA*, 1987, Leningrad, USSR. 1988:240-243.
- Van De Wouw M., Kik C., Van Hintum T., Van Treuren R., Visser B. Genetic erosion in crops: Concept, research results and challenges. *Plant Genet. Resour.: Characterisation and Utilisation*. 2010;8:1-15.
- Wijsman N.J.W. *Petunia*. Isozymes in plant genetics and breeding. Amsterdam: Elsevier. 1983;B:229-252.
- Wrobel C., Coulman B.E., Smith D.L. The potential use of reed canarygrass (*Phalaris arundinaceae* L.) as a biofuel crop. *Acta Agric. Scandi., Section B – Soil & Plant Science*. 2008;59:1-18.
- Yudina R.S., Levites E.V. Malate dehydrogenase isozymes as markers of organelles physiological state sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Sugar Tech.* 2007;9:67-71.
- Yudina R.S., Zheleznova N.B., Zaharova O.V., Zhelesnov A.V., Shumny V.K. Isozyme analysis in a genetic collection of amaranths (*Amaranthus* L.). *Russ. J. Genet.* 2005;41:1395-1400.
- Zoro B.I., Maquet A., Wathelet B., Baudoin J.-P. Genetic control of isozymes in the primary gene pool *Phaseolus lunatus* L. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 1999;3:10-27.

Изучение фертильности и цитогенетической изменчивости у андрогенных растений (R_0 и R_1) аллоплазматических интрогрессивных линий мягкой пшеницы

Т.С. Осадчая¹, Н.В. Трубачеева¹, Л.А. Кравцова¹, И.А. Белан², Л.П. Россева², Л.А. Першина^{1,3} 

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Омск, Россия

³ Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

Культивирование пыльников – один из методов получения дигаметоидных (ДГ) линий пшеницы, широко используемых в генетике и селекции. Одним из ограничений в применении этого метода для генотипов пшеницы гибридного происхождения может быть цитогенетическая изменчивость андрогенных растений, которая приводит к снижению их фертильности или стерильности. Изучена фертильность андрогенных растений R_0 , а также фертильность и числа хромосом растений R_1 аллоплазматических интрогрессивных линий мягкой пшеницы для выявления растений, необходимых для формирования 42-хромосомных дигаметоидных линий, сочетающих чужеродный генетический материал разных видов. В работу включены линии 311/134, 311/FL, 311/IR, имеющие цитоплазму ячменя *Hordeum vulgare*. Линия 311/134 несет пшенично-ржаную 1RS.1BL и пшенично-пырейную 7DL-7Ai транслокации; линия 311/FL – транслокацию 1RS.1BL и, возможно, интрогрессии от *Agropyrum glaucum*; линия 311/IR – пшенично-ржаную 1RS.1BL и пшенично-эгилопсную T2B/2S#2 транслокации. В культуре пыльников у всех линий получены зеленые проростки. Обнаружены различия между линиями по способности к андрогенезу и уровню фертильности растений R_0 и R_1 . У линии 311/IR подавлена способность к андрогенезу и проявляются высокая частота стерильных растений R_0 и низкий уровень фертильности растений R_1 с преимущественным развитием анеуплоидов. Предполагается, что причина этому – цитогенетическая нестабильность гамет, вызванная действием гаметоцидных генов, локализованных на T2B/2S#2. Среди растений R_1 линий 311/134 и 311/FL, выращенных из семян растений R_0 с низким уровнем завязываемости семян, 63,3 % – анеуплоиды. Выявлены регенеранты R_0 , которые в R_1 -поколении расщеплялись по уровню фертильности и числам хромосом. Показано, что отбор растений для формирования ДГ-линий у изученных линий целесообразно проводить среди растений R_1 с $2n = 42$ и высоким уровнем фертильности, независимо от его уровня исходных растений R_0 .

Ключевые слова: аллоплазматические интрогрессивные линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum*; культура пыльников; андрогенез; фертильность; число хромосом; дигаметоидные линии.

Study of fertility and cytogenetic variability in androgenic plants (R_0 and R_1) of alloplasmic introgression lines of common wheat

T.S. Osadchaya¹, N.V. Trubacheeva¹,
L.A. Kravtsova¹, I.A. Belan², L.P. Rosseva²,
L.A. Pershina^{1,3} 

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Siberian Agricultural Research Institute, Omsk, Russia

³ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Anther culture is one of the methods to obtain DH lines of wheat. A limitation of this method can be cytogenetic instability in plants R_0 , leading to a decrease in fertility or sterility. In this study, we have investigated the fertility of R_0 , the fertility and cytogenetic variability of R_1 in alloplasmic introgression lines of common wheat in order to develop a cytogenetically stable DH lines with introgressions from different species. Lines 311/134, 311/FL, 311/IR with the cytoplasm from *H. vulgare* were studied. 311/134 carries the wheat-rye 1RS.1BL and wheat-wheatgrass 7DL-7Ai translocations; 311/FL has the 1RS.1BL translocation and probably introgressions from *A. glaucum*; and 311/IR has the wheat-rye 1RS.1BL and wheat-*Ae. speltoides* T2B/2S#2 translocations. Green seedlings developed in anther culture for all lines. Differences between the lines in the ability for androgenesis and in the level of fertility in R_0 and R_1 have been revealed. Depressed androgenesis, low fertility and high aneuploidy were observed in 311/IR. It has been proposed that the reason for this is cytogenetic instability in gametes, which is caused by Gc genes located on T2B/2S#2. 63.3 % of 311/134 and 311/FL R_1 plants that were grown from low seed-set R_0 plants were aneuploids. Fertile R_0 regenerant plants were identified that segregated in R_1 for fertility and chromosome

numbers. It has been demonstrated that DH lines are best developed from high-fertility R_1 plants with $2n = 42$ irrespective of fertility in R_0 .

Key words: alloplasmic introgression lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum*; anther culture; androgenesis; dihaploid lines; fertility; cytogenetic instability.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Осадчая Т.С., Трубачеева Н.В., Кравцова Л.А., Белан И.А., Россеева Л.П., Першина Л.А. Изучение фертильности и цитогенетической изменчивости у андрогенных растений (R_0 и R_1) аллоплазматических интрогрессивных линий мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):370-377. DOI 10.18699/VJ16.165

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Osadchaya T.S., Trubacheeva N.V., Kravtsova L.A., Belan I.A., Rosseeva L.P., Pershina L.A. Study of fertility and cytogenetic variability in androgenic plants (R_0 and R_1) of alloplasmic introgression lines of common wheat. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):370-377. DOI 10.18699/VJ16.165

Получение ДГ-линий, сформированных на основе гаплоидных растений с удвоенным числом хромосом, является важной и широко востребованной технологией для генетики и селекции (Forster, Thomas, 2005). Так как ДГ-линии являются гомозиготными, то их можно быстро проанализировать в повторных испытаниях, ускоряя отбор генотипов с нужными признаками, в том числе и в процессе создания новых сортов (Germana, 2011). Такие линии являются уникальным материалом для детального изучения многих признаков у растений, в том числе количественных (Hussain et al., 2012).

Для получения ДГ-линий пшеницы используют отдаленные скрещивания, в результате которых на ранних стадиях эмбриогенеза происходит элиминация хромосом скрещиваемого с пшеницей вида и развитие гаплоидных зародышей пшеницы (Nigoula, Bimb, 2009). Другой подход основан на индукции андрогенеза в условиях *in vitro* – развития из микроспор эмбриоподобных структур, а затем андрогенных проростков в культуре пыльников (Barnabas et al., 2001) или изолированных микроспор (Liu et al., 2002). Эффективность этих методов оценивается по числу уникальных, необходимых для дальнейшей генетической или селекционной работы линий (Oleszczuk et al., 2011). Ограничения при получении ДГ-линий при культивировании пыльников и микроспор связаны с проявлением гаметоклональной изменчивости, характерной для растений, регенерировавших из гаметических клеток в условиях *in vitro*. Генетические механизмы гаметоклональной изменчивости включают изменения числа хромосом (полиплоидия, анеуплоидия) и их структуры (дупликация, транслокации, инверсии, делеции), а также молекулярные изменения в ядерном, митохондриальном и хлоропластном геномах (Veilleux, 1998).

Типичным проявлением гаметоклональной изменчивости, связанной с делециями в хлоропластном геноме, является развитие хлорофилл-дефектных проростков (альбиносов) (Jane, Lorz, 1995). Мутации в ядерном геноме и цитогенетическая изменчивость приводят к стерильности или снижению фертильности дигаплоидных растений (Hu, Huang, 1987). Однако спонтанное удвоение числа хромосом у регенерировавших проростков обеспечивает восстановление их фертильности, что дает возможность при получении ДГ-линий исключать обработку андрогенных растений колхицином (Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015). Цитогенетическая изменчивость у дигаплоидов особенно сильно проявляется, когда в качестве растений-

доноров при культивировании пыльников и микроспор используют генотипы гибридного происхождения, для которых характерна цитогенетическая нестабильность в мейозе (Oleszczuk et al., 2011). Вместе с тем генотипы гибридного происхождения, носители чужеродного генетического материала, являются важными объектами для получения ДГ-линий, так как у них можно зафиксировать сочетания серии целевых генов, перенесенных от разных родительских генотипов, в том числе ответственных за устойчивость к стрессовым факторам (Joshi, Nayak, 2010).

В нашей предыдущей работе (Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015) в результате культивирования пыльников были получены ДГ-линии аллоплазматических интрогрессивных линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*, имеющих пшенично-чужеродные транслокации. Работа с этими линиями показала перспективность их использования в селекционном процессе и генетических исследованиях. Вместе с тем остался ряд вопросов, связанных с необходимостью проведения более эффективного отбора андрогенных растений для формирования 42-хромосомных ДГ-линий с высоким уровнем фертильности. Так, у ранее изученных интрогрессивных линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum* из одной эмбриоподобной структуры в основном развивались не единичные проростки R_0 , а их кластеры (семьи) (Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015). Это затрудняло цитогенетический анализ индивидуальных растений R_0 при их отборе для формирования ДГ-линий.

Цель работы – изучить проявление фертильности у андрогенных растений R_0 , регенерировавших в культуре пыльников аллоплазматических интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*H. vulgare*)-*T. aestivum*, а также уровень фертильности и цитогенетической изменчивости у растений R_1 . Это необходимо для выявления 42-хромосомных растений с высоким уровнем фертильности – источников для формирования дигаплоидных линий, сочетающих генетический материал разных видов.

Материалы и методы

Исходный материал

В работу включены три перспективные линии, выделенные из гибридных популяций, созданных в СибНИИСХ (г. Омск). При получении гибридов в качестве материнского генотипа брали аллоплазматическую интрогрессивную линию мягкой пшеницы Лютесценс 311/00-22-4, которая

Таблица 1. Происхождение исходных линий

Линии	Происхождение генотипов
311/134	Лютесценс 311/00-22-4/Лютесценс 134/03-10
311/FL	Лютесценс 311/00-22-4/Филатовка
311/IR	Лютесценс 311/00-22-4/Ырым

несет цитоплазму культурного ячменя *Hordeum vulgare* L. и пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL. О происхождении этой линии сообщалось ранее (Першина и др., 2013; Pershina et al., 2013). Отцовскими генотипами служили линия Лютесценс 134/03-10, в родословную которой входит сорт мягкой пшеницы Омская 37 – носитель пшенично-ржаной 1RS.1BL и пшенично-пырейной 7DL-7Ai транслокаций (Белан и др., 2012a; Belan et al., 2015); линия сорта пшеницы Филатовка, полученного с участием *Agropyrum glaucum* (Стёпочкин и др., 2012); линия сорта Ырым, который характеризует высокая полевая устойчивость к листовым патогенам в течение всего онтогенеза (Белан и др., 2012b). По предварительным данным Е.И. Гулятьевой, сорт Ырым несет гены *Lr35/Sr39* от *Ae. speltoides*, что указывает на наличие T2B/2S#2 транслокации (Friebe et al., 1996). Линии для культивирования пыльников при получении андрогенных зеленых растений были сформированы от лучших по продуктивности растений, устойчивых в полевых условиях к листовым патогенам. Согласно далее изложенной методике, линии были тестированы на присутствие пшенично-ржаной 1RS.1BL и пшенично-пырейной 7DL-7Ai транслокаций (табл. 1).

Культивирование пыльников

Растения-доноры для культуры пыльников выращивали в гидропонной теплице. Согласно ранее оптимизированным и использованным методам, были выполнены условия предобработки пыльников, их вычленения и культивирования (Першина и др., 2013; Pershina et al., 2013). Индукционная среда для культуры пыльников – РП (Chuang et al., 1978) с добавлением 0,75 мг/л 2,4-Д, сахарозы и мальтозы (по 45 г/л), агара Vacto Difco (8 г/л). Для регенерации проростков из эмбриоподобных структур (ЭС) использовали среду Гамборга (B5) (Gamborg, Eveleigh, 1968) без фитогормонов. Пыльники культивировали при $t = 29$ °C без освещения, а ЭС при $t = 24$ °C и непрерывном освещении. Особенности андрогенеза оценивали по частоте пыльников, образовавших ЭС; частоте ЭС и зеленых проростков к 100 культивированным пыльникам. Зеленые проростки, достигшие стадии трех листьев, пересаживали в грунт и выращивали по ранее описанной методике (Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015). Обработку андрогенных растений колхицином не производили. Фертильность изучали у растений со спонтанным удвоением числа хромосом.

Изучение андрогенных растений R_0 и R_1 и формирование дигамплоидных линий

Уровень фертильности у регенерантов, R_0 , и их самоопыленных потомков, R_1 , оценивали по числу зерен, завязавшихся на один колос, согласно методу P. Sinha с коллегами

(2013) с нашими модификациями. Полная стерильность (ПС) – зерен нет; частичная стерильность (ЧС) – от 1 до 5 зерен; частичная фертильность низкого уровня (ЧФ–) – от 6 до 10; частичная фертильность (ЧФ+) – от 11 до 19; фертильность (Ф) – от 20 до 29; полная фертильность (ПФ) – свыше 30 зерен на колос. Растения R_1 всех линий выращивали в теплице в один и тот же вегетационный период. Данные обработаны с помощью программы Statistica v.7.0.61.0.

Анализ числа хромосом проводили, согласно стандартной методике приготовления препаратов по Фельгену. Для подтверждения присутствия транслокации 1RS.1BL у исходных линий и полученных на их основе регенерантов R_0 и R_1 использован SCAR-маркер *iag95*, сцепленный с генами *Lr26*, *Sr31*, локализованными на коротком плече хромосомы 1R ржи (Mago et al., 2002), а для идентификации пшенично-пырейной транслокации 7DL-7Ai – SCAR-маркер *scm265*, сцепленный с геном *Lr19*, локализованным на хромосоме 7AgL пырея *Ag. elongatum* (Host.) Beauv (Gupta et al., 2006).

ДГ-линии для селекционных работ формировали из 42-хромосомных растений R_1 , проявивших полную фертильность, для генетических исследований и дальнейшего отбора для селекции – из растений R_0 и R_1 всех фертильных растений.

Результаты

Получение растений R_0 и особенности их фертильности

При культивировании пыльников линии 311/134, 311/FL, 311/IR проявили способность к андрогенезу, в результате были получены зеленые проростки (R_0). При этом у линии 311/IR такие показатели андрогенеза, как частота продуктивных пыльников, частота образования эмбриоструктур и частота регенерации зеленых проростков, оцененные по отношению к 100 культивированным пыльникам, были достоверно ниже по сравнению со значениями этих показателей у двух других линий – 311/134 и 311/FL (табл. 2).

Как и в предыдущей работе (Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015), из ЭС преимущественно развивались не единичные проростки, а их кластеры, которые, не разделяя на отдельные проростки, высаживали в грунт. В конце вегетации при уборке растений R_0 не во всех случаях удавалось определить их точное число в кластере, поэтому каждый колос относили к отдельному растению.

В табл. 2 приведены результаты изучения регенерантов R_0 каждой линии по уровню фертильности, оцененному по числу зерен на колос и распределенному по шести группам: ПС, ЧС, ЧФ–, ЧФ+, Ф, ПФ.

Как следует из данных табл. 2, линии различаются между собой по уровню фертильности регенерантов R_0 . Так, у линии 311/IR преимущественно развились полностью стерильные растения (85,6%), лишь одно из них отнесено к группе фертильных, а полностью фертильных не выявлено. У линии 311/134 полная стерильность характерна для половины из 149 изученных растений (51,7%). Самая низкая частота стерильных растений (25%) была у линии 311/FL. У линий 311/134 и 311/FL примерно с одинаковой частотой развились растения, завязавшие

Таблица 2. Результаты культивирования пыльников интрогрессивных генотипов мягкой пшеницы

Исходные линии	Культивировано пыльников	Продуктивные пыльники		Эмбриоподобные структуры		Зеленые проростки (R_0)	
		Всего	Частота (%) [#]	Число	Частота (%) [#]	Всего	Частота (%) [°]
311/134	509	91	17,9	285	56,0	149	29,2
311/FL	359	48	13,4	222	61,8	95	26,5
311/IR	766	51	6,6 ^{***}	98	12,8 ^{***}	113	14,7 [*]

[#] к 100 культивированным пыльникам; [°] к общему числу проростков. Разница по сравнению с линиями 311/134 и 311/FL достоверна при ^{*} $p < 0,05$ и ^{***} $p < 0,001$.

Таблица 3. Характеристика регенерантов R_0 по проявлению фертильности

Исходные линии	Изучено растений	Число и частота (%) растений R_0 с разным уровнем фертильности					
		ПС	ЧС	ЧФ-	ЧФ+	Ф	ПФ
311/134	149	77 (51,7 ^{***})	11 (7,4)	5 (3,3)	16 (10,7)	21 (4,1)	19 (12,8)
311/FL	92	23 (25,0)	14 (15,2)	2 (2,2)	20 (21,7)	17 (18,5)	16 (17,4)
311/IR	111	95 (85,6 ^{***})	2 (1,8)	2 (1,8)	11 (9,9)	1 (0,9)	0 (-)

Разница по сравнению с частотой растений, завязавших семена у данной линии, достоверна при ^{***} $p < 0,001$. Здесь и далее: ПС – полная стерильность, ЧС – частичная стерильность, ЧФ- – частичная фертильность низкого уровня, ЧФ+ – частичная фертильность, Ф – фертильность, ПФ – полная фертильность.

разное число зерен на колос, соответственно, отнесенные к определенным группам по уровню фертильности: ПС, ЧФ-, ЧФ+, Ф и ПФ (табл. 3).

Большая часть стерильных растений узколистые, с укороченными стеблями и колосьями. Выборочный цитологический анализ показал, что это гаплоиды ($n = 21$). Кроме того, среди стерильных растений выявлялись высокорослые, с нормально развитыми колосьями.

Уровень фертильности и число хромосом растений R_1 – потомков низкофертильных регенерантов R_0

Изучено проявление фертильности и выполнен анализ числа хромосом у растений R_1 , выращенных из семян низкофертильных регенерантов R_0 (линий 311/134 и 311/FL), завязавших не более 10 зерен на колос (группы ЧС и ЧФ-). Из приведенных в табл. 4 данных следует, что среди растений R_1 , выращенных из семян частично стерильных и частично фертильных регенерантов R_0 , развитие получили растения как полностью стерильные, так и с разным уровнем фертильности, включая фертильные и полностью фертильные. Для каждой из групп растений R_1 , ранжированных по уровню фертильности растений, характерна вариабельность по числу хромосом. Среди десяти полностью стерильных растений обнаружены цитотипы с числом хромосом $2n = 37, 39, 40, 41, 42$; среди 11 частично стерильных растений – с числом хромосом $2n = 40, 40+t, 41, 41+t$. Каждое из четырех растений с частичной фертильностью имело разное число хромосом: $2n = 39, 40, 41, 42$. Среди восьми растений с ЧФ+ выявлены цитотипы с $2n = 40, 40+t, 41$, а два растения – с $2n = 42$.

В группу фертильных растений (от 20 до 29 зерен на колос) вошло два растения с $2n = 40$ и два эуплоида

($2n = 42$). Из 16 растений с полной фертильностью (завязываемость от 30 зерен и выше) 12 были с $2n = 42$, одно растение с $2n = 44$ и три – с $2n = 43$. С использованием 42-хромосомных растений с полной фертильностью были сформированы дигаплоидные линии. На основании ПЦП-анализа было установлено, что пять ДГ-линий 311/FL являются носителями генов *Lr26/Sr31* (это указывает на наличие пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL), а две дигаплоидные линии 311/134 – носителями генов *Lr26/Sr31* и гена *Lr19*, локализованного на сегменте хромосомы пырея в составе транслокации 7AgL. Сформированные линии в двух последующих самоопыленных поколениях (R_2 и R_3) сохранили полную фертильность. Выборочный цитогенетический анализ среди растений R_2 и R_3 выявил только 42-хромосомные растения. В данной части работы были также изучены растения R_1 – потомки трех частично фертильных растений из кластеров двух регенерантов, рег49 и рег22, линии 311/IR, которую характеризует низкая частота развития фертильных растений (R_0), регенерировавших в культуре пыльников (см. табл. 4; обозначение растений – источников линий R_1 : рег49р1, рег49р2, рег22р1). Эти растения несут пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL, что определено на основании данных ПЦП-анализа, выявившего сцепленные гены, локализованные на 1RS.

Потомки регенерантов R_0 с частичной фертильностью линии 311/IR в R_1 поколении расщепились по проявлению фертильности на частично фертильные (ЧФ- и ЧФ+) и фертильные (см. табл. 4). Из 29 изученных растений одно растение с $2n = 42$ было полностью стерильным. Большая часть растений, завязавших семена, были анеуплоидами с числом хромосом 41, 43, 45. Только два растения из группы фертильных и три из группы растений

Таблица 4. Уровень фертильности и число хромосом растений R_1 – потомков растений R_0 с пониженной фертильностью линий 311/FL и 311/134

Характеристики	Фертильность растений R_0	Изучено растений	Уровень фертильности растений R_1					
			ПС	ЧС	ЧФ–	ЧФ+	Ф	ПФ
Число и частота (%) растений	ЧС и ЧФ– линий 311/FL и 311/134	49	10 (20,4)	7 (14,3)	4 (8,1)	8 (16,3)	4 (8,2)	16 (32,6)
$2n$			37, 39, 40, 41, 42	40, 41, 40+t, 41+t	39, 40, 41, 42	40, 40+t, 41, 42	40, 42	43, 44, 42*
Число и частота (%) растений	ЧФ+ линий 311/IR	29	1 (3,4)	0 (–)	5 (17,2)	12 (41,4)	9 (31,0)	–
$2n$	рег49p1 рег49p2 рег226p1		42	–	43	41, 43, 42	43, 45, 42*	–

* Растения – источники дигаплоидных линий, включенных в селекционный процесс.

с частичной фертильностью были 42-хромосомными. На основе этих растений сформировано две ДГ-линии, которые в R_2 при выращивании в полевых условиях проявили полную фертильность и устойчивость к листовым патогенам.

Уровень фертильности растений R_1 линий 311/134 и 311/FL

Для формирования линий R_1 поколения линии 311/134 использовали по три растения, выделенные из двух кластеров регенерантов R_0 , рег208 и рег317 (растения обозначены как рег208p1, рег208p2, рег208p3 и соответственно рег317p1, рег317p2, рег317p3). По данным выполненного ПЦР анализа, эти растения несут сцепленные гены *Lr26/Sr31* и ген *Lr19*, что указывает на наличие транслокаций 1RS.1BL+7DL-7Ai.

Растение рег208p1 характеризовалось частичной фертильностью низкого уровня, рег208p2 – частичной фертильностью, рег208p3 – фертильностью. Растение рег317p1 было частично фертильным, рег317p2 – фертильным, а растение рег317p3 – полнофертильным. Установлено, что сформированные от растений регенеранта рег208 линии по проявлению фертильности отличаются от линий регенеранта рег317 (табл. 5). У всех трех линий регенеранта рег208, независимо от уровня фертильности исходных растений, в R_1 поколении развиваются полностью стерильные растения и растения с низкой фертильностью (ЧС и ЧФ–).

Даже среди потомков фертильных растений рег208p3 выявлено только 24,2 % фертильных генотипов, остальные растения были с более низким уровнем фертильности (см. табл. 5). Два 42-хромосомных растения с полной фертильностью обнаружены среди растений линии R_1 , сформированной от растения (ЧФ+) рег208p2. Выборочный цитологический анализ выявил наличие анеуплоидов с $2n = 41$ и $2n = 43$ среди группы растений с частичной фертильностью и фертильностью.

Что касается линий R_1 поколения, сформированных от регенеранта рег317, то для них характерен относительно высокий уровень фертильности (см. табл. 4). Так, среди растений R_1 линии рег317p1 (исходное растение R_0 ча-

стично фертильное ЧФ+) и линии рег317p2 (исходное растение R_0 фертильное) так же, как и среди растений линии рег317p3 (исходное растение R_0 с полной фертильностью), стерильных растений и растений с низким уровнем завязывания семян (ЧС и ЧФ–) не было. Выборочный цитологический анализ у растений R_1 этих линий выявил наличие только растений с $2n = 42$. На основании 42-хромосомных растений с полным проявлением фертильности были сформированы ДГ-линии, которые в течение трех лет (поколения R_2 , R_3 , R_4) прошли селекционные испытания и проявили полную фертильность и устойчивость к грибным патогенам. (В табл. 5 указаны группы растений, от которых такие линии сформированы.)

Среди самоопыленных потомков разных фертильных растений R_0 линии 311/FL в R_1 поколении наблюдали неодинаковый уровень фертильности. В табл. 5 приведены данные для линий R_1 , сформированных от растений рег61p1 и рег106p1, носителей пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL. Линия рег61p1 представлена только 42-хромосомными растениями с высоким уровнем фертильности. Линия рег106p1 расщепилась на растения с разным уровнем фертильности: от стерильных до растений с полной фертильностью. Среди фертильных растений выявлены как эуплоидные, так и анеуплоидные цитотипы.

Обсуждение

Линия 311/134, использованная в настоящей работе, сочетает две транслокации, 1RS.1BL и 7DL-7Ai, которые несут кластеры сцепленных генов, ответственные за устойчивость к грибным патогенам, *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8* (Singh et al., 1990) и *Lr19/Sr25* (Liu et al., 2010) соответственно. Благодаря аддитивному действию генов *Lr26* и *Lr19* и функционированию гена *Sr25*, у сортов мягкой пшеницы Омская 37, Омская 38, Омская 41, созданных авторами проекта в СибНИИСХ (Белан и др., 2012а; Belan et al., 2015), проявляется высокая устойчивость к листовой и стеблевой ржавчине, в том числе к расе стеблевой ржавчины Ug99+*Sr24* (ТТКСТ) (Белан и др., 2012б). Линия 311/FL, отцовским генотипом которой служила линия озимого сорта пшеницы Филатовка, созданного с уча-

Таблица 5. Уровень фертильности и число хромосом растений R_1 – потомков двух кластеров регенерантов R_0 линии 311/134 и двух растений регенерантов R_0 линии 311/FL

Фертильность R_0	Число растений R_1 и номер линии	Число и частота (%) растений R_1 с определенным уровнем фертильности					
		ПС	ЧС	ЧФ–	ЧФ+	Ф	ПФ
ЧФ– per208p1	9 311/134	4 (44,4)	3 (33,3)	1 (11,1)	0	1 (11,1)	0
ЧФ+ per208p2	52 311/134	7 (13,4)	10 (19,2)	9 (17,3)	20 (38,5)	4 (7,7)	2* (3,8)
					2n = 41 2n = 42		2n = 42
Ф per208p3	62 311/134	3 (4,8)	24 (38,7)	6 (9,6)	14 (22,5)	15 (24,2)	0
						2n = 42 2n = 43	
ЧФ+ per317p1	20 311/134	0	0	0	8 (40,0)	8 (40,0)	4 (20,0)
						2n = 42	
Ф per317p2	20 311/134	0	0	0	4 (20,0)	8** (40,0)	8* (40,0)
						2n = 42	2n = 42
ПФ per317p3	21 311/134	0	0	0	1 (4,8)	6** (28,6)	14* (66,6)
						2n = 42	2n = 42
Ф per61p1	19 311/FL	0	0	0	1 (5,3)	12** (63,2)	6* (31,5)
						2n = 42	2n = 42
Ф per106p1	19 311/FL	2 (10,5)	1 (5,3)	1 (5,3)	3 (15,8)	9** (47,3)	3** (15,8)
						2n = 41 2n = 42	2n = 42

* Растения – источники ДГ-линий, включенных в селекционный процесс; ** растения – источники ДГ-линий, используемых в дальнейшем изучении.

стием пырея *A. glaucum* (Стёпочкин и др., 2012), также несет транслокацию 1RS.1BL. Гибридная линия 311/IR с транслокацией 1RS.1BL имеет и пшенично-эгилопсную транслокацию T2B/2S#2 (с генами *Lr35/Sr39*).

Эффективность получения дигаплоидных линий при культивировании пыльников определяется успешностью прохождения всех этапов андрогенеза с получением зеленых проростков (R_0) и образованием 42-хромосомных растений (спонтанно индуцированных в условиях культивирования или в результате колхицинирования), которые характеризует высокий уровень фертильности. Установлено, что даже при оптимизации всех требуемых условий для культивирования пыльников определяющее влияние на андрогенез (развитие эмбриоидов из микроспор, регенерацию всех проростков из эмбриоидов и развитие зеленых проростков) оказывает генотип растения-донора (Konieczny et al., 2003; Tersi et al., 2006). Результаты настоящей работы показали, что у линии 311/IR относительно двух других изученных линий понижена способность к андрогенезу (см. табл. 2). Так, значения частоты пыльников, образовавших эмбриоподобные структуры, а также частоты развития ЭС и регенерировавших зеленых проростков у этой линии достоверно ниже, чем у линий 311/134 и 311/FL.

Выше указывалось, что все изученные линии являются носителями пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL и цитоплазмы ячменя *H. vulgare*. Ранее нами показано стимулирующее влияние цитоплазмы ячменя и пшенич-

но-ржаной транслокации 1RS.1BL у аллоплазматических генотипов (*H. vulgare*)-*T. aestivum* на проявление признаков андрогенеза (Першина и др., 2013; Pershina et al., 2013; Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015), в том числе и при наличии пшенично-пырейной транслокации 7DL-7Ai (Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015). Это важно подчеркнуть, так как у эуплазматических (с цитоплазмой пшеницы) генотипов транслокация 7DL-7Ai (Сибикеева и др., 2004; Sibikeeva et al., 2004), в том числе в сочетании с транслокацией 1RS.1BL (Осадчая и др., 2014; Osadchaya et al., 2015), оказывает сильное ингибирующее влияние на проявление андрогенеза в культуре пыльников. У линии 311/134 (носитель 1RS.1BL и 7DL-7Ai) значения всех изученных показателей андрогенеза сохраняются на уровне значения этих показателей, выявленных у линии 311/FL (носитель 1RS.1BL). Таким образом, в генотипической среде линии 311/134 негативное влияние 7DL-7Ai на андрогенез подавлено.

Что касается линии 311/IR, которая несет пшенично-ржаную 1RS.1BL и пшенично-эгилопсную T2B/2S#2 (с генами *Lr35/Sr39*) транслокации, то ее низкие показатели андрогенеза (см. табл. 2), вероятнее всего, объясняются цитогенетической нестабильностью растений-доноров пыльников для культивирования. В настоящей работе цитогенетический анализ растений-доноров не проводился. Однако многолетние исследования авторов выявили бесперспективность использования сорта Ырым в скрещиваниях с другими генотипами мягкой пшеницы

с целью передачи генов, определяющих устойчивость к листовым патогенам, от этого сорта в новую генотипическую среду. Полученные с участием Ырым гибридные линии характеризуются низкой продуктивностью из-за стерильности или пониженной фертильности растений. Выборочный цитогенетический анализ выявил растения с цитогенетическими нарушениями (Наши неопубликованные данные).

Можно предположить, что в генетическом материале *Ae. speltoides*, который несет сорт Ырым и передан линии 311/IR, присутствуют гаметоцидные гены. Это подтверждается тем, что в хромосоме 2S *Ae. speltoides* локализованы гаметоцидные гены (*Gc*), которые в гемизиготном состоянии в постмейотический период митоза индуцируют хромосомные разрывы, приводящие к появлению хромосомных фрагментов и мостов в интерфазе митоза в микроспорах, не несущих гены *Gc* (Nasuda et al., 1998). На примере изучения пшенично-эгилопсных линий разного происхождения показано, что гены *Gc* сцеплены с генами, определяющими устойчивость к листовым патогенам (Marais et al., 2010; Сибикеев и др., 2015; Sibikeev et al., 2016), что может быть серьезным препятствием для широкого использования некоторых из таких линий для создания коммерческих сортов (Marais et al., 2010).

У линии 311/IR, в отличие от линий 311/134 и 311/FL, очень низкий уровень развития растений R_0 , завязавших семена (см. табл. 3), что, по-видимому, связано с анеуплоидией. Это предположение может согласоваться с тем, что среди самоопыленных потомков растений R_0 линии 311/IR в R_1 наблюдается высокая частота развития анеуплоидов (см. табл. 4).

Развитие анеуплоидов среди андрогенных растений R_0 связано не только с наличием анеуплоидных гамет в культивируемых пыльниках, из которых развиваются эмбриониды, а затем растения, но и с влиянием условий культивирования *in vitro* (Oleszczuk et al., 2011). Изменчивость числа хромосом у андрогенных растений R_0 мягкой пшеницы и ее гибридов – типичное явление (Hu, Huang, 1987; Oleszczuk et al., 2011). По этой причине при формировании ДГ-линий генотипов мягкой пшеницы, включаемых в селекцию, необходимо проводить отбор 42-хромосомных растений с высоким уровнем фертильности. В настоящей работе проростки R_0 высаживали целыми кластерами (семьями), а растения из одного кластера могут быть как генетически идентичными, так и генетически гетерогенными (Oleszczuk et al., 2014). В связи с этим мы выделяли растения для ДГ-линий в R_1 поколении на основании изучения числа хромосом и завязываемости семян на колос.

Из литературы известно, что результаты цитологического анализа, как и завязываемость семян, могут служить надежными показателями анеуплоидии у андрогенных растений (Oleszczuk et al., 2011). Наши данные выявили, что андрогенные растения R_0 с низким уровнем завязывания семян в R_1 поколении могут быть источниками не только анеуплоидов, но и 42-хромосомных растений с высоким уровнем фертильности (см. табл. 4). На примере линий 311/FL и 311/134 показано, что сформированные на основе таких растений дигаметоидные линии в R_2 и R_3 поколениях сохранили полную фертильность, а выбороч-

ный цитогенетический анализ выявил наличие растений с $2n = 42$.

Кроме того, обращает на себя внимание факт, что не во всех случаях растения R_0 с повышенным уровнем фертильности (группы ЧФ+, Ф, ПФ) при самоопылении в R_1 поколениях стабильные по проявлению этого признака. Между линиями R_1 , сформированными от растений R_0 двух регенерантов (рег208 и рег317) исходной линии 311/134, обнаружены различия по проявлению фертильности, а также цитогенетической изменчивости, в зависимости от исходного регенеранта (см. табл. 5). Так, все изученные линии рег208 в R_1 представлены в основном растениями с пониженным уровнем фертильности, в том числе и стерильными, а линии рег317, напротив, – растениями с повышенным уровнем фертильности. Цитогенетический анализ выявил среди растений линий рег317 только 42-хромосомные растения, а среди растений линий рег208 встречались и анеуплоиды. На примере линии 311/FL также показано, что растения R_0 с повышенной фертильностью в R_1 могут проявить разный уровень фертильности и цитогенетической изменчивости.

42-хромосомные растения R_1 линий рег208р2, рег317р2, рег317р3, несущие транслокации 1RS.1BL и 7DL-7Ai, а также растение R_1 линии рег61р1 с транслокацией 1RS.1BL, характеризующиеся полной фертильностью (см. табл. 5), использованы в качестве источников ДГ-линий, которые сохранили высокий уровень фертильности при селекционных испытаниях.

Таким образом, полученные данные показали целесообразность отбора андрогенных растений по проявлению фертильности и числу хромосом для формирования дигаметоидных линий у изученных аллоплазматических интрогрессивных генотипов мягкой пшеницы в R_1 поколении. Установлена перспективность использования линий 311/134 и 311/FL в работах по культивированию пыльников с целью получения большего разнообразия дигаметоидных линий, представляющих интерес для селекции.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту № 0324-2015-0005 и при поддержке РФФИ (№ 14-04-00574).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Белан И.А., Россеева Л.П., Россеев В.М., Бадаева Е.Д., Зеленский Ю.И., Блохина Н.П., Шепелев С.С., Першина Л.А. Изучение хозяйственно ценных и адаптивных признаков у линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих транслокации 1RS.1BL и 7DL-7Ai. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012а;16(1):178-186.
- Белан И.А., Россеева Л.П., Мешкова Л.В., Шепелев С.С., Зеленский Ю.И. Иммунологическая оценка материала «КАСИБ» в условиях южной лесостепи Западной Сибири. Вестн. Алтайск. гос. аграр. ун-та. 2012б;10(96):39-43.
- Осадчая Т.С., Першина Л.А., Трубачеева Н.В., Белан И.А., Россеева Л.П., Девяткина Э.П. Способность к андрогенезу эуплазматических линий мягкой пшеницы и аллоплазматических рекомбинантных линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum* с транслокациями

- 1RS.1BL и 7DL-7Ai и получение дигамплоидных линий. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4/1):650-659.
- Першина Л.А., Осадчая Т.С., Бадаева Е.Д., Белан И.А., Росеева Л.П. Изучение особенностей андрогенеза в культуре пыльников сортов и перспективной формы яровой мягкой пшеницы западносибирской селекции, различающихся наличием или отсутствием пшенично-чужеродной транслокации. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(1):40-49.
- Сибикеев С.Н., Воронина С.А., Бадаева Е.Д., Дружин А.Е. Изучение линий *Triticum aestivum* – *Aegilops speltoides*, устойчивых к листовой и стеблевой ржавчинам. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):165-170.
- Сибикеева Ю.Е., Сибикеев С.Н., Крупнов В.А. Влияние *Lr19*-транслокации на андрогенез *in vitro* и наследование устойчивости к листовой ржавчине в популяциях DH₃-линий и F₂ гибридов мягкой пшеницы. Генетика. 2004;40(9):1224-1228.
- Стёпочкин П.И., Пономаренко В.И., Першина Л.А., Осадчая Т.С., Трубащева Н.В. Использование отдаленной гибридизации для создания селекционного материала озимой пшеницы. Достижения науки и техники АПК. 2012;6:37-38.
- Barnabas B., Szakacs É., Karsai I., Bedő Z. *In vitro* androgenesis of wheat: from fundamental to practical application. Euphytica. 2001; 119(1):211-216.
- Belan I., Rosseeva L., Laikova L., Rosseev V., Pershina L., Trubacheeva N., Morgounov A., Zelenskiy Y. Utilization of new wheat gene-pool in breeding of spring bread wheat. [Proc. 8th Int. Wheat Conference]. St. Petersburg, 2010;69-70.
- Belan I.A., Rosseeva L.P., Rosseev V.M., Badayeva E.D., Zelenskiy Yu.I., Blochina N.P., Shepelev S.S., Pershina L.A. Examination of adaptive and agronomic characters in lines of common wheat Omskaya 37 bearing translocations 1RS.1BL and 7DL-7Ai. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2015;5(1):41-47. DOI 10.1134/S2079059715010037
- Chuang C.C., Ouyang J.W., Chia H., Chou S.M., Ching C.K. A set of potato media for wheat anther culture. Proc. Symp. Plant Tissue Culture. Peking, 1978:51-56.
- Forster B.P., Thomas W.T.B. Doubled haploids in genetics and plant breeding. Plant Breed. Rev. 2005;25:57-88. DOI 10.1002/9780470650301.ch3
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. Euphytica. 1996;91(1):59-87.
- Gamborg O.L., Eveleigh D.E. Culture methods and detection of glucanases in suspension cultures of wheat and barley. Can. J. Biochem. 1968;46(5):417-421.
- Germana M.A. Gametic embryogenesis and haploid technology as valuable support to plant breeding. Plant Cell Rep. 2011;30(5):839-857. DOI 10.1007/s00299-011-1061-7
- Gupta S.K., Charpe A., Prabhu K.V., Haque Q.M. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat. Theor. Appl. Genet. 2006;113(6):1027-1036. DOI 10.1007/s00122-006-0362-7
- Hu H., Huang B. Application of pollen-derived plants to crop improvement. Int. Rev. Cytol. 1987(107):293-313. DOI 10.1016/S0074-7696(08)61079-7
- Hussain B., Khan M.A., Ali Q., Shaukat S. Double haploid production is the best method for genetic improvement and genetic studies of wheat? Int. J. Agro Veter. Med. Sci. 2012;6(4):216-228.
- Jane A., Lorz H. Cereal microspore culture. Plant Sci. 1995;109(1):1-12.
- Joshi R.K., Nayak S. Gene pyramiding – a broad spectrum technique for developing durable stress resistance in crop. Biotechnol. Mol. Biol. Rev. 2010;5(3):51-60.
- Konieczny R., Czaplicki A.Z., Golczyk H., Przywara L. Two pathways of plant regeneration in wheat anther culture. Plant Cell, Tissue Organ Culture. 2003;73(2):177-187.
- Liu S., Yu L.-X., Singh R.P., Jin Y., Sorrels M.E., Anderson J.A. Diagnostic and co-dominant PCR markers for wheat stem rust resistance genes *Sr25* and *Sr26*. Theor. Appl. Genet. 2010;120(4):691-697. DOI 10.1007/s00122-009-1186-z
- Liu W., Zheng M.Y., Polle E.A., Konzak C.F. Highly efficient doubled-haploid production in wheat (*Triticum aestivum* L.) via induced microspore embryogenesis. Crop Sci. 2002;42(3):686-692.
- Mago R., Spielmeyer W., Lawrence J., Lagudah S., Ellis G., Pryor A. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. Theor. Appl. Genet. 2002;104(8):1317-1324. DOI 10.1007/s00122-002-0879-3
- Marais G.F., Bekker T.A., Eksteen A., McCallum B., Fetch T., Marais A.S. Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to common wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides*. Euphytica. 2010;171(1):71-85. DOI 10.1007/s10681-009-9996-2
- Nasuda S., Friebe B., Gill B.S. The morphology of the chromosome fragments suggests that the *Gc* genes induce chromosome breaks in the G1 phase prior to DNA synthesis of the first postmeiotic mitosis. Genetics. 1998;149(2):1115-1124.
- Niroula R.K., Bimb H.P. Overview of wheat × maize system of crosses for dihaploid induction in wheat. World Appl. Sci. J. 2009;7(8): 1037-1045.
- Oleszczuk S., Rabiza-Swider J., Zimny J., Lukaszewski A.J. Aneuploidy among androgenic progeny of hexaploid triticale (×*Triticosecale* Wittmack). Plant Cell Rep. 2011;30(4):575-586. DOI 10.1007/s00299-010-0971-0
- Oleszczuk S., Tyrka M., Zimny J. The origin of clones among androgenic regenerants of hexaploid triticale. Euphytica. 2014;198(3): 325-336.
- Osadchaya T.S., Pershina L.A., Trubacheeva N.V., Belan I.A., Rosseeva L.P., Devyatkina E.P. Androgenesis ability in common wheat euplasmic lines and alloplasmic recombinant lines (*H. vulgare*-*T. aestivum* possessing 1RS.1BL and 7DL-7Ai translocations and production of double haploid lines. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2015; 5(3):174-181. DOI 10.1134/S2079059715030132
- Pershina L.A., Osadchaya T.S., Badayeva E.D., Belan I.A., Rosseeva L.P. Features of androgenesis in anther cultures of varieties and a promising accession of spring common wheat bred in West Siberia differing in the presence or absence of wheat-alien translocations. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2013;3(4):246-253. DOI 10.1134/S2079059713040096
- Sibikeev S.N., Voronina S.A., Badayeva E.D., Druzhin A.E. Study of resistance to leaf and stem rust in *Triticum aestivum* – *Aegilops speltoides* lines. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2016;6(4):351-356. DOI 10.1134/S2079059716040183
- Sibikeeva Yu.E., Sibikeev S.N., Krupnov V.A. The effect of *Lr19*-translocation on *in vitro* androgenesis and inheritance of leaf-rust resistance in DH₃ lines and F₂ hybrids of common wheat. Russ. J. Genet. 2004;40(9):1003-1006.
- Singh N.K., Shepherd K.W., McIntosh R.A. Linkage mapping of genes for resistance to leaf, stem and stripe rust and ω-secalins on the short arm of rye chromosome 1R. Theor. Appl. Genet. 1990;80:609-616. DOI 10.1007/BF00224219. pmid:24221066
- Sinha P., Tomar S.M., Vinod, Singh V.K., Balyan H.S. Genetic analysis and molecular mapping of a new fertility restorer gene *Rf8* for *Triticum timopheevi* cytoplasm in wheat (*Triticum aestivum* L.) using SSR markers. Genetica. 2013;141(10-12):431-341. DOI 10.1007/s10709-013-9742-5
- Tersi M., Xynias I.N., Gouli-Vadinoudi E., Roupakias D.G. Anther culture response of F1 durum bread wheat hybrids after colchicines. Plant Breed. 2006;125(5):457-460. DOI 10.1111/j.1439-0523.2006.01285.x
- Veilleux R.E. Gametoclonal variation in crop plants. Current Plant Sci. Biotechnol. Agricult. 1998;32:123-133.

Микроэволюционная дифференциация тетраплоидных видов злаков путем формирования рекомбинантных геномов

Н.И. Дубовец , Е.А. Сычева

Государственное научное учреждение Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь

На примере тетраплоидных пшенично-ржаных амфидиплоидов изучен в динамике (F_6 – F_{17}) процесс микроэволюционной дифференциации злаков путем формирования рекомбинантных геномов. Получены данные, свидетельствующие о том, что совместное произрастание тетраплоидных амфидиплоидов с наличием в их составе общего (базового) генома и различающихся вторыми (дифференцированными) геномами с высокой долей вероятности ведет к их гибридизации. Образующиеся гибридные формы характеризуются очень широким диапазоном изменчивости, возникающей за счет различных комбинаций хромосом и хромосомных сегментов дифференцированных геномов, при сохранении неизменной структуры базового генома. При этом межгеномные рекомбинации на уровне интактных хромосом характерны для гомеологичных групп с высокой скоростью стабилизации хромосомного состава, рекомбинации на уровне хромосомных сегментов – для групп с низкой скоростью, в которых длительное время сохраняются гетерологичные пары хромосом. Доминирование регуляторных генетических систем базового генома обеспечивает высокий уровень спаривания в мейозе гомеологов гетерологичных пар с последующей межгеномной рекомбинацией на уровне сегментов хромосом. Получены экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что вновь образованные тетраплоидные формы легко скрещиваются между собой, формируя единую гибридную зону, в которой в ходе смены поколений происходят постоянное перераспределение генетического материала дифференцированных геномов и дальнейшее расширение спектра доступной отбору генотипической изменчивости, вследствие чего такая зона становится потенциальным очагом видообразования. Последующая адаптивная радиация гибридного материала в экологически расчлененной среде осуществляется путем отбора в разных экологических нишах форм с различными вариантами рекомбинантного генома.

Ключевые слова: полиплоидные злаки; микроэволюция; тетраплоидные амфидиплоиды; базовый геном; рекомбинантный геном; межгеномные рекомбинации; C-бэндинг.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Дубовец Н.И., Сычева Е.А. Микроэволюционная дифференциация тетраплоидных видов злаков путем формирования рекомбинантных геномов. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):378-385. DOI 10.18699/VJ16.136

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Dubovets N.I., Sycheva Ye.A. Microevolutionary differentiation of cereal tetraploid species by formation of recombinant genomes. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):378-385. DOI 10.18699/VJ16.136

УДК 575.858:582.542.1:631.523.55:631.527.5

Поступила в редакцию 10.07.2015 г.

Принята к публикации 11.03.2016 г.

© АВТОРЫ, 2016

Microevolutionary differentiation of cereal tetraploid species by formation of recombinant genomes

N.I. Dubovets , Ye.A. Sycheva

Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

The process of microevolutionary differentiation of cereals by formation of recombinant genomes was studied in dynamics (F_6 – F_{17}) with tetraploid wheat-rye amphidiploids as examples. Evidence that joint growing of tetraploid amphidiploids having a common (pivotal) genome in their composition and differing in secondary (differential) genomes leads to their hybridization with high probability has been found. The forms developed are characterized by a very wide range of variability caused by different combinations of chromosomes and chromosome segments in differential genomes yet maintain the same structure of the pivotal genome. Intergenomic recombinations at the level of intact chromosomes were characteristic of homeologous groups with a high rate of stabilization of the chromosomal composition, and recombinations at the level of chromosomal segments, of groups with a low stabilization rate, where heterologous chromosome pairs remained preserved for a long time. Dominance of regulatory genetic systems of the pivotal genome provides a high pairing level of homeologues from heterologous pairs in meiosis followed by intergenomic recombinations at the level of chromosome segments. Experimental data suggest that newly developed tetraploid forms interbreed easily forming a single hybrid zone, where permanent redistribution of genetic material of differential genomes and further range expansion of genotypic variability available to selection take place during alternation of generations whereby such a zone becomes a potential centre of speciation. Subsequent adaptive radiation of hybrid material in an ecologically separated environment occurs by selection of forms with different variants of the recombinant genome in various ecological niches.

Key words: polyploid cereals; microevolution; tetraploid amphidiploids; pivotal genome; recombinant genome; intergenomic recombinations; C-banding.

Интенсивная селекция на повышение продуктивности зерновых культур с применением современных научно обоснованных подходов привела к замене сортов, созданных в результате комбинирования множества различных генотипов, на генетически однородные. Как следствие этого, значительный резерв генетической изменчивости был утерян и возможности дальнейшего улучшения урожайности и качества традиционными методами оказались в значительной степени лимитированными. Кроме того, генетическая эрозия спровоцировала резкое снижение устойчивости сортов к воздействию биотических и абиотических стрессовых факторов (Ceoloni et al., 2000). Все это вывело на передний план проблему расширения и качественного изменения спектра доступной отбору генотипической изменчивости культурных растений, которая неразрывно связана с поиском новых эффективных методов преобразования их генетической структуры.

В природе наибольшей изменчивостью характеризуются полиплоидные формы растений. Наглядным примером тому служит семейство злаков Poaceae, представителями которого являются и все хлебные зерновые культуры. Многочисленные виды этого семейства довольно равномерно распространены по всем континентам и климатическим зонам, доминируя в травянистом растительном покрове (Ehrendorfer, 1980). В Арктике они часто выходят на первое место среди семейств по числу видов, а в Антарктиде входят в число немногих видов цветковых растений, обитающих на покрытой ледниками территории. Значителен процент злаков и во флоре высокогорных областей, где они достигают верхнего предела существования цветковых растений (Цвелев, 1987). Столь широкий диапазон изменчивости представителей семейства, обусловивший приспособленность к самым разнообразным экологическим нишам, был создан природой из одного стартового набора генетического материала предковой формы, и основным индуктором этой изменчивости послужила полиплоидия. Это дает основание полагать, что потенциал данного способа образования новых видов с неограниченными возможностями адаптации к стрессовым условиям среды используется человеком далеко не в полной мере.

В определенной степени этому способствовало то обстоятельство, что полиплоидии как фактору видообразования долгое время не придавали особого значения (Stebbins, 1971), и лишь недавние исследования структуры геномов с применением молекулярных и компьютерных технологий заставили переосмыслить ее роль в эволюции живого мира. Так, были получены доказательства наличия геномных дупликаций у всех позвоночных, включая человека (*Homo sapiens*) (Wolfe, 2001). Было установлено также, что дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*) с их компактным геномом являются древними тетраплоидами (Wong et al., 2002). Более того, арабидопсис (*Arabidopsis thaliana*) и рис (*Oryza sativa*), считавшиеся классическими диплоидами

и выбранные для секвенирования по причине маленького размера их геномов, на деле оказались древними полиплоидами (палеополиплоидами) (Arabidopsis Genome Initiative, 2000; Goff, 2002). В итоге следы циклических рекуррентных эпизодов удвоения генетического материала были выявлены в геномах всех растений (Wendel, 2000; Blanc, Wolfe, 2004; Paterson et al., 2004; Cui, 2006).

Обнаружение универсальности феномена геномных дупликаций в эволюции живых систем явилось одним из важнейших достижений геномной эры, возобновивших интерес к полиплоидии, в особенности такой ее форме, как аллополиплоидия. В ходе многочисленных исследований было установлено, что генезис аллополиплоидных форм сопровождается кардинальными геномными преобразованиями и модификациями, которые, с одной стороны, существенно ускоряют эволюционный процесс, с другой – предоставляют богатый материал для отбора (Soltis, Soltis, 2000; Adams, Wendel, 2005; Feldman, Levy, 2005).

Часть этих изменений возникает на ранних стадиях формирования аллополиплоида, и их функция состоит в цитологической и генетической диплоидизации образовавшейся гибридной формы. Другие изменения появляются спорадически на протяжении длительного периода микроэволюционной дифференциации полиплоидных видов, и именно они ответственны за высокую пластичность генома полиплоидов в целом и злаков в частности, вследствие чего представляют наибольший интерес для практической селекции.

Отличительной особенностью этой части изменчивости на полиплоидном уровне является то, что объединение в одном ядре разных геномов открывает широкие возможности для межвидового и межродового переноса генетического материала, реализация которых посредством межгеномных транспозиций, транслокаций и рекомбинаций существенным образом повышает уровень генотипической дифференциации полиплоидных форм.

Дальнейший (и наиболее значимый!) вклад в генерирование изменчивости вносят гибридизационные процессы между уже сформированными первичными полиплоидами, ведущие к образованию вторичных гибридогенных таксонов (Цвелев, 1987; Rieseberg, 1997; Soltis, Soltis, 2009; Abbott et al., 2013). Этому способствует свойство полиплоидии повышать скрещиваемость между видами, а также тот факт, что многие полиплоидные таксоны произрастают в симпатрических популяциях, насчитывающих, как правило, несколько видов с численным преобладанием одного из них, что создает благоприятные условия для гибридизации между ними (Perrino, 1995). Примеры такой гибридизации между тетраплоидными видами *Aegilops* были представлены D. Zohary и M. Feldman (1962), исследовавшими естественно произрастающие популяции этого рода злаков в различных районах Израиля, Турции и Греции и обнаружившими много гибридов F₁ и их беккроссных потомков. При этом было установлено, что легче всего скрещиваются тетра-

плоидные виды, имеющие в своем составе один общий геном. Особенностью образующихся при этом аллополиплоидов второго порядка является невероятно широкий диапазон изменчивости гибридного материала. На основе полученных данных авторами была сформулирована гипотеза «pivotal-differential» эволюции полиплоидов, согласно которой все многообразие полиплоидных видов *Triticum* и *Aegilops* возникло в результате гибридизации небольшого числа первичных тетраплоидов, имевших один общий (pivotal – базовый) геном (A, U или D) и различавшихся вторыми (differential – дифференцированными) геномами. Авторы предположили, что в таких скрещиваниях базовый геном служит буфером, обеспечивающим возможность множественных рекомбинаций между хромосомными наборами дифференцированных геномов, что приводит к формированию многочисленных вариантов нового рекомбинантного генома.

В настоящее время накоплено немало фактов, подтверждающих существование в природе полиплоидных видов злаков с рекомбинантными геномами (Wang et al., 2000; Badaeva et al., 2004; Molnár et al., 2013). В пользу распространенности этого способа видообразования говорят также результаты развернутых недавно работ по филогенетическому анализу дикорастущих представителей трибы Triticeae, свидетельствующие о высокой частоте встречаемости среди них аллотетраплоидных видов с наличием общего генома. Тем не менее этот путь эволюции семейства Poaceae до сих пор остается вне поля зрения исследователей. В то время как молекулярный анализ геномных преобразований, сопровождающих акт полиплоидизации, привел к существенному прорыву в знаниях о генетических механизмах стабилизации генома первичных полиплоидов, процесс стабилизации рекомбинантного генома вторичных аллотетраплоидных форм не изучен даже на хромосомном уровне. Между тем выяснение ключевых этапов процесса формирования рекомбинантного генома полиплоидных злаков может пролить свет на многие неясные моменты эволюционного становления семейства Poaceae, что значительно углубит наши знания о путях микроэволюционной дифференциации его представителей и прояснит многие вопросы, возникающие в ходе филогенетической реконструкции истории семейства.

Кроме того, представляется перспективным использовать этот апробированный природой прием, позволяющий генерировать неограниченный спектр изменчивости гибридного материала, для обновления генофонда зерновых культур. В связи с этим выявление закономерностей и клеточных механизмов формирования рекомбинантного генома злаков приобретает особую актуальность в качестве основы для разработки новых более эффективных методов преобразования генетической структуры растений.

Исходя из вышеизложенного, мы поставили перед собой цель воспроизвести в эксперименте модель «pivotal-differential» эволюции полиплоидных видов злаков и детально исследовать процесс стабилизации рекомбинантных геномов на хромосомном уровне. Выявленные в ходе проведенных исследований закономерности образования межгеномных рекомбинаций описаны в ряде предыдущих публикаций (Badaev et al., 1992; Dubovets,

2001; Дубовец и др., 2008; Dubovets et al., 2008). В данной статье основное внимание уделено процессам генерирования генетической изменчивости в ходе смены поколений гибридных форм, а также роли рекомбинантного генома в эволюции семейства Poaceae.

Материалы и методы

Модельной системой для исследования процесса стабилизации рекомбинантных геномов злаков служили тетраплоидные пшенично-ржаные амфидиплоиды (тритикале), полученные нами путем гибридизации гексаплоидных тритикале с диплоидной аллоплазматической рожью (Бормотов и др., 1988). Гибриды F₁ от таких скрещиваний содержат в кариотипе диплоидный набор хромосом ржи и гаплоидные наборы хромосом A- и B-геномов пшеницы (ABRR). В последующих поколениях тетраформ в каждой гомеологической группе пшеничного компонента кариотипа происходит замещение одного из гомеологов на соответствующий гомолог, в результате чего формируется рекомбинантный геном, составленный разными сочетаниями пар хромосом A- и B-геномов пшеницы, причем теоретически возможны 128 таких сочетаний (Lukaszewski et al., 1984). В эксперимент были включены три формы тетраплоидных тритикале, ПРАТ12, ПРАТ16 и ПРАТ72, каждая из которых представляет собой потомство одного растения F₂, репродуцируемое в условиях свободного опыления. Анализ хромосомного состава гибридов в ряду поколений (F₆, F₁₀, F₁₄–F₁₇) выполняли с помощью метода С-бэндинга (Badaeva et al., 1994). Препараты готовили из меристемы главного корешка пророщенных зерновок, случайно отобранных из общей массы собранного урожая. Для кариотипирования использовали только качественные препараты с хорошим разбросом хромосом в пределах метафазных пластинок и четко выраженным рисунком С-бэндинга. По каждой форме очередного поколения набирали не менее 30 таких препаратов, то есть анализировали не менее 30 растений. Поскольку процесс формирования рекомбинантных геномов у всех трех форм протекал сходным образом, для расчета доли растений с гетерогеномными парами и хромосомными aberrациями использовали объединенные в пределах каждого поколения данные. Ошибку выборочной доли рассчитывали с использованием стандартных алгоритмов (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

Первый анализ хромосомного состава, проведенный в F₆ гибридов, показал, что каждая из трех форм представляет собой популяцию растений с различными вариантами кариотипа (Badaev et al., 1992). В каждом варианте геном ржи был представлен полностью, а пшеничный компонент образован определенным сочетанием хромосом A- и B-геномов. Всего в исследованном материале было выявлено 30 вариантов таких сочетаний, различия между которыми были обусловлены главным образом разными комбинациями хромосом A- и B-геномов во 2-, 3- и 7-й гомеологических группах, в то время как состав остальных групп практически полностью стабилизировался (рис. 1).

Поскольку первоначально предполагалось, что конечным этапом стабилизации хромосомного состава тетраплоидных тритикале является подбор пар гомологов во

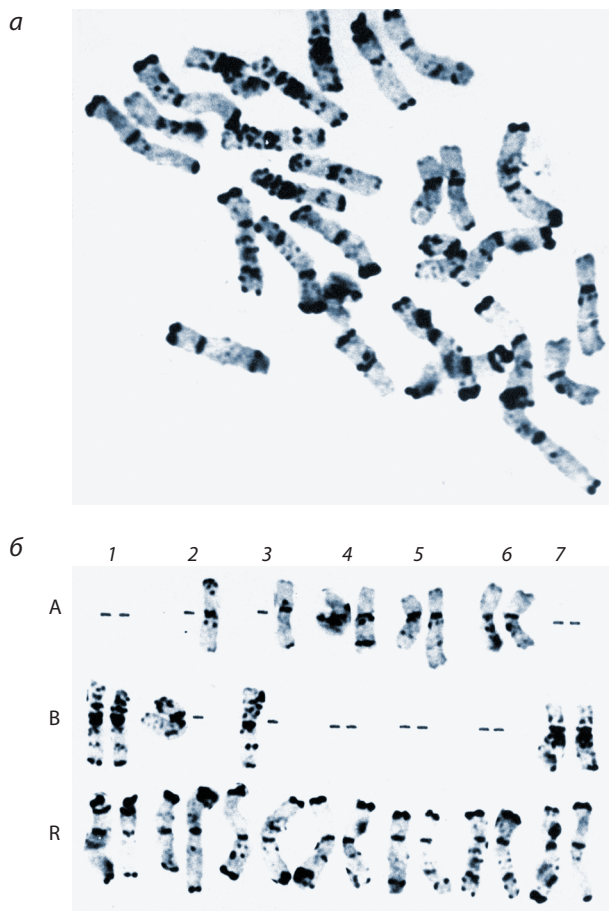


Рис. 1. Метафазная пластинка (а) и кариограмма (б) митотических хромосом тетраплоидного тритикале F₆ (нестабильный кариотип с гетерогенным составом 2-й и 3-й гомеологических групп).

всех гомеологических групп пшеничного компонента кариотипа (рис. 2), на основании полученных данных был сделан вывод о незавершенности процесса стабилизации хромосомного состава исследованных форм.

Следующий хромосомный анализ популяций был выполнен на материале F₁₀. В исследованном материале по-прежнему наблюдались растения с нестабильным кариотипом, количество которых составило 48,9 %. Аналогичная картина была обнаружена и в последующих поколениях (F₁₄–F₁₇) (рис. 3), в которых было выявлено от 35 (F₁₆) до 52 (F₁₇) вариантов кариотипа.

Сохранение в отдельных группах гетерологических пар хромосом существенным образом расширяет спектр генетической изменчивости гибридного материала, поскольку в данной ситуации вместо 128 (2⁷) теоретически возможных сочетаний хромосом А- и В-геномов пшеницы могут возникнуть 2187 (3⁷) таких сочетаний.

При сопоставлении результатов кариотипирования различных поколений тетраформ выясняется, что в пределах популяций F₆ и F₁₀ одинаковые варианты кариотипа составляют лишь 31,2 % от общего числа выявленных; у популяций F₁₀ и F₁₄ этот показатель равен 37,0 %; F₁₄ и F₁₅ – 30,2 %; F₁₅ и F₁₆ – 26,7 %; F₁₆ и F₁₇ – 33,8 %, т. е. между поколениями наблюдаются существенные различия по

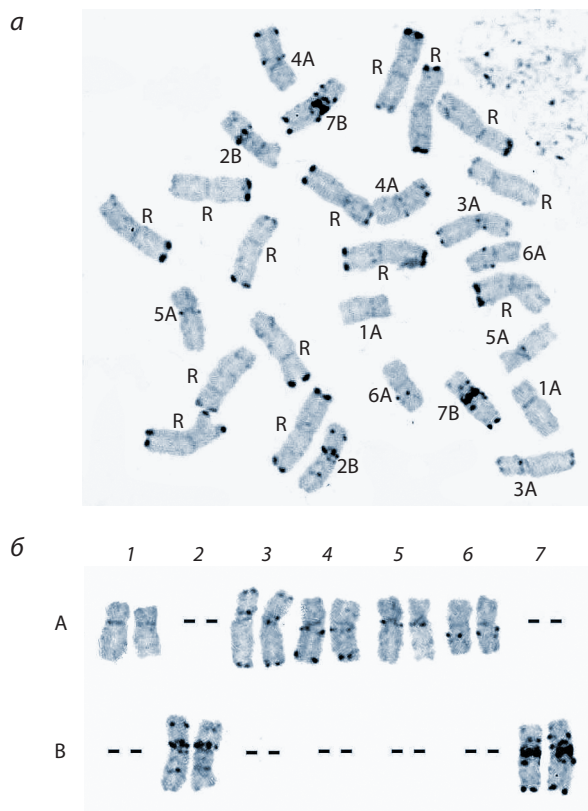


Рис. 2. Метафазная пластинка (а) и кариограмма митотических пшеничных хромосом (б) тетраплоидного тритикале со стабильным кариотипом.

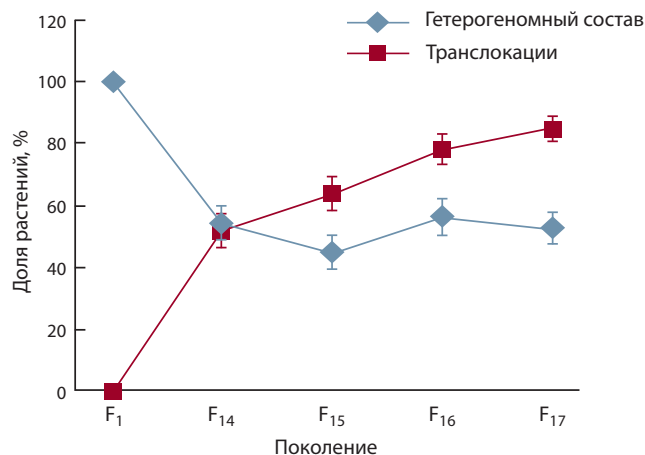


Рис. 3. Динамика изменения в популяциях тетраплоидных тритикале доли растений с гетерогенным составом гомеологических групп и наличием хромосомных aberrаций.

хромосомному составу. Особенно ярко эти различия проявляются при сопоставлении гибридов F₆ и F₁₇; в данном случае общими являются лишь 20,6 % вариантов. На основании этих данных можно сделать вывод, что в ходе смены поколений тетраплоидных тритикале происходят постоянное перераспределение генетического материала

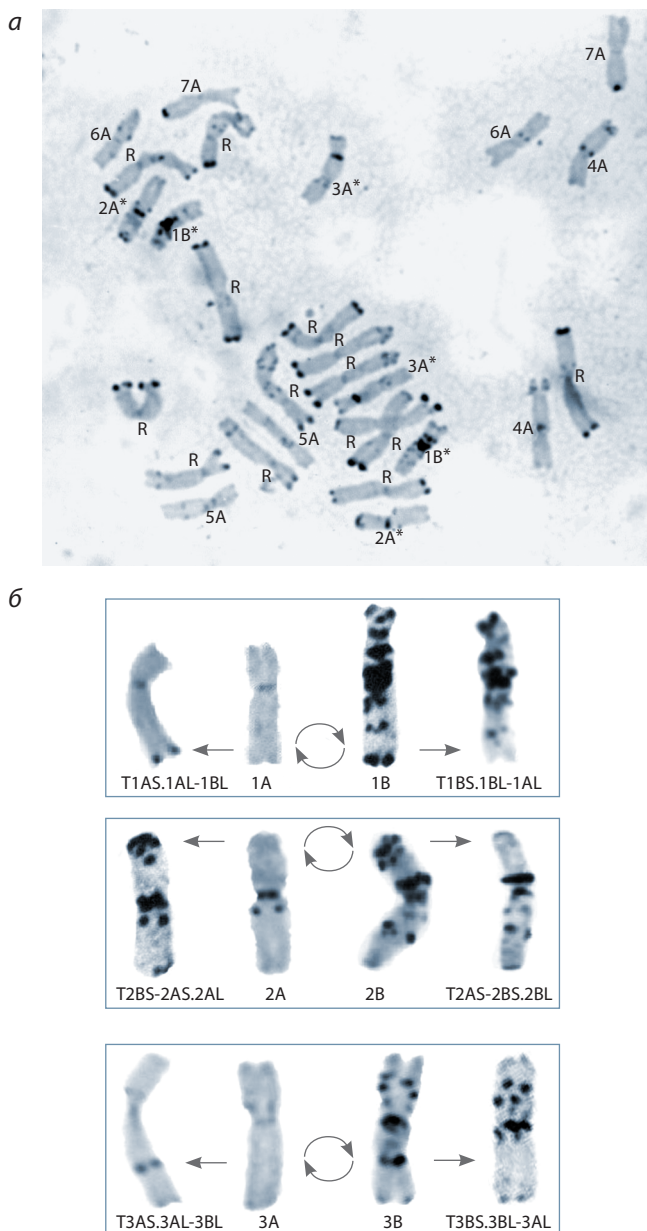


Рис. 4. Структурные преобразования хромосом пшеницы в кариотипах тетраплоидных тритикале: *а* – кариотип растения с парами aberrантных хромосом 1B.1BL-1AL, 2BS-2AS.2AL и 3AS.3AL-3BL (обозначены звездочками); *б* – схема образования хромосомных aberrаций.

А- и В-геномов пшеницы и дальнейшее расширение спектра генотипической изменчивости гибридного материала.

Другая особенность процесса формирования кариотипа тетраформ – появление хромосом пшеницы с модифицированной структурой. Если в ранних поколениях гибридов наблюдались единичные растения с модифицированными хромосомами, то в F_{14} каждое второе растение характеризовалось наличием того или иного типа хромосомных aberrаций, а в ряде случаев и нескольких типов (рис. 4, *а*). Это побудило нас в дальнейшем вести детальный учет всех возникающих в популяциях тетраплоидных тритикале хромосомных aberrаций. При этом

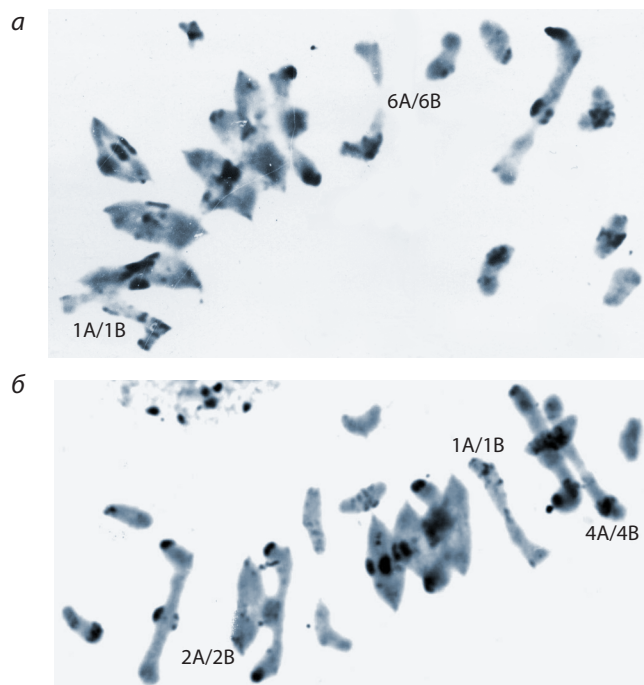


Рис. 5. Метафаза I мейоза гибридов ABRR. Мейоцит с гетероморфными бивалентами: *а* – с двумя; *б* – с тремя.

выяснилось, что модификациям подвергаются хромосомы лишь тех гомеологичных групп, для которых характерно сохранение гетерогеномного состава. Если сопоставить это наблюдение с характером структурных изменений, то становится очевидным, что эти изменения представляют собой реципрокные транслокации, образовавшиеся в ходе спаривания гомеологичных хромосом А- и В-геномов пшеницы (рис. 4, *б*). Факт спаривания гомеологов пшеницы в мейозе тетраплоидных тритикале как у гибридов F_1 , так и выделенных из популяций линий с гетерогеномным составом отдельных гомеологичных групп был подтвержден нами экспериментально в ходе анализа микроспорогенеза с использованием метода С-бэндинга (рис. 5) (Сычева, Дубовец, 2003). Наблюдаемый же в ходе смены поколений неуклонный рост количества растений с aberrантными хромосомами (в F_{17} их доля составила уже 84,4 % от общего числа) свидетельствует о том, что синapsис гомеологичных хромосом А- и В-геномов пшеницы в мейоцитах тетраплоидных тритикале, как правило, завершается образованием рекомбинантных вариантов, содержащих генетический материал обоих геномов.

Главным регулятором хромосомного спаривания и рекомбинации у пшеницы является локус *Ph1*, расположенный в длинном плече хромосомы 5В (Sears, 1976). Анализ синapsиса у отдаленных гибридов пшеницы, содержащих лишь гаплоидные наборы хромосом, показал, что спаривание гомеологов происходит как при наличии, так и в отсутствие *Ph1*-локуса. Однако в первом случае после разрушения синapтономного комплекса биваленты распадаются на униваленты, что свидетельствует о репарации двунилевых разрывов ДНК с участием сестринских хроматид. Во втором случае, при отсутствии *Ph1*-локуса, репарация

может происходить с участием гомеологов, вследствие чего возникают транслокации (Greer et al., 2012). Исходя из этого, высокую частоту реципрокных обменов между гомеологами А- и В-геномов пшеницы у тетраплоидных тритикале F_1 можно объяснить полным подавлением действия *Ph1*-локуса геномом ржи (Cuadrado, Romero, 1988), а также моносомным состоянием хромосомы 5В, а у гибридов более поздних поколений – отсутствием этой хромосомы в кариотипах растений.

Необходимо отметить, что гомеологичная рекомбинация играет очень важную роль в становлении генома тетраплоидных тритикале. Во-первых, синاپсис гомеологов обеспечивает правильную их сегрегацию во время деления клетки, повышающую шанс образования функциональных гамет и обуславливающую тем самым частичную фертильность гибридов ранних поколений. Во-вторых, формирование рекомбинантного генома за счет межгеномных рекомбинаций на уровне не только целых хромосом, но и их сегментов существенным образом повышает генетическую дифференциацию гибридного материала.

Так, в популяции ПРАТ 12 (F_{17}) в ходе хромосомного анализа 28 растений было выявлено 22 варианта кариотипа, из них 16 вариантов принадлежали единичным растениям, остальные 6 отмечены у двух растений каждый. Однако эти два растения с одинаковым вариантом кариотипа (одинаковым сочетанием хромосом А- и В-геномов) ни в одном из шести случаев не были идентичны друг другу вследствие наличия разных типов хромосомных aberrаций. Так, у одного растения с вариантом кариотипа 1В 2А 3А 4А 5А 6А 7А все хромосомы имели интактную структуру, в то время как у второго были идентифицированы транслоцированные хромосомы 1В и 2А. Одно растение с вариантом кариотипа 1А 2А 3А 4А 5А 6А 7В имело транслоцированную хромосому 2А, а второе – хромосомы 2А, 3А, 7В и т. д. Это означает, что все эти растения принадлежат разным цитотипам. Если учесть при этом, что метод С-бэндинга позволяет выявлять лишь часть структурных преобразований хромосом, причем без учета размеров транслоцированных сегментов, которые у разных растений могут в значительной степени варьировать (Lapinsky, Schwarzacher, 1998), то истинное количество цитотипов в данной популяции должно быть на порядок выше. Аналогичную ситуацию можно проследить и в других популяциях.

Таким образом, результаты проведенных нами исследований целиком и полностью подтверждают основные положения сформулированной Zohary и Feldman гипотезы «pivot-differential» эволюции полиплоидных видов злаков и свидетельствуют о том, что гибридизация тетраплоидных амфидиплоидов на основе базового генома приводит к образованию гибридных форм, характеризующихся очень широким диапазоном изменчивости, возникающей за счет различных комбинаций хромосом и хромосомных сегментов исходных гаплоидных дифференцированных геномов при сохранении неизменной структуры базового генома. Вновь образованные рекомбинантные формы легко скрещиваются между собой, формируя гибридную зону, в которой в ходе смены поколений происходят постоянное перераспределение генетического материала

дифференцированных геномов и дальнейшее расширение спектра доступной отбору генотипической изменчивости. При этом если исходить из положения, сформулированного нами ранее в результате анализа собственных и литературных данных, что направление стабилизации хромосомного состава группы определяется селективными преимуществами, которые получает растение при наличии в кариотипе того или иного гомеолога (Дубовец и др., 2008; Dubovets et al., 2008), естественно ожидать, что гибридизация на основе базового генома одних и тех же первичных тетраплоидных форм в разных экологических нишах приведет к отбору различных вариантов формируемого рекомбинантного генома. Это будет способствовать быстрой микроэволюционной дифференциации гибридных форм и возникновению на их основе новых таксономических единиц.

На ранних этапах эволюции семейства Poaceae широкие возможности для такой гибридизации существовали в конце мелового периода, когда вследствие ухудшения общеземных климатических условий злаки вместе с другими группами спускавшихся с гор покрытосеменных растений стали осваивать низкогорья и равнины, на которых появились свободные экологические ниши за счет вымирания более специализированных растений мезозойской эры (Цвелев, 1987). Столкновение миграционных потоков приводило к образованию различных гибридных форм, на основе которых возникли сначала первичные аллотетраплоиды, а затем и вторичные гибридогенные таксоны, в том числе таксоны рекомбинантного типа. При этом логично предположить, что гибриды с рекомбинантными геномами, характеризующиеся максимальным размахом генетической изменчивости и, как следствие этого, высокой пластичностью и адаптивностью, обладали повышенной конкурентоспособностью при освоении новых территорий.

Важно подчеркнуть, что активные гибридизационные процессы в семействе Poaceae продолжают и в настоящее время, причем, как свидетельствуют литературные данные, естественная гибридизация достигает наибольших масштабов на стыке флористических областей. В качестве примера можно привести агростофлору Дальневосточного региона России, расположенную на границах сибирской, восточноазиатской, берингийской и арктической флор. Наличие широкомасштабных процессов гибридизации в этом регионе было прослежено Н.С. Пробатовой (2007) в пределах родов *Poa* (особенно в секциях *Poa* и *Stenopoa*), *Agrostis* (секция *Trichodium*), *Alopecurus* (секция *Alopecurus*), *Elymus* (секция *Gouldardia*), *Hierochloë*, *Puccinellia*, *Calamagrostis* и др. Автор отмечает, что большие возможности гибридизации в этих родах способствуют «сглаживанию» морфологических границ между многими видами и даже секциями, вследствие чего гибридогенные виды бывает затруднительно отнести к той или иной группе родства. Примечательно также то, что большинство этих таксонов характеризуется широкой («веерной») экологической адаптацией, причем наиболее жизнеспособные и экологически толерантные ценопопуляции, по свидетельству автора, наблюдаются у видов-тетраплоидов, что предполагает наличие у них рекомбинантных геномов.

К сожалению, среди вышеперечисленных таксонов агростофлоры Дальневосточного региона геномный состав установлен пока лишь у представителей родов *Elymus* и *Agrostis*, причем у них идентифицированы тетраплоидные виды с наличием общего генома (Yan et al., 2011), что позволяет с уверенностью утверждать, что продолжающийся процесс микроэволюционной дифференциации этих родов осуществляется путем формирования рекомбинантных геномов. Что касается дифференциации остальных таксонов, то образование у них гибридных форм с рекомбинантными геномами мы можем лишь предполагать. Тем не менее тот факт, что первые же результаты развернутых недавно работ по филогенетическому анализу дикорастущих злаков продемонстрировали высокую частоту встречаемости у них тетраплоидных форм с наличием общего генома, дает основания полагать, что данный тип гибридогенного видообразования широко распространен в семействе Poaceae. Следует лишь оговорить, что вследствие низкой фертильности гибридов ранних поколений он в большей степени должен быть присущ многолетникам, которые, во-первых, бывают стерильными лишь при первом цветении, но в последующие годы могут полностью или хотя бы частично восстанавливать фертильность (Цвелев, 1987), во-вторых, могут компенсировать низкую фертильность переходом к вегетативному размножению с помощью длинных корневищ (вегетативный апомиксис), что, в частности, было обнаружено Н.С. Пробатовой (2007) при гибридогенезе зубровок (*Hierochloë*).

В связи с этим нельзя не упомянуть также о таком позволяющем избежать стерильности способе размножения растений, как агамоспермия (гаметофитный апомиксис), которая довольно широко распространена в семействе Poaceae. К тому же исследованиями последних лет показано, что переход на апомиктическое размножение обратим: возврат к половому воспроизводству обеспечивается тем, что детерминация гаметофитного апомиксиса связана с эпигенетическими механизмами регуляции, которые предполагают наличие факторов, дестабилизирующих систему семенного размножения у отдельных групп покрытосеменных растений и приводящих ее в стабилизированное состояние на определенных эволюционно значимых отрезках времени (Grimanelli et al., 2001; Koltunov, Grossniklaus, 2003).

Таким образом, низкая фертильность ранних поколений рекомбинантных форм злаков не является непреодолимым барьером на пути их эволюционирования и становления в качестве самостоятельных таксономических единиц.

Представленные данные свидетельствуют о том, что у злаков в ходе видообразования происходит чередование процессов дивергенции (кладогенеза) и конвергенции, осуществляемой за счет слияния путем гибридизации отдельных филогенетических ветвей. Если изобразить эти процессы схематично, то получится не классическое филогенетическое «дерево», а сложная сеть переплетающихся филумов, вследствие чего и появился термин «сетчатая», или «ретикулярная», эволюция (Goh et al., 2013; Hunt et al., 2014). И хотя у теории «сетчатой» эволюции было немало противников, постепенное накопление данных о существенной роли гибридизационных процессов

и полиплоидии в эволюционном становлении цветковых растений в целом и семейства Poaceae в частности привело к тому, что в настоящее время сторонниками этой теории являются многие ведущие филогенетики мира. Что касается наших исследований, то они служат дополнительным и весьма весомым аргументом в пользу «сетчатого» видообразования в эволюционном становлении столь важного для удовлетворения потребностей человека и формирования естественных растительных сообществ семейства.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Бормотов В.Е., Щербакова А.М., Дубовец Н.И. Аллоплазматическая рожь в селекции тетраплоидных тритикале. С.-х. биология. 1988;6:31-35.
- Дубовец Н.И., Сычева Е.А., Соловей Л.А., Штык Т.И., Бондаревич Е.Б. Рекомбинантный геном злаков – закономерности формирования и роль в эволюции полиплоидных видов. Генетика. 2008;44(1):54-61.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990;106.
- Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России). Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2007;55-9-103.
- Сычева Е.А., Дубовец Н.И. Тетраплоидные тритикале как объект для цитогенетических исследований. I. Изучение роли индивидуальных хромосом пшеницы в регуляции мейотического спаривания. Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. 2003;2:52-55.
- Цвелев Н.Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. Л.: Наука, 1987.
- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C.A., Buggs R., Butlin R.K., Dieckmann U., Eroukhanoff F., Grill A., Cahan S.H., Hermansen J.S., Hewitt G., Hudson A.G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Marczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Möst M., Mullen S., Nichols R., Nolte A.W., Parisod C., Pfennig K., Rice A.M., Ritchie M.G., Seifert B., Smadja C.M., Stelkens R., Szymura J.M., Väinölä R., Wolf J.B., Zimmer D. Hybridization and speciation. J. Evol. Biol. 2013;26(2):229-246. DOI 0.1111/j.1420-9101.2012.02599.x
- Adams K.L., Wendel J.F. Polyploidy and genome evolution in plants: Genome studies and molecular genetics. Curr. Opin. Plant Biol. 2005;8(1):135-141. DOI 10.1016/j.pbi.2005.01.001
- Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature. 2000;408(6814):796-815. DOI 10.1038/35048692
- Badaev N.S., Badaeva E.D., Dubovets N.I. Bolsheva N.L., Bormotov V.E., Zelenin A.V. Formation of a synthetic karyotype of tetraploid triticale. Genome. 1992;35(2):311-317. DOI 10.1139/g92-047
- Badaeva E.D., Amosova A.V., Samatadze T.E., Zoshchuk S.A., Shostak N.G., Chikida N.N., Zelenin A.V., Raupp W.J., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. 4. Evolution of the U-genome cluster. Plant Syst. Evol. 2004;246(1-2):45-76. DOI 10.1007/s00606-003-0072-4
- Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill D.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae). Plant Syst. Evol. 1994;192(1):117-145. DOI 10.1007/BF00985912
- Blanc G., Wolfe K.H. Widespread paleopolyploidy in model plant species inferred from age distributions of duplicate genes. Plant Cell. 2004;16(7):1667-1678. DOI 10.1105/tpc.021345
- Ceoloni C., Forte P., Ciaffi M., Nanno M., Bitti A., De Vita P., D'Edigio M.G. Chromosomally engineered durum wheat: The potential of alien gene introgressions affecting disease resistance and quality. Proc. Seminar on durum wheat improvement in the medi-

- terreanean region: new challenges, Spain, Zaragoza, 12-14 April, 2000;363-371.
- Cuadrado M.C., Romero C. Different genetic systems in rye affecting homoeologous pairing in wheat-rye combinations. *Genome*. 1988; 30(5):793-796. DOI 10.1139/g88-127
- Cui L., Wall P.K., Leebens-Mack J.H., Lindsay B.G., Soltis D.E., Doyle J.J., Soltis P.S., Carlson J.E., Arumuganathan K., Barakat A., Albert V.A., Ma H., dePamphilis C.W. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Res*. 2006; 16(6):738-749. DOI 10.1101/gr.4825606
- Dubovets N. I. Tetraploid triticales as a model of cereals hybrid genome formation. Proc. 11th EWAC Conference, Novosibirsk, 24–28 July 2000 / *Ins. Cytol. & Genet. SB RAS, Novosibirsk, Russia, Cer. Res. Dep., John Innes Centre, Norwich, UK. Eds T.A. Pshenichnikova, A.J. Worland. EWAC NEWSLETTER*. 2001;21-24.
- Dubovets N. I., Sycheva E.A., Solovey L. A., Shtyk T.I., Bondarevich E.B. Recombinant genome of cereals: The pattern of formation and the role in evolution of polyploid species. *Russ. J. Genet*. 2008;44(1):44-50. DOI 10.1134/S1022795408010067
- Ehrendorfer F.L. Polyploidy and distribution. *Polyploidy-Biological Relevance*. N.Y.: Plenum Press, 1980;45-60.
- Feldman M., Levy A.A. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes. *Cytogenet. Genome Res*. 2005;109(1-3): 250-258. DOI 10.1159/000082407
- Goff S.A., Ricke D., Lan T.H., Presting G., Wang R., Dunn M., Glazebrook J., Sessions A., Oeller P., Varma H., Hadley D., Hutchison D., Martin C., Katagiri F., Lange B.M., Moughamer T., Xia Y., Budworth P., Zhong J., Miguel T., Paszkowski U., Zhang S., Colbert M., Sun W.L., Chen L., Cooper B., Park S., Wood T.C., Mao L., Quail P., Wing R., Dean R., Yu Y., Zharkikh A., Shen R., Sahasrabudhe S., Thomas A., Cannings R., Gutin A., Pruss D., Reid J., Tavtigian S., Mitchell J., Eldredge G., Scholl T., Miller R.M., Bhatnagar S., Adey N., Rubano T., Tusneem N., Robinson R., Feldhaus J., Macalma T., Oliphant A., Briggs S. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. *ssp. japonica*). *Science*. 2002;296(5565):92-100. DOI 10.1126/science.1068275
- Goh W.L., Chandran S., Franclin D.C., Isagi Y., Koshy K.C., Sungkaew S., Yang H.Q., Xia N.H., Wong K.M. Multi-gene region phylogenetic analyses suggest reticulate evolution and a clade of Australian origin among paleotropical woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae). *Plant Syst. Evol*. 2013;299(1):239-257. DOI 10.1007/s00606-012-0718-1
- Greer E., Martin A., Pendle A., Colas I., Jones A.M., Moore G., Shaw P. The *Ph1* locus suppresses Cdk2-type activity during premeiosis and meiosis in wheat. *Plant Cell*. 2012;24(1):152-162. DOI 10.1105/tpc.111.094771
- Grimanelli D., Leblanc O., Perotti E., Grossniklaus U. Developmental genetics of gametophytic apomixes. *Trends Genet*. 2001;17(10): 597-604. DOI 10.1016/S0168-9525(01)02454-4
- Hunt H.V., Badakshi F., Romanova O., Howe C.J., Jones M.K., Heslop-Harrison J.S. Reticulate evolution in *Panicum* (Poaceae): the origin of tetraploid broomcorn millet, *P. miliaceum*. *J. Exp. Bot*. 2014; 65(12):3165-3175. DOI 10.1093/jxb/eru161
- Koltunov A.M., Grossniklaus U. Apomixis: a developmental perspective. *Ann. Rev. Plant Biol*. 2003;54:547-574. DOI 10.1146/annurev.arplant.54.110901.160842
- Lapinsky B., Schwarzacher T. Wheat-rye chromosome translocations in improved lines of 4x-triticale. *Plant cytogenetics: Proc. Spring Symp. Cieszyn, 19-22 May 1997. Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Slaskiego*. 1998;210-215.
- Lukaszewski A.J., B. Apolinarska B., Gustafson J.P., Krolow K.D. Chromosome constitution of tetraploid triticale. *Z. Pflanzenzuchtg*. 1984;93(3):222-236.
- Molnár I., Šimkova H., Leverington-Waite M., Goram R., Cseh A., Vrána J., Farkas A., Doležel J., Molnár-Láng M., Griffiths S. Syntenic relationships between the U and M genomes of *Aegilops*, wheat and the model species *Brachypodium* and rice as revealed by COS markers. *PLoS One*. 2013;8(8):e70844. DOI 10.1371/journal.pone.0070844
- Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2004;101(26):9903-9908. DOI 10.1073/pnas.0307901101
- Perrino P. Collection and use of genetic resources of *Triticum*. *Evolution and Taxonomie von pflanzengenetischen Ressourcen. Festschrift für Peter Hanelt. Gatersleben, Germany, 5-6 Dezember, 1995*;179-202.
- Rieseberg L.H. Hybrid origins of plant species. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 1997;28(1):359-389. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.359
- Sears E.R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Annu. Rev. Genet*. 1976;10(Part 4):31-51.
- Soltis P.S., Soltis D.E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000;97(13): 7051-7057. DOI 10.1073/pnas.97.13.7051
- Soltis P.S., Soltis D.E. The role of hybridization in plant speciation. *Annu. Rev. Plant Biol*. 2009;60(1):561-588. DOI 10.1146/annurev.arplant.043008.092039
- Stebbins G.L. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. London: Arnold, 1971.
- Wang J.-B., Wang C., Shi S.H., Zhong Y. Evolution of parental ITS regions of nuclear rDNA in allopolyploid *Aegilops* (Poaceae) species. *Hereditas*. 2000;133(1):1-7. DOI 10.1111/j.1601-5223.2000.t01-1-00001.x
- Wendel J.F. Genome evolution in polyploids. *Plant Mol. Biol*. 2000; 42(1):225-249. DOI 10.1023/A:1006392424384
- Wolfe K.H. Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization. *Nat. Rev. Genet*. 2001;2(5):333-341. DOI 10.1038/35072009
- Wong S., Butler G., Wolfe K.H. Gene order evolution and paleopolyploidy in hemiascomycete yeasts. *Proc. Natl. Acad. Sci USA*. 2002; 99(16):9272-9277. DOI 10.1073/pnas.142101099
- Yan C., Sun G., Sun D. Distinct origin of the Y and St genome in *Elymus* species: Evidence from the analysis of a large sample of St genome species using Two Nuclear Genes. *PLoS One*. 2011;6(10): e26853. DOI 10.1371/journal.pone.0026853
- Zohary D., Feldman M. Hybridization between amphidiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops* – *Triticum*) group. *Evolution*. 1962;16(1):44-61.

Механизмы регуляции передачи этиленового сигнала у растений

Е.В. Землянская^{1,2}✉, Н.А. Омелянчук^{1,2}, А.А. Ермаков¹, В.В. Миронова^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

Фитогормон этилен регулирует широкий спектр физиологических процессов на разных этапах онтогенеза растений и ответов на воздействие различных стрессовых факторов. Среди прочих под его контролем находятся такие практически значимые характеристики сельскохозяйственных культур, как скорость созревания плодов и устойчивость растений к неблагоприятным условиям. Понимание молекулярных механизмов, лежащих в основе действия этилена, на сегодняшний день является одним из основных вопросов биологии растений как с точки зрения фундаментальных исследований, так и для решения практических задач. Биосинтез этилена из аминокислоты метионина и основные этапы пути передачи его сигнала в клетке от мембранных рецепторов до эффекторных генов изучены достаточно детально, и результаты этих исследований представлены в виде многочисленных обзоров. Гораздо меньше известно о генетической регуляции данных процессов, хотя именно благодаря ей обеспечиваются быстрая и адекватная реакция растения на различные внутренние и внешние стимулы, а также разнообразие физиологических ответов растения на действие этилена. В обзоре обобщены данные о механизмах регуляции биосинтеза этилена и передачи его сигнала. Описываются ключевые факторы транскрипционной и посттрансляционной регуляции, контролирующие экспрессию и стабильность ключевых компонентов путей биосинтеза и передачи сигнала этилена, а также множественные обратные связи, дополняющие линейную модель сигнального пути. Особое внимание уделяется роли взаимодействия этилена с сигнальными путями других фитогормонов. Разные механизмы их взаимодействия проиллюстрированы на примере синергии или антагонизма этилена с ауксином, жасмонатами, цитокининами и брассиностероидами. Обсуждаются возможные молекулярные основы разнообразия физиологических ответов на этилен.

Ключевые слова: этилен; фитогормоны; морфогенез; путь передачи сигнала; регуляция транскрипции; посттрансляционная регуляция.

Regulatory mechanisms tuning ethylene signaling in plants

E.V. Zemlyanskaya^{1,2}✉, N.A. Omelyanchuk^{1,2},
A.A. Ermakov¹, V.V. Mironova^{1,2}

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

The plant hormone ethylene regulates a wide range of physiological processes during plant development and coordinates diverse stress responses. Among others, ethylene controls practically important characteristics of agricultural crops such as fruit ripening rates and plant tolerance to stressful conditions. That is why understanding the molecular mechanisms underlying ethylene action is one of the basic issues in plant biology that is addressed in the context of both fundamental research and application in agriculture. Ethylene biosynthesis from methionine amino acid and the main points of its signaling pathway from membrane receptors to effector genes are studied in detail and widely reviewed. Much less is known about genetic regulation of these two processes, although this one ensures accurate plant reaction to endogenous and exogenous signals and the diversity of physiological responses to ethylene. This review summarizes data about regulatory mechanisms of ethylene biosynthesis and signaling. We report the key transcriptional and post-translational regulatory factors that control expression and stability of the main components of ethylene biosynthesis and signaling pathways, and describe multiple feedback loops supplementing the linear model of ethylene signaling. Particular attention is given to the role of hormonal crosstalk in the process. Different mechanisms of hormonal interaction are illustrated by synergy or antagonism of ethylene and auxin, jasmonates, cytokinins, brassinosteroids. Possible molecular bases of the diversity of physiological responses to ethylene are also discussed.

Key words: ethylene; plant hormone; morphogenesis; signaling pathway; transcriptional regulation; post-translational regulation.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Землянская Е.В., Омелянчук Н.А., Ермаков А.А., Миронова В.В. Механизмы регуляции передачи этиленового сигнала у растений. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):386-395. DOI 10.18699/VJ15.105

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Zemlyanskaya E.V., Omelyanchuk N.A., Ermakov A.A., Mironova V.V. Regulatory mechanisms tuning ethylene signaling in plants. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):386-395. DOI 10.18699/VJ15.105

УДК 58.009:547.313.2:577.175.1

Поступила в редакцию 11.07.2015 г.

Принята к публикации 25.09.2015 г.

Опубликована on-line 15.12.2015 г.

© АВТОРЫ, 2015

Исследование гормональной регуляции роста, развития и реакции на стресс является одной из фундаментальных проблем биологии растений. Фитогормон этилен исторически принято считать гормоном старения и стресса, однако он имеет гораздо более обширный спектр регуляторного действия. Этилен оказывает влияние на такие процессы, как ускорение прорастания семян, образование боковых корней и корневых волосков, эпинастию листьев, развитие цветов, созревание плодов, старение тканей, опадание листьев, а также контролирует развитие ответов на стрессовые воздействия (Abeles et al., 1992; McManus, 2012). Благодаря этому этилен (в виде этилен-продуцентов) и ингибиторы его действия широко используются в сельскохозяйственной практике. Каким же образом действие одного этого фитогормона обеспечивает реализацию настолько разнообразных физиологических ответов? В настоящее время охарактеризованы механизм биосинтеза этилена, а также линейный путь передачи его сигнала в клетке, однако эти знания не позволили выявить истоки наблюдаемого разнообразия. Ключ к его пониманию, несомненно, заключается в изучении механизмов молекулярно-генетической регуляции на каждом этапе функционирования этилена от биосинтеза и транспорта гормона до рецепции и трансдукции его сигнала компетентными клетками и активации в них специальных программ. Прогресс в понимании механизмов регуляции процессов биосинтеза, восприятия и передачи сигнала этилена во многом был достигнут на модельном растении *Arabidopsis thaliana* L. Благодаря легко детектируемой специфической реакции этилированных проростков на обработку этиленом (так называемому «тройному ответу» – замедлению роста корня и гипокотыля в длину; радиальному набуханию гипокотыля; образованию апикальной петельки), были выделены нечувствительные к этилену мутанты, не проявляющие этой реакции (*ethylene insensitive, ein*), а также мутанты, демонстрирующие конститутивный «тройной ответ» (*constitutive triple response, ctr*), в том числе характеризующиеся сверхпродукцией этилена (*ethylene-overproducer, eto*) (Ecker, 1995). Именно исследование мутантов позволило выделить ключевые компоненты пути передачи этиленового сигнала и охарактеризовать некоторые элементы транскрипционной и посттрансляционной регуляции, контролирующие биосинтез этилена и передачу его сигнала. Тем не менее сложность и нелинейность регуляторных взаимодействий, которая в настоящее время очевидна, ограничивает возможности использования классических молекулярно-генетических методов. В этой ситуации перспективным представляется использование современных полногеномных подходов (RNA-seq, ChIP-seq) и методов анализа *in silico*. Цель данного обзора – изложение существующих знаний о механизмах регуляции биосинтеза этилена, передачи сигнала этилена между органами растения и трансдукции этого сигнала в клетке.

Этапы биосинтеза этилена и способы его регуляции

Этилен синтезируют все растения, за исключением водорослей, при этом способностью к синтезу этилена обладают практически все клетки растения. Последова-

тельность реакций биосинтеза этилена была определена в ходе изучения этого процесса в тканях плодов яблони в 70-х годах прошлого века (McKeon, Yang, 1987). Дальнейшие исследования выявили аналогичный механизм синтеза этилена в других растениях (рис, томат, горох, арабидопсис и др.), доказав, таким образом, его универсальность. Предшественником этилена в растениях является аминокислота метионин. Под действием фермента SAM-синтетазы метионин переходит в активную форму (S-аденозилметионин, SAM) и служит субстратом для цитоплазматического фермента АЦК-синтазы, которая превращает SAM в 1-аминоциклопропан-1-карбоновую кислоту (АЦК) (рис. 1). Второй продукт реакции образования АЦК – 5'-метилтиоаденозин – вовлекается в цикл Янга и в результате серии последовательных реакций восстанавливается до метионина (Murr, Yang, 1975). АЦК является непосредственным предшественником этилена в растениях – этилен образуется в результате окисления АЦК ферментом АЦК-оксидазой в присутствии кислорода. Основным регуляторным узлом биосинтеза этилена считается стадия образования АЦК (Yang, Hoffman, 1984). Контроль осуществляется как на уровне регуляции транскрипции генов АЦК-синтаз, которые экспрессируются только в присутствии индукторов, так и на уровне стабильности самих ферментов (рис. 1).

Гены АЦК-синтаз у растений представлены мультигенным семейством. Так, в геноме *A. thaliana* охарактеризованы девять генов АЦК-синтаз (ACS), восемь из которых кодируют функциональные ферменты, один – неактивную форму (Yamagami et al., 2003). Гормональные факторы, онтогенетические сигналы, механические, физические, химические стимулы, а также воздействие патогенов способны индуцировать экспрессию генов АЦК-синтаз и таким образом модулировать уровень синтеза этилена (Van de Poel, Van Der Straeten, 2014). Однако молекулярные механизмы индукции различных паралога, по-видимому, неодинаковы: они отвечают на разные внутренние и внешние стимулы, а также характеризуются тканеспецифической экспрессией (Tsuchisaka, Theologis, 2004). Важную роль в процессе регуляции биосинтеза этилена играет посттрансляционная регуляция активности генов АЦК-синтаз посредством убиквитин-зависимой деградации этих ферментов, что позволяет поддерживать низкий уровень этилена в нормальных условиях. Этот процесс опосредуют E3-лигазы (например, ETO1, EOL1/2, XBAT32), взаимодействующие, за редким исключением, с некаталитическим C-терминальным доменом АЦК-синтаз, причем для каждого изофермента характерен свой спектр иницирующих его деградацию E3-лигаз (Lyzena, Stone, 2012; Xiong et al., 2014). К сожалению, полной картины, описывающей молекулярные механизмы регуляции различных гомологов АЦК-синтаз в ответ на воздействие разных факторов, в настоящее время нет. Более или менее охарактеризованы лишь отдельные компоненты этой регуляторной сети. В частности, описано участие протеинкиназы МАРК каскада в индукции биосинтеза этилена под воздействием биотического стресса. На примере *A. thaliana* показано, что протеинкиназы МРК3 и МРК6 стабилизируют АЦК-синтазы ACS2 и ACS6 путем фосфорилирования специфических сайтов C-терминального

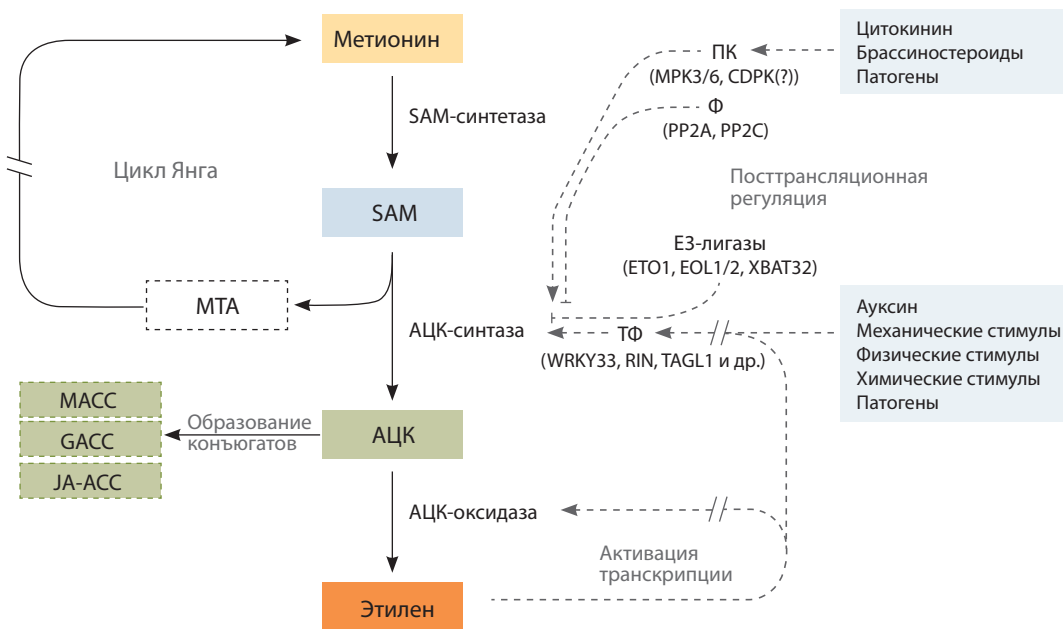


Рис. 1. Упрощенная схема биосинтеза этилена и его регуляции.
ПК – протеинкиназы; ТФ – транскрипционные факторы; Ф – фосфатазы.

домена, защищая, таким образом, фермент от протеасомной деградации (Han et al., 2010). Эта стабилизация обратима путем дефосфорилирования, которое опосредуют фосфатазы PP2A и PP2C (Skottke et al., 2011; Ludwikówa et al., 2014). Кроме стабилизации ферментов биосинтеза, протеинкиназы МРК3 и МРК6 также индуцируют транскрипцию генов *ACS2* и *ACS6* путем активации транскрипционного фактора WRKY33 (Li et al., 2012). Ферменты MAPK каскада, вероятно, могут участвовать в передаче сигнала других индукторов синтеза этилена, в частности, при низкотемпературном стрессе (Zhao et al., 2013). Индукция биосинтеза этилена некоторыми фитогормонами (цитокинины и брассиностероиды) также осуществляется путем стабилизации АЦК-синтаз (*ACS5* и *ACS9* в случае указанных гормонов) (Chae et al., 2003; Hansen et al., 2009). Показано, что АЦК-синтазы *ACS5* и *ACS9* содержат сайты фосфорилирования протеинкиназ CDPK, но их функциональная роль в стабилизации ферментов пока не подтверждена. Описан также ряд молекулярных компонентов, регулирующих биосинтез этилена при созревании плодов на уровне транскрипции (Karlova et al., 2014), среди них ТФ томата TAGL1 (Itkin et al., 2009) и RIN (Vrebalov et al., 2002; Ito et al., 2008), стимулирующие транскрипцию генов *ACS2* и *ACS4*. Стоит отметить, что помимо упомянутых выше в растении могут существовать дополнительные механизмы регуляции образования АЦК. В частности, известно, что *in planta* АЦК преобразуется в три различных производные, и вполне вероятно, что подобное преобразование может контролировать количество АЦК, доступное для синтеза этилена, что подтверждается результатами математического моделирования этого процесса (Van de Poel et al., 2014). Иногда образование АЦК-синтазы не является лимитирующим фактором биосинтеза этилена, например, после достижения максимального уровня его продукции при

созревании плодов томата, когда ключевым регулятором синтеза этилена становится содержание АЦК-оксидазы (Van de Poel et al., 2012). Ранее предполагалось, что гены, кодирующие этот фермент, экспрессируются конститутивно. Однако в настоящее время доказано, что образование АЦК-оксидазы регулируется на транскрипционном уровне и может служить дополнительным регулятором биосинтеза этилена (Rudus et al., 2013). АЦК-оксидазы в геноме растений представлены мультигенным семейством, их экспрессия регулируется этиленом (De Paere et al., 2004). На основании результатов анализа *in silico* предполагается существование посттрансляционной регуляции активности АЦК-оксидаз (Van de Poel et al., 2014).

Механизмы транспорта и дистанционное действие этилена

Транспорт фитогормонов – важное звено цепи передачи гормонального сигнала. Он обеспечивает перераспределение концентрации фитогормона, а также возможность его действия на значительном удалении от места синтеза. Этилен является единственным газообразным гормоном растений, и его транспорт не требует специализированных механизмов – газ свободно диффундирует из клетки в клетку. Кроме того, выделяясь из растения в окружающую среду, этилен обеспечивает передачу сигналов между растениями. С другой стороны, дистанционное действие этилена достигается благодаря транспорту его предшественника, АЦК, который можно рассматривать как неактивную транспортную форму этилена (Van de Poel, Van Der Straeten, 2014). Транспорт АЦК осуществляется, как правило, по сосудистым тканям. Ярким примером служит эпинастия листьев при гипоксии корней у томата. Синтезируемый в ответ на неблагоприятное воздействие АЦК не окисляется в корне в условиях дефицита кислорода, а по ксилеме транспортируется к листьям, где

окисляется с образованием этилена. Стоит отметить, что в данном случае важным фактором, обеспечивающим дистанционное действие этилена, наряду с транспортом АЦК, является дифференциальная экспрессия генов АЦК-синтазы в корне и АЦК-оксидазы в листьях. Кроме того, дифференциальная экспрессия этих генов играет важную роль в среднем и дальнем транспорте АЦК в процессе развития (Gallie et al., 2009; Dugardeyn et al., 2008). Помимо транспорта по ксилеме показана возможность транспорта АЦК по флоэме (Van de Poel, Van Der Straeten, 2014). К сожалению, молекулярный механизм транспорта АЦК в настоящее время неясен. Известно о существовании направленного внутриклеточного транспорта АЦК, который, как полагают, осуществляют транспортеры неполярных аминокислот, в том числе транспортер HLT1 (Shin et al., 2015).

Молекулярно-генетические механизмы рецепции и трансдукции сигнала этилена

Этилен воспринимается компетентными клетками и активирует цепочку посредников, которые передают гормональный сигнал и запускают реакцию ответа на гормон (Merchant et al., 2013; Cho, Yoo, 2015). Действующая модель восприятия и передачи сигнала этилена представляет собой линейный сигнальный путь и включает в качестве последовательных звеньев (1) рецепторные гистидин-киназы, (2) серин-треониновую протеинкиназу CTR1, (3) мембранный белок EIN2 и (4) ТФ семейств EIN3/EIL и AP2/ERF (рис. 2). Гомологичные сигнальные гены были выявлены у томата и риса, что свидетельствует об универсальности механизма рецепции и трансдукции сигнала этилена у высших растений (Giovannoni, 2007; Rzewuski, Suter, 2008).

Рецепторы этилена. Связывание лиганда. Восприятие этилена начинается с его связывания с рецепторами, которые локализованы в мембране эндоплазматического ретикулума (ЭР) и аппарата Гольджи (АГ) (Dong et al., 2008). Необычная внутриклеточная локализация рецепторов не препятствует восприятию гормона, поскольку газообразный этилен свободно диффундирует в водной и липидной среде. В структуре этиленовых рецепторов выделяют три основных блока (Lacey, Binder, 2014). Консервативный N-терминальный трансмембранный домен рецепторов содержит этилен-связывающий активный сайт. С-терминальные гистидинкиназный и акцепторный домены сходны по структуре с бактериальными двухкомпонентными регуляторами и так же, как и последние, способны к аутофосфорилированию. Между N-и С-терминальными структурами расположен GAF домен, регулирующий гетеромерные взаимодействия рецепторов (Liu, Wen, 2012a). У *A. thaliana* выявлены пять генов этиленовых рецепторов, которые подразделяют на два подсемейства на основании гомологии последовательностей (Lacey, Binder, 2014). Подсемейство *ETR1*-like включает гены *ETHYLENE RECEPTOR1 (ETR1)* и *ETHYLENE RESPONSE SENSOR1 (ERS1)*, к подсемейству *ETR2*-like относят гены *ETR2*, *ERS2* и *EIN4*. Пять изоформ рецепторов по-разному преобразуют сигнал этилена, а дифференциальная экспрессия паралогов обеспечивает специфический паттерн представленности изоформ в за-

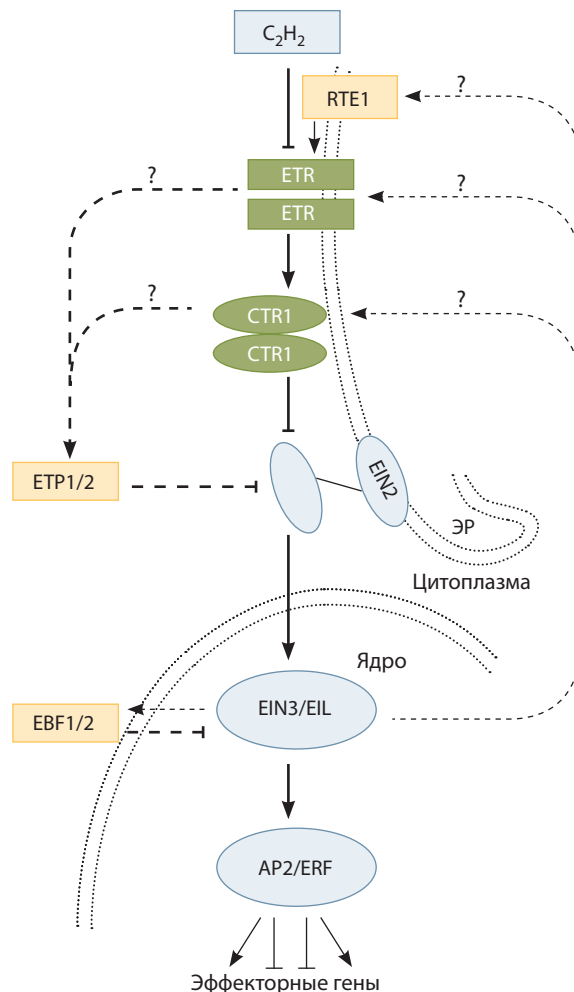


Рис. 2. Упрощенная схема трансдукции этиленового сигнала в клетке.

Сплошными жирными линиями обозначен линейный путь передачи этиленового сигнала; жирным пунктиром – посттрансляционная регуляция стабильности белков; тонким пунктиром – транскрипционная регуляция по принципу обратной связи. ЭР – эндоплазматический ретикулум. ? – предполагаемые регуляторные взаимодействия.

висимости от ткани и стадии развития (Kendrick, Chang, 2008). Рецепторы этилена контролируют этиленовый ответ по принципу негативной регуляции: в отсутствие этилена рецептор находится в активном состоянии, подавляя развитие ответа, тогда как связывание этилена инактивирует рецептор, разрешая ответ (Stepanova, Alonso, 2009). У *A. thaliana* основной функциональной изоформой является ETR1, механизм его действия наиболее изучен. Этилен связывается с рецептором ETR1 в присутствии ионов Cu^{2+} , транспортером которых является АТФаза RAN1, локализованная в мембране АГ. Существуют также дополнительные регуляторы, более тонко контролирующие восприятие этиленового сигнала. Так, мембранный белок REVERSION TO ETHYLENE SENSITIVITY1 (RTE1) стабилизирует рецептор ETR1 и активирует его даже в присутствии этилена. Удаление комплекса рецептор/лиганд происходит в результате деградации рецептора, что показано на примере ETR1 и ETR2 *A. thaliana* (Chen et al., 2007; Shakeel et al., 2015).

В силу негативной регуляции рецепторами ответа на этилен в результате деградации рецепторов происходит пролонгирование действия этилена (Kevany et al., 2007). Для устранения избыточного количества фитогормона не существует специальных систем инактивации, газ выводится в окружающее пространство путем диффузии.

Линейный путь трансдукции этиленового сигнала. Негативный контроль этиленового ответа рецепторами достигается путем активации серин-треониновой киназы CTR1, которая подавляет каскадную реакцию ответа на этилен. В настоящее время считается, что основным фактором, обеспечивающим коммуникацию этих регуляторов, являются их физическое взаимодействие и ассоциированные с ним конформационные изменения белков (Ju, Chang, 2012). Рецепторы этилена способны формировать контакты и с другими компонентами сигнального пути (в частности с EIN2). В активной конформации (в отсутствие этилена) CTR1 связывается с белком EIN2, положительным регулятором этиленового ответа, локализованным, как и рецепторы, в мембране ЭР и АГ, и фосфорилирует его цитоплазматический С-терминальный домен (Ju et al., 2012). Это приводит к инактивации EIN2 и предотвращает развитие этиленового ответа. Связывание этилена рецепторами инактивирует CTR1, в результате прекращается фосфорилирование EIN2. Далее происходят процессы дефосфорилирования EIN2 и протеолитического отщепления его С-терминального домена (EIN2C) (Qiao et al., 2012), который активирует ТФ семейства EIN3/EIL, стабилизируя эти короткоживущие белки прямо или опосредованно (An et al., 2010; Li et al., 2015).

Транскрипционный каскад. Первичный и вторичный ответы. Транскрипционные факторы семейства EIN3/EIL контролируют дальнейшее развитие транскрипционного ответа на этилен, причем ключевым регулятором на этом уровне является ТФ EIN3. Он активирует транскрипцию генов первичного ответа (или так называемых «ранних» генов). Среди них имеются эффекторный ген, белковые продукты которых вызывают физиологическую реакцию на этилен (например *HLS1*, *PIF3*), а также гены, кодирующие ТФ семейства AP2/ERF (An et al., 2012; Chang et al., 2013). Кроме того, EIN3 является одним из регуляторов развития этиленового ответа по принципу обратной связи и служит важным звеном взаимодействия с сигнальными путями других фитогормонов, о чем более подробно будет сказано в следующих разделах. По результатам анализа данных ChIP-seq, у *A. thaliana* выявлено более тысячи генов – потенциальных мишеней EIN3 (Chang et al., 2013). Стоит отметить, что EIN3 является преимущественно активатором транскрипции, однако в некоторых случаях (*SID2*, *CBF3*) этот ТФ негативно регулирует транскрипцию гена-мишени. ТФ EIN3 контролирует транскрипцию генов, связываясь с так называемым EBS сайтом (EIN3-binding site) в их промоторах. На основании исследований сайта связывания белка TEIL табака (близкого гомолога ТФ EIN3 *A. thaliana*) методом SELEX была предложена консенсусная последовательность для сайта EBS – A[T/C]G[A/T]A[T/C]CT (Kosugi, Ohashi, 2000). Однако специфическое связывание ТФ с EBS не всегда достаточно для изменения уровня транскрипции гена (Chang et al., 2013).

Вероятно, в этих случаях привлекаются транскрипционные корегуляторы, контролируемые дополнительными пространственно-временными стимулами. Ранее уже было сказано, что EIN3 активирует транскрипцию генов, кодирующих ТФ семейства AP2/ERF. Эти ТФ, представленные только у растений, характеризуются наличием высоко консервативного ДНК-связывающего AP2 домена и могут активировать или подавлять транскрипцию контролируемых ими генов, связываясь со специфическим сайтом в их промоторе (Riechmann et al., 2000). Изменяя экспрессию своих мишеней (так называемых «поздних» генов этиленового ответа), эти ТФ обеспечивают развитие транскрипционного каскада и, как следствие, вторичного физиологического ответа (Solano et al., 1998). Сайт связывания ERF, так называемый GCC-бокс, представляет собой цис-элемент с консенсусной последовательностью GCCGCC, при этом структура фланкирующих районов может влиять на способность ТФ связывать GCC-бокс (Ohme-Takagi, Shinshi, 1995; Pirrello et al., 2012). В работе О.А. Черных с коллегами (2014) на основании анализа *in silico* была выдвинута гипотеза о том, что активация экспрессии гена происходит преимущественно при локализации GCC-бокса в антисмысловой цепи относительно транскрибируемой последовательности. С другой стороны, характер изменения транскрипции может быть связан с природой ТФ, которые могут функционировать как активаторы (*AtERF1*, *AtERF2* и *AtERF5*) или ингибиторы (*AtERF3* и *AtERF4*) GCC-бокс-зависимой транскрипции (Fujimoto et al., 2000).

Регуляция по принципу прямой и обратной связи. Описанный линейный путь передачи сигнала этилена дополняют нелинейные регуляторные взаимодействия, включающие контроль стабильности белков, а также обратные связи, в результате чего формируется гораздо более сложная регуляторная сеть (рис. 2) (Zhao, Guo, 2011). Так, белки – позитивные регуляторы этиленового ответа, EIN2 и EIN3/EIL1, подвергаются убиквитин-зависимой деградации. Этот процесс, запускаемый F-box белками ETP1/2 и EBF1/2 соответственно, регулируется этиленом и обеспечивает быстрое прекращение ответа в отсутствие стимула. Предполагается, что рецепторы этилена или CTR1 могут стабилизировать белки ETP1/2, которые опосредуют протеасомную деградацию EIN2 (Stepanova, Alonso, 2009). Белок EBF2, в свою очередь, является частью отрицательной обратной связи, так как кодирующий его ген является мишенью ТФ EIN3/EIL1 (Konishi, Yanagisawa, 2008). Формирование петель отрицательной обратной связи позволяет системе быстро адаптироваться к меняющимся условиям и поддерживать гомеостаз. Предполагается, что ТФ EIN3/EIL1 могут регулировать транскрипцию целого ряда генов, осуществляющих регуляцию этиленового ответа по принципу обратной связи. Потенциальными мишенями этих ТФ являются такие негативные регуляторы, как гены рецепторов этилена (*ETR2*, *ERS1/2*), *CTR1*, *RTE1* (Chang et al., 2013). Кроме того, существуют более длинные петли положительной обратной связи. Так, мишенями этилен-зависимых ТФ являются гены, кодирующие ферменты биосинтеза этилена (см. рис. 1) (Chang et al., 2013). В связи со сложностью регуляторных взаимодействий возрас-

тает роль использования биоинформатических методов для исследования динамики нелинейных сетей (Voß et al., 2014). В частности, для *A. thaliana* предпринимались попытки создания динамических моделей сигнального пути этилена и генного ответа на его воздействие, позволяющих, в частности, моделировать ответ на различные концентрации и временные режимы действия этилена (Díaz, Álvarez-Buylla, 2006).

Взаимодействие с сигнальными путями других фитогормонов

Фитогормоны, как правило, регулируют процессы роста и морфогенеза, а также развитие ответа на стрессовые воздействия не автономно, а совместно (Gazzagnini, McCourt, 2003). Так, физиологические и молекулярно-генетические исследования, а также исследования с применением методов микрочипов и секвенирования транскриптома выявили широкий спектр взаимодействий между этиленом и ауксином, цитокининами, брассиностероидами, жасмонатами, абсцизовой кислотой и другими гормонами (Кудрякова и др., 2001; Zhao, Guo, 2011; Zhu, Lee, 2015). Взаимодействие фитогормонов может осуществляться на уровне их метаболизма, транспорта, а также трансдукции гормонального сигнала. В результате взаимодействия путей передачи сигналов фитогормонов образуются сложные генные и белковые сети (Stepanova et al., 2007). В данном разделе мы ограничимся описанием основных, наиболее полно охарактеризованных узлов пересечения сигнальных путей этилена и других фитогормонов, а также проиллюстрируем разные типы их взаимодействия.

Этилен и ауксин. Транскрипционная регуляция на уровне биосинтеза. Концентрация ауксина в клетке определяет пути ее дифференцировки и способность к росту и делению (Takatsuka, Umeda, 2014). Свойство этилена модулировать действие ауксина на уровне его биосинтеза и транспорта известно достаточно давно и обуславливает широкий спектр физиологических проявлений в различных органах и тканях растения (Muday et al., 2012). Наиболее ярким примером такого взаимодействия является механизм, лежащий в основе эффекта подавления роста корня под воздействием этилена у *A. thaliana*. Определенная концентрация ауксина в зоне элонгации корня индуцирует его рост. Этилен вызывает активацию генов биосинтеза предшественника ауксина – триптофана – и самого ауксина (*ASA1/WEI2/TIR7; ASB1/WEI7; TAA1/WEI8*) (Stepanova et al., 2005; Ruzicka et al., 2007; Swarup et al., 2007), что приводит к повышению концентрации последнего в меристеме корня. Далее «дополнительный» ауксин транспортируется в зону элонгации (благодаря этилен-зависимому синтезу транспортеров ауксина *AUX1* и *PIN2/EIR1*), где повышение его концентрации приводит к подавлению элонгации клеток. Поскольку повышенные концентрации ауксина, в свою очередь, способны индуцировать синтез этилена путем активации транскрипции гена АЦК-синтазы *ACS4* (Abel et al., 1995; Tsuchisaka, Theologis, 2004), такая реципрокная регуляция обеспечивает контроль действия ауксина в корне по принципу обратной связи. С перераспределением концентрации ауксина, по-видимому, связаны и такие эффекты этилена, как подавление формирования боковых

корней, влияние на гравитропизм, укорочение гипокотилия и формирование апикальной петельки (Lewis et al., 2011). Помимо упомянутых выше *AUX1* и *PIN2/EIR1*, показано, что этилен усиливает транскрипцию генов, кодирующих транспортеры ауксина *PIN1*, *PIN4* (Ruzicka et al., 2007) и *PIN7* (Lewis et al., 2011). Обсуждается также роль *CTR1* как локального ингибитора биосинтеза ауксина при формировании корневых волосков (Ikeda et al., 2009).

Этилен и жасмонаты. Транскрипционная регуляция на уровне трансдукции сигнала. Этилен и жасмонаты можно привести в качестве примера взаимодействия фитогормонов на уровне трансдукции сигнала в клетке, когда компоненты одного сигнального пути влияют на активность ТФ другого сигнального пути, таким образом изменяя уровень транскрипции их генов-мишеней (Zhu, Lee, 2015). Эти фитогормоны действуют синергически и взаимозависимо при реализации защитных ответов на воздействие патогенов. Так, транскрипция гена *PDF1.2*, продукт которого обеспечивает противомикробную защиту растения, слабо активируется в результате воздействия этилена или жасминовой кислоты, но в значительной степени индуцируется комбинацией обоих гормонов. Экспрессия гена *PDF1.2* находится под контролем ТФ семейства *AP2/ERF ERF1* и *ORA59*, синтез которых, в свою очередь, контролирует ТФ *EIN3* (Lorenzo et al., 2003; Pre et al., 2008; Zarei et al., 2011). Прямой молекулярной связкой сигнальных путей двух фитогормонов являются ТФ *EIN3* и элемент сигнального пути жасмонатов, белок *JAZ*, который способен инактивировать ТФ *EIN3/EIL1*, привлекая *HDA6* в качестве корепрессора. Под действием жасмонатов белок *JAZ* деградирует, в результате снижается взаимодействие между *HDA6* и *EIN3/EIL1* и возрастает транскрипционная активность последнего (Zhu et al., 2011). Сходный механизм взаимодействия реализуется при пересечении сигнальных путей этилена и гиббереллинов (An et al., 2012).

Регуляция стабильности белков при взаимодействии сигнальных путей. Контролируемая деградация белков сигнального пути является важным фактором регуляции этиленового ответа и также может служить мишенью для других фитогормонов. Так, цитокинины и брассиностероиды активируют биосинтез этилена посредством стабилизации АЦК-синтаз *ACS5* и *ACS9* (Cary et al., 1995; Vogel et al., 1998; Chae et al., 2003; Wang et al., 2004). Предполагается также, что инактивация этилен-зависимого образования апикальной петельки у *A. thaliana* в результате воздействия жасмонатов происходит благодаря активации экспрессии *EBF1* жасмонат-зависимым ТФ *MYC2*, что, в свою очередь, индуцирует протеасомную деградацию положительного регулятора этиленового ответа *EIN3*. Хотя в качестве альтернативного объяснения влияния жасмонатов на этилен-зависимое образование апикальной петельки не исключается возможность инактивации *EIN3* в результате прямого взаимодействия с ТФ *MYC2* (Zhang et al., 2014b).

Молекулярные основы разнообразия физиологических ответов на этилен

Итак, каким же образом действие этилена обеспечивает наблюдаемое разнообразие физиологических ответов?

Начнем с того, что способностью к синтезу этилена обладают практически все клетки растения, однако, благодаря индуцибельному характеру его биосинтеза, при нормальных условиях уровень этилена обычно низкий, за исключением зон повышенного образования этилена, распределение которых может изменяться в онтогенезе или в результате внешних воздействий. Так, у ювенильного растения этилен синтезируется главным образом в меристематических тканях, в дальнейшем наибольшее количество этилена образуют созревающие плоды. Биосинтез этилена также резко усиливается при стрессовых воздействиях на растение. При этом кинетика образования этилена, а также количество синтезированного фитогормона под действием различных внутренних и внешних стимулов неодинаковы (Li et al., 2012). Выделяется несколько факторов, существование которых гипотетически может объяснить эти явления. Во-первых, многоуровневая регуляция образования ферментов биосинтеза этилена (АЦК-синтазы и АЦК-оксидазы) обеспечивает существование альтернативных точек приложения контролирующего воздействия (например, на транскрипционном или посттрансляционном уровне). Во-вторых, ферменты биосинтеза этилена кодируются мультигенными семействами. Для паралогов характерна дифференциальная экспрессия в пространстве и времени, а изоферменты (представляющие собой гомодимеры) различаются по своим свойствам и синтезируются в ответ на разные стимулы. Более того, пересечение паттернов экспрессии различных паралогов в пространстве и времени свидетельствует о возможности одновременного присутствия в клетке различных изоферментов, для большинства которых показана функциональная гетеродимеризация *in vitro* и *in planta* (Tsuchisaka et al., 2009). Таким образом, формируется уникальная композиция ферментативных комплексов, потенциально позволяющая осуществлять более тонкую регуляцию синтеза этилена. Еще одним объяснением наблюдаемых в онтогенезе паттернов образования этилена может служить существование различных механизмов регуляции его биосинтеза. Например, как минимум два последовательно действующих механизма предложены для регуляции биосинтеза этилена при созревании климактерических плодов (системы биосинтеза 1 и 2). При переходе от одной к другой по мере созревания плодов происходит переключение с аутоингибирования на аутостимуляцию биосинтеза этилена (Alexander, Grierson, 2002). На уровне восприятия сигнала этилена клеткой причиной разнообразия ответов на этилен может быть его дозозависимый характер, что подтверждается, в частности, в экспериментах с привлечением математического моделирования (Díaz, Álvarez-Buylla, 2006), а также неодинаковая чувствительность клеток к этилену. На молекулярном уровне этот вопрос изучен недостаточно глубоко, однако предполагается роль дифференциальной экспрессии паралогов рецепторов этилена и гетеродимеризации их белковых продуктов (Liu, Wen, 2012b). Принимая во внимание тот факт, что транскрипционный ответ, запускаемый этиленом, различается в разных тканях и на разных стадиях развития, но контролируется лишь двумя ключевыми факторами (EIN3 и EIL1), имеющими критическое значение для развития этиленового ответа (Alonso et al., 2003), очевидно, что на

этой и более поздних стадиях должна осуществляться дополнительная регуляция. В частности, в соответствии с результатами анализа данных RNA-seq, временная динамика этилен-индуцированной транскрипционной активности представляет собой четыре последовательно развивающиеся волны, причем развитие каждой из них находится под контролем ТФ EIN3, что предполагает существование нескольких уровней транскрипционного контроля (Chang et al., 2013). Кроме того, этиленовый ответ модулируется дополнительными пространственно-временными информационно-обогащенными сигналами, в частности, сигналами других фитогормонов, которые «направляют» развитие ответа «в нужную сторону». Эти взаимодействия могут быть весьма сложными и включать пересечение более чем двух регуляторных контуров. Так, сигнальные пути ауксина, этилена и цитокининов объединены пептидом POLARIS (PLS), который подавляет этиленовый и цитокининовый ответ и позитивно регулирует гомеостаз и транспорт ауксина (Chilley et al., 2006). Брассиностероиды в синергии с ауксином индуцируют синтез этилена (Joo et al., 2006). Кроме этого, в настоящее время получены веские доводы в пользу существования альтернативных сигнальных путей этилена (Zhang et al., 2014a).

Фитогормон этилен регулирует широкий спектр физиологических процессов, включая реакции на стрессовые воздействия, и инициирует огромное разнообразие ответов растения на различные внутренние и внешние стимулы. В основе этих процессов – функционирование многофакторной системы регуляции, которая работает на каждом этапе функционирования этилена. Исследования последнего десятилетия, в том числе с использованием современных молекулярных и биоинформатических методов, позволили продвинуться в понимании механизмов биосинтеза и передачи сигнала этилена и принципов их регуляции, однако все еще остается много вопросов. Среди них – выявление новых регуляторных элементов, взаимодействие между различными регуляторными контурами, поиск и описание альтернативных путей передачи сигнала, установление связи сигнальной системы этилена с онтогенетическими программами и стрессовыми сигналами. Дальнейшее изучение этих вопросов поможет глубже понять механизмы функционирования этого гормона.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ-15-34-20870 и бюджетным финансированием по государственному заданию (проект № 0324-2015-0003).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Кудрякова Н.В., Бурханова Э.А., Яковлева Л.А., Ракитин В.Ю., Смит А.Р., Холл М.А., Кулаева О.Н. Этилен и цитокинины в регуляции старения срезанных листьев мутанта *eti5 Arabidopsis thaliana* и исходного дикого типа. Физиол. растений. 2001;48(5): 723-727.
- Черных О.А., Левицкий В.Г., Омелянчук Н.А., Миронова В.В. Компьютерный анализ и функциональная аннотация сайтов

- связывания транскрипционных факторов AP2/ERF в геноме *Arabidopsis thaliana* L. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4/2):887-897.
- Abel S., Nguyen M.D., Chow W., Theologis A. ACS4, a primary indoleacetic acid-responsive gene encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase in *Arabidopsis thaliana*: structural characterization, expression in *Escherichia coli*, and expression characteristics in response to auxin [corrected]. *J. Biol. Chem.* 1995;270(32):19093-19099.
- Abeles F.B., Morgan P.W., Saltveit M.E. Ethylene in plant biology. San Diego: Acad. Press, 1992.
- Alexander L., Grierson D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening. *J. Exp. Bot.* 2002;53(377):2039-2055.
- Alonso J.M., Stepanova A.N., Solano R., Wisman E., Ferrari S., Ausubel F.M., Ecker J.R. Five components of the ethylene-response pathway identified in a screen for weak ethylene-insensitive mutants in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003;100(5):2992-2997.
- An F., Zhang X., Zhu Z., Ji Y., He W., Jiang Z., Li M., Guo H. Coordinated regulation of apical hook development by gibberellins and ethylene in etiolated *Arabidopsis* seedlings. *Cell Res.* 2012;22(5):915-927. DOI 10.1038/cr.2012.29
- An F., Zhao Q., Ji Y., Li W., Jiang Z., Yu X., Zhang C., Han Y., He W., Liu Y., Zhang S., Ecker J.R., Guo H. Ethylene-induced stabilization of ETHYLENE-INSENSITIVE3 and EIN3-LIKE1 is mediated by proteasomal degradation of EIN3 binding F-box 1 and 2 that requires EIN2 in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2010;22(7):2384-2401. DOI 10.1105/tpc.110.076588
- Cary A.J., Liu W., Howell S.H. Cytokinin action is coupled to ethylene in its effects on the inhibition of root and hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Physiol.* 1995;107(4):1075-1082. DOI 10.1104/pp.107.4.1075
- Chae H.S., Faure F., Kieber J.J. The *eto1*, *eto2* and *eto3* mutations and cytokinin treatment increase ethylene biosynthesis in *Arabidopsis* by increasing the stability of the ACS protein. *Plant Cell.* 2003;15(2):545-559. DOI 10.1105/tpc.006882
- Chang K.N., Zhong S., Weirauch M.T., Hon G., Pelizzola M., Li H., Huang S.S.C., Schmitz R.J., Urich M.A., Kuo D., Nery J.R., Qiao H., Yang A., Jamali A., Chen H., Ideker T., Ren B., Bar-Joseph Z., Hughes T.R., Ecker J.R. Temporal transcriptional response to ethylene gas drives growth hormone cross-regulation in *Arabidopsis*. *eLife.* 2013;2:e00675. DOI 10.7554/eLife.00675
- Chen Y.F., Shakeel S.N., Bowers J., Zhao X.C., Etheridge N., Schaller G.E. Ligand-induced degradation of the ethylene receptor ETR2. *J. Biol. Chem.* 2007;282(34):24752-24758.
- Chilley P.M., Casson S.A., Tarkowski P., Hawkins N., Wang K.L., Hussey P.J., Beale M., Ecker J.R., Sandberg G.K., Lindsey K. The POLARIS peptide of *Arabidopsis* regulates auxin transport and root growth via effects on ethylene signaling. *Plant Cell.* 2006;18(11):3058-3072.
- Cho Y.H., Yoo S.D. Novel connections and gaps in ethylene signaling from the ER membrane to the nucleus. *Front. Plant Sci.* 2015;5:733. DOI 10.3389/fpls.2014.00733
- De Paepe A., Vuylsteke M., Van Hummelen P., Zabeau M., Van Der Straeten D. Transcriptional profiling by cDNA-AFLP and microarray analysis reveals novel insights into the early response to ethylene in *Arabidopsis*. *Plant J.* 2004;39(4):537-559. DOI 10.1111/j.1365-313X.2004.02156.x
- Díaz J., Álvarez-Buylla E.R. A model of the ethylene signaling pathway and its gene response in *Arabidopsis thaliana*: Pathway cross-talk and noise-filtering properties. *Chaos.* 2006;16(2):023112. DOI 10.1063/1.2189974
- Dong C.H., Rivarola M., Resnick J.S., Maggin B.D., Chang C. Subcellular co-localization of *Arabidopsis* RTE1 and ETR1 supports a regulatory role for RTE1 in ETR1 ethylene signaling. *Plant J.* 2008;53(2):275-286.
- Dugardeyn J., Vandenbussche F., Van Der Straeten D. To grow or not to grow: what can we learn on ethylene-gibberellin cross-talk by in silico gene expression analysis? *J. Exp. Bot.* 2008;59(1):1-16. DOI 10.1093/jxb/erm349
- Ecker J.R. The ethylene signal transduction pathway in plants. *Science.* 1995;268:667-675.
- Fujimoto S.Y., Ohta M., Usui A., Shinshi H., Ohme-Takagi M. *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *Plant Cell.* 2000;12(3):393-404.
- Gallie D.R., Geisler-Lee J., Chen J., Jolley B. Tissue-specific expression of the ethylene biosynthetic machinery regulates root growth in maize. *Plant. Mol. Biol.* 2009;69(1-2):195-211. DOI 10.1007/s11103-008-9418-1
- Gazzarrini S., McCourt P. Cross-talk in plant hormone signalling: What *Arabidopsis* mutants are telling us. *Ann. Bot.* 2003;91(6):605-612. DOI 10.1093/aob/mcg064
- Giovannoni J.J. Fruit ripening mutants yield insights into ripening control. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2007;10(3):283-289. DOI 10.1016/j.pbi.2007.04.008
- Han L., Li G.J., Yang K.Y., Mao G., Wang R., Liu Y., Zhang S. Mitogen-activated protein kinase 3 and 6 regulate *Botrytis cinerea*-induced ethylene production in *Arabidopsis*. *Plant J.* 2010;64(1):114-127. DOI 10.1111/j.1365-313X.2010.04318.x
- Hansen M., Chae H.S., Kieber J.J. Regulation of ACS protein stability by cytokinin and brassinosteroid. *Plant J.* 2009;57(4):606-614. DOI 10.1111/j.1365-313X.2008.03711.x
- Ikeda Y., Men S., Fischer U., Stepanova A.N., Alonso J.M., Ljung K., Grebe M. Local auxin biosynthesis modulates gradient-directed planar polarity in *Arabidopsis*. *Nat. Cell Biol.* 2009;11(6):731-738. DOI 10.1038/ncb1879
- Itkin M., Seybold H., Breitel D., Rogachev I., Meir S., Aharoni A. TOMATO AGAMOUS-LIKE 1 is a component of the fruit ripening regulatory network. *Plant J.* 2009;60(6):1081-1095. DOI 10.1111/j.1365-313X.2009.04064.x
- Ito Y., Kitagawa M., Ihashi N., Yabe K., Kimbara J., Yasuda J., Ito H., Inakuma T., Hiroi S., Kasumi T. DNA-binding specificity, transcriptional activation potential, and the *rin* mutation effect for the tomato fruit-ripening regulator RIN. *Plant J.* 2008;55(2):212-223. DOI 10.1111/j.1365-313X.2008.03491.x
- Joo S., Seo Y.S., Kim S.M., Hong D.K., Park K.Y., Kim W.T. Brassinosteroid induction of *AtACS4* encoding an auxin-responsive 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase 4 in *Arabidopsis* seedlings. *Physiol. Plant.* 2006;126(4):592-604. DOI 10.1111/j.1399-3054.2005.00602.x
- Ju C., Chang C. Advances in ethylene signalling: protein complexes at the endoplasmic reticulum membrane. *AoB Plants.* 2012:pls031. DOI 10.1093/aobpla/pls031
- Ju C., Yoon G.M., Shemansky J.M., Lin D.Y., Ying Z.I., Chang J., Garrett W.M., Kessenbrock M., Groth G., Tucker M.L., Cooper B., Kieber J.J., Chang C. CTR1 phosphorylates the central regulator EIN2 to control ethylene hormone signaling from the ER membrane to the nucleus in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2012;109(47):19486-19491. DOI 10.1073/pnas.1214848109
- Karlova R., Chapman N., David K., Angenent G.C., Seymour G.B., de Maagd R.A. Transcriptional control of fleshy fruit development and ripening. *J. Exp. Bot.* 2014;65(16):4527-4541. DOI 10.1093/jxb/eru316
- Kendrick M.D., Chang C. Ethylene signaling: new levels of complexity and regulation. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2008;11(5):479-485. DOI 10.1016/j.pbi.2008.06.011
- Kevany B.M., Tieman D.M., Taylor M.G., Cin V.D., Klee H.J. Ethylene receptor degradation controls the timing of ripening in tomato fruit. *Plant J.* 2007;51(3):458-467. DOI 10.1111/j.1365-313X.2007.03170.x
- Konishi M., Yanagisawa S. Ethylene signaling in *Arabidopsis* involves feedback regulation via the elaborate control of EBF2 expression by EIN3. *Plant J.* 2008;55(5):821-831. DOI 10.1111/j.1365-313X.2008.03551.x

- Kosugi S., Ohashi Y. Cloning and DNA-binding properties of a tobacco Ethylene-Insensitive3 (EIN3) homolog. *Nucleic Acids Res.* 2000; 28(4):960-967.
- Lacey R.F., Binder B.M. How plants sense ethylene gas – The ethylene receptors. *J. Inorg. Biochem.* 2014;133:58-62. DOI 10.1016/j.jinorgbio
- Lewis D.R., Negi S., Sukumar P., Muday G.K. Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development.* 2011;138(16):3485-3495. DOI 10.1242/dev.065102
- Li G., Meng X., Wang R., Mao G., Han L., Liu Y., Zhang S. Dual-level regulation of ACC synthase activity by MPK3/MPK6 cascade and its downstream WRKY transcription factor during ethylene induction in *Arabidopsis*. *PLoS Genetics.* 2012;8(6):e1002767. DOI 10.1371/journal.pgen.1002767
- Li W., Ma M., Feng Y., Li H., Wang Y., Ma Y., Li M., An F., Guo H. EIN2-directed translational regulation of ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Cell.* 2015;163(3):670-683. DOI 10.1016/j.cell.2015.09.037
- Liu Q., Wen C.K. Cooperative ethylene receptor signaling. *Plant Signal. Behav.* 2012a;7(8):1009-1013. DOI 10.4161/psb.20937
- Liu Q., Wen C.K. *Arabidopsis ETR1* and *ERS1* differentially repress the ethylene response in combination with other ethylene receptor genes. *Plant Physiol.* 2012b;158(3):1193-1207. DOI 10.1104/pp.111.187757
- Lorenzo O., Piqueras R., Sanchez-Serrano J.J., Solano R. ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *Plant Cell.* 2003;15(1):165-178. DOI 10.1105/tpc.007468
- Ludwikówa A., Cieśla A., Kasprowicz-Maluśki A., Mituła F., Tajdel M., Gałgański Ł., Ziółkowski P.A., Kubiak P., Malecka A., Piechalak A., Szabat M., Górńska A., Dąbrowski M., Ibragimow I., Sadowski J. *Arabidopsis* protein phosphatase 2C ABI1 interacts with type I ACC synthases and is involved in the regulation of ozone-induced ethylene biosynthesis. *Mol. Plant.* 2014;7(6):960-976. DOI 10.1093/mp/ssu025
- Lyzenga W.J., Stone S.L. Regulation of ethylene biosynthesis through protein degradation. *Plant Signal. Behav.* 2012;7(11):1438-1442. DOI 10.4161/psb.21930
- McKeon T., Yang S.F. Biosynthesis and metabolism of ethylene. *Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development*. Ed. P.J. Davies. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publ., 1987.
- McManus M.T. The plant hormone ethylene. *Annual Plant Reviews*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2012;44.
- Merchante C., Alonso J.M., Stepanova A.N. Ethylene signaling: simple ligand, complex regulation. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2013;16(5):554-560. DOI 10.1016/j.pbi.2013.08.001
- Muday G.K., Rahman A., Binder B.M. Auxin and ethylene: collaborators or competitors? *Trends Plant Sci.* 2012;17(4):181-195. DOI 10.1016/j.tplants.2012.02.001
- Murr D.P., Yang S.F. Conversion of 5'-methylthioadenosine to methionine by apple tissue. *Phytochemistry.* 1975;14:1291-1292. DOI 10.1016/S0031-9422(00)98613-8
- Ohme-Takagi M., Shinshi H. Ethylene-Inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene-responsive element. *Plant Cell.* 1995;7(2):173-182.
- Pirrello J., Prasad B.C., Zhang W., Chen K., Mila I., Zouine M., Latché A., Pech J.C., Ohme-Takagi M., Regad F., Bouzayen M. Functional analysis and binding affinity of tomato ethylene response factors provide insight on the molecular bases of plant differential responses to ethylene. *BMC Plant Biol.* 2012;12:190. DOI 10.1186/1471-2229-12-190
- Pre M., Atallah M., Champion A., De Vos M., Pieterse C.M., Memelink J. The AP2/ERF domain transcription factor ORA59 integrates jasmonic acid and ethylene signals in plant defense. *Plant Physiol.* 2008;147(3):1347-1357. DOI 10.1104/pp.108.117523
- Qiao H., Shen Z., Huang S.C., Schmitz R.J., Ulrich M.A., Briggs S.P., Ecker J.R. Processing and subcellular trafficking of ER-tethered EIN2 control response to ethylene gas. *Science.* 2012;338(6105):390-393. DOI 10.1126/science.1225974
- Riechmann J.L., Heard J., Martin G., Reuber L., Jiang C.-Z., Keddie J., Adam L., Pineda O., Ratcliffe O.J., Samaha R.R., Creelman R., Pilgrim M., Broun P., Zhang J.Z., Ghandehari D., Sherman B.K., Yu G.-L. *Arabidopsis* transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. *Science.* 2000;290(5499):2105-2110.
- Rudus I., Sasiak M., Kepczynski J. Regulation of ethylene biosynthesis at the level of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase (*ACO*) gene. *Acta Physiol. Plant.* 2013;35(2):295-307. DOI 10.1007/s11738-012-1096-6
- Ruzicka K., Ljung K., Vanneste S., Podhorska R., Beeckman T., Friml J., Benkova E. Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell.* 2007;19(7):2197-2212. DOI 10.1105/tpc.107.052126
- Rzewuski G., Suter M. Ethylene biosynthesis and signaling in rice. *Plant Sci.* 2008;175:32-42. DOI 10.1016/j.plantsci.2008.01.012
- Shakeel S., Gao Z., Amir M., Chen Y.F., Rai M.I., Haq N.U., Schaller G.E. Ethylene regulates levels of ethylene-receptor/CTR1 signaling complexes in *Arabidopsis thaliana*. *J. Biol. Chem.* 2015; 290(19):12415-12424. DOI 10.1074/jbc.M115.652503
- Shin K., Lee S., Song W.Y., Lee R.A., Lee I., Ha K., Koo J.C., Park S.K., Nam H.G., Lee Y., Soh M.S. Genetic Identification of ACC-RESISTANT2 reveals involvement of LYSINE HISTIDINE TRANSPORTER1 in the uptake of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 2015;56(3):572-582. DOI 10.1093/pcp/pcu201
- Skottke K.R., Yoon G.M., Kieber J.J., DeLong A. Protein phosphatase 2A controls ethylene biosynthesis by differentially regulating the turnover of ACC synthase isoforms. *PLoS Genet.* 2011;7(4):e1001370. DOI 10.1371/journal.pgen.1001370
- Solano R., Stepanova A., Chao Q., Ecker J.R. Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1. *Genes Dev.* 1998;12(23):3703-3714.
- Stepanova A.N., Alonso J.M. Ethylene signaling and response: where different regulatory modules meet. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009; 12(5):548-555. DOI 10.1016/j.pbi.2009.07.009
- Stepanova A.N., Hoyt J.M., Hamilton A.A., Alonso J.M. A link between ethylene and auxin uncovered by the characterization of two root-specific ethylene-insensitive mutants in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2005;17(8):2230-2242. DOI 10.1105/tpc.105.033365
- Stepanova A.N., Yun J., Likhacheva A.V., Alonso J.M. Multilevel interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell.* 2007;19(7):2169-2185. DOI 10.1105/tpc.107.052068
- Swarup R., Perry P., Hagenbeek D., Van Der Straeten D., Beemster G.T.S., Sandberg G., Bhalerao R., Ljung K., Bennett M.J. Ethylene upregulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to enhance inhibition of root cell elongation. *Plant Cell.* 2007;19(7): 2186-2196. DOI 10.1105/tpc.107.052100
- Takatsuka H., Umeda M. Hormonal control of cell division and elongation along differentiation trajectories in roots. *J. Exp. Bot.* 2014;65(10):2633-2643. DOI 10.1093/jxb/ert485
- Tsuchisaka A., Theologis A. Unique and overlapping expression patterns among the *Arabidopsis* 1-amino-cyclopropane-1-carboxylate synthase gene family members. *Plant Physiol.* 2004;136(2):2982-3000. DOI 10.1104/pp.104.049999
- Tsuchisaka A., Yu G., Jin H., Alonso J.M., Ecker J.R., Zhang X., Gao S., Theologis A. A combinatorial interplay among the 1-amino-cyclopropane-1-carboxylate synthase isoforms regulates ethylene biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics.* 2009;183(3):979-1003. DOI 10.1534/genetics.109.107102
- Van de Poel B., Bulens I., Hertog M.L., Nicolai B.M., Geeraerd A.H. A transcriptomics-based kinetic model for ethylene biosynthesis in tomato (*Solanum lycopersicum*) fruit: development, validation and exploration of novel regulatory mechanisms. *New Phytol.* 2014; 202(3):952-963. DOI 10.1111/nph.12685

- Van de Poel B., Bulens I., Markoula A., Hertog M.L.A.T.M., Dreesen R., Wirtz M., Vandoninck S., Oppermaun Y., Keulemans J., Hell R., Waelkens E., De Proft M.P., Sauter M., Nicolai B.M., Geeraerd A.H. Targeted systems biology profiling of tomato fruit reveals coordination of the Yang Cycle and a distinct regulation of ethylene biosynthesis during postclimacteric ripening. *Plant Physiol.* 2012; 160(3):1498-1514. DOI 10.1104/pp.112.206086
- Van de Poel B., Van Der Straeten D. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in plants: more than just the precursor of ethylene! *Front. Plant Sci.* 2014;5:640. DOI 10.3389/fpls.2014.00640
- Voß U., Bishopp A., Farcot E., Bennett M.J. Modelling hormonal response and development. *Trends Plant Sci.* 2014;19(5):311-319. DOI 10.1016/j.tplants.2014.02.004
- Vogel J.P., Woeste K.E., Theologis A., Kieber J.J. Recessive and dominant mutations in the ethylene biosynthetic gene *ACS5* of *Arabidopsis* confer cytokinin insensitivity and ethylene overproduction, respectively. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998;95(8):4766-4771.
- Vrebalov J., Ruezinsky D., Padmanabhan V., White R., Medrano D., Drake R., Schuch W., Giovannoni J. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato *ripening-inhibitor (rin)* locus. *Science.* 2002;296:343-346. DOI 10.1126/science.1068181
- Wang K.L.-C., Yoshida H., Lurin C., Ecker J.R. Regulation of ethylene gas biosynthesis by the *Arabidopsis* ETO1 protein. *Nature.* 2004; 428(6986):945-950.
- Xiong L., Xiao D., Xu X., Guo Z., Wang N.N. The non-catalytic N-terminal domain of ACS7 is involved in the post-translational regulation of this gene in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 2014;65(15):4397-4408. DOI 10.1093/jxb/eru211
- Yamagami T., Tsuchisaka A., Yamada K., Haddon W.F., Harden L.A., Theologis A. Biochemical diversity among the 1-amino-cyclopropane-1-carboxylate synthase isozymes encoded by the *Arabidopsis* gene family. *J. Biol. Chem.* 2003;278(49):49102-49112.
- Yang S.F., Hoffman N.E. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher-plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 1984;35:155-189. DOI 10.1146/annurev.pp.35.060184.001103
- Zarei A., Korbes A.P., Younessi P., Montiel G., Champion A., Memelink J. Two GCC boxes and AP2/ERF-domain transcription factor ORA59 in jasmonate/ethylene-mediated activation of the *PDF1.2* promoter in *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 2011;75(4-5):321-331. DOI 10.1007/s11103-010-9728-y
- Zhang J., Yu J., Wen C.K. An alternate route of ethylene receptor signaling. *Front. Plant Sci.* 2014a;5:648. DOI 10.3389/fpls.2014.00648
- Zhang X., Zhu Z., An F., Hao D., Li P., Song J., Yi C., Guo H. Jasmonate-activated MYC2 represses ETHYLENE INSENSITIVE3 activity to antagonize ethylene-promoted apical hook formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2014b;26(3):1105-1117. DOI 10.1105/tpc.113.122002
- Zhao Q., Guo H.W. Paradigms and paradox in the ethylene signaling pathway and interaction network. *Mol. Plant.* 2011;4(4):626-634. DOI 10.1093/mp/ssr042
- Zhao R., Xie H., Lv S., Zheng Y., Yu M., Shen L., Sheng J. LeMAPK4 participated in cold-induced ethylene production in tomato fruit. *J. Sci. Food Agric.* 2013;93(5):1003-1009. DOI 10.1002/jsfa.5790
- Zhu Z., An F., Feng Y., Li P., Xue L., Mu A., Jiang Z., Kim J.M., To T.K., Li W., Zhang X., Yu Q., Dong Z., Chen W.Q., Seki M., Zhou J.M., Guo H. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2011;108(30):12539-12544. DOI 10.1073/pnas.1103959108
- Zhu Z., Lee B. Friends or Foes: New insights in jasmonate and ethylene co-actions. *Plant Cell Physiol.* 2015;56(3):414-420.

 e-mail: vavilov_journal@bionet.nsc.ru

Проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090. Секретарь по организационным вопросам: С.В. Зубова, тел.: (383)3634977. Тел. редакции: (383)3634963*5204. 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. Издание подготовлено информационно-издательским отделом ИЦИГ СО РАН. Начальник отдела: Т.Ф. Чалкова. Редакторы: А.А. Ончукова, И.Ю. Ануфриева. Дизайн: А.В. Харкевич. Компьютерная графика и верстка: А.В. Харкевич, Т.Б. Коняхина. Подписано в печать 24.06.2016 г. Формат бумаги 60 × 84¹/₈. Уч.-изд. л. 20,74. Усл.-печ. л. 14,88. Тираж 200 экз. Заказ № 162.

Отпечатано в типографии ФГУП «Издательство СО РАН», Морской проспект, 2, Новосибирск, 630090.