утверждать академик В.Р. Вильямс и ему вторил академик Вернадский Владимир Иванович, который говорил: «Почва – это тончайшая пленка жизни на Земле».

Сбережения и приумножения почвенного плодородия есть важнейшая забота всех людей, живущих на Земле, и поэтому российские проблемы мелиорации и агролесомелиорации всё ещё ждут своего решения. И для этого можно использовать знания, добытые и здесь в имении Моховое, которое ещё Лев Николаевич Толстой называл «самое замечательное хозяйство России».

Опытные поля Шатиловской станции и по сей день остаются прекрасной демонстрацией и школой для сельхозтоваропроизводителей, местом проведения семинаров, научно-практических диспутов, практической подготовки многих поколений учёных и специалистов Тимирязевки, МГУ, Орловского и Мордовского университетов, ряда научных институтов страны. Но всегда главной и самой ценной отличительной характеристикой Шатиловки была преемственность, сохранение и продолжение лучших традиций, постоянный поиск и решение новых проблем. И в заключение, позвольте мне вспомнить слова замечательного русского поэта Александра Сергеевича Пушкина: «Отношение к минувшему, вот черта отличающая образованность от дикости».

В минувшем мы имеем возможности для научного познания настоящего и вектор движения в будущее! Успехов нам с Вами на этом пути!

WELCOME SPEECH AT THE INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE «STRATEGY OF DEVELOPMENT OF BREEDING AND SEED PRODUCTION AS BASIS OF SUSTAINABLE CROP PRODUCTION», DEDICATED TO THE 120TH ANNIVERSARY OF SHATILOVSKAYA AGRICULTURAL EXPERIMENTAL FARM

Yu.F. Lachuga

УДК 631.12:631.528

ОСОБЕННОСТИ ДЕТЕРМИНАНТНОЙ ФОРМЫ ГРЕЧИХИ МОНОПОДИУМ И ЕЁ РЕКОМБИНАНТОВ

Г.Е. МАРТЫНЕНКО, кандидат сельскохозяйственных наук,
лауреат Государственной премии РФ в области науки и техники
ФГБНУ «ВНИИ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

Детерминатная форма гречихи Моноподиум имеет повышенное количество репродуктивных кистей на главном побеге, от 7 до 15 и выше, признак контролируется рецессивно-моногенно аллелем dm. Приводятся данные, позволяющие судить об альтернативности свойств Моноподиум в сравнении с широко используемой в селекции детерминантной формой, контролируемой аллелем d. В селекционном процессе в комбинациях скрещивания с разнообразными мутантами последним (короткостебельными, треугольнолистными, зеленоцветковыми и др.) выявлен дополнительный формообразовательный процесс: растения гиганты с длинной кистью и числом их на побеге до 30; карлики с длинной кистью, по форме куста приближающейся к колосовому злаку; растения, сбрасывающие листву к фазе созревания; растения с мутациями соцветия и листьев. Отбор на уменьшение числа соцветий на побеге эффективен, при этом в узлах зоны плодообразования редуцируется только кисть, лист остаётся, что также свойственно модели колосового злака. У рекомбинантов от скрещивания Моноподиум с зеленоцветковыми и треугольнолистными детерминантами d отмечено положительное влияние на укрупнение плодов и соцветий, а также продуктивность в целом. За счёт более выгодного соотношения по длине зоны ветвления и зоны плодообразования главного побега повысилась устойчивость к полеганию. Создан дружносозревающий донор Двина с

абсолютной устойчивостью к полеганию. Выведены сорта Дизайн и Дружина с продуктивностью свыше 4 т/га. Выявлены фертильные мутантные формы: Парус и Иволистная фертильная, дающие перспективу оптимизации габитуса у гречихи и на его основе повышения продуктивности культуры в целом.

Ключевые слова: *гречиха, селекция, мутация, детерминатность, продуктивность, мутабильность, зеленоцветковость, узколистность, габитус, соцветие.*

Габитус растений тесно связан с его адаптационными свойствами и продукционными возможностями. Габитус гречишного растения традиционных сортов в силу его эволюционно слабой окультуренности имеет ряд недостатков, препятствующих росту урожаев в моновидовом ценозе. Это – израстание побегов, широкая листовая пластинка, самозатенение, вызывающее снижение озернённости цветков, ремонтантность и растянутость созревания вследствие недружного побегообразования, конкуренция разновозрастных побегов, отвлекающих ресурсы растения и снижающие его реализуемый потенциал.

Выведение детерминантных сортов снивелировало в определённой степени недостатки гречишного растения, переведя его в иную жизненную форму. Детерминантные сорта, выведенные преимущественно на основе мутации, контролируемой рецессивным аллелем d, отличаются дружным созреванием, повышенной устойчивостью к полеганию и осыпанию, повышенной засухоустойчивостью. Продуктивный потенциал детерминантных сортов достиг уровня 5-7 т/га [1]. Однако в 2 раза уступает продуктивности колосовых злаков, в частности пшеницы, основной хлебной культуры в полевом земледелии России.

Детерминантная мутация гречихи аналогична детерминантности растений из других семейств, растения которых имеют побеги с завершённым типом роста. Они формируют на верхушке побега одиночное соцветие: колос, метёлку, боб. Обретя детерминантность, гречишное растение приобрело и свойство, сближающее его с колосовым злаковым растением. Уже только замена щитка на одиночную кисть и снижение числа соцветий на побеге до 3^{-x}-4^{-x} вызвало у гречихи снижение количества цветков и во столько же раз повысило их озернённость [2]. Кроме того, сократился период роста побега в высоту на 10 суток и, таким образом, в системе побега исчезает параллелизм вегетативного роста и плодообразования, что является важнейшим отличительным признаком более рациональной организации ростовых процессов в растении (Кефели, 1994). У гибридов детерминантной гречихи отмечено также сходство типов репродуктивной кисти с формами колоса у злаков.

Компенсационно у детерминантых растений увеличилась площадь листовой пластинки и усилилось побегообразование от $2^{-го}$ до $5^{-го}$ порядков, что уже являлось недостатком детерминантного габитуса. Уместно заметить, что у мутантных форм обычно мутации с развитием желательного признака в силу нарушения систем метаболизма и отрицательных корреляций сопровождаются комплексом нежелательных: мелкозёрностью, стерильностью, низкой выживаемостью и др. При включении ценной мутации в селекционный процесс эти недостатки преодолеваются путём скрещиваний, обычно сложных, иногда с привлечением инорайонных материалов и отбора в направлении более совершенной модели сорта. Взаимодействие мутаций и материалов с альтернативными свойствами в таких скрещиваниях с большей вероятностью позволяет выделять трансгрессивные формы с более высоким уровнем закреплённого гетерозиса (Репьев, 1988; Грабовец, 1998; Зайцев и др., 2006; Зеленов, 2015). Их использование в селекции разных культур способствовало созданию сортов с высокой продуктивностью и повышенными адаптивными свойствами.

Гетерозисное направление в селекции гречихи, методически основанное на приёмах близкородственного размножения дифференцируемых образцов генома, с 80^{-x} годов прошлого столетия приоритетно сменилось мутационным (8), которое решает те же задачи, но создаёт более широкие возможности для достижения благоприятной комбинации генов, вследствие свойственной мутантам канализованной изменчивости в рекомбиногенезе (Шмальгаузен, 1982; Жученко, 2001).

В условиях меняющегося климата в этом отношении особую ценность представляют мутантные формы с альтернативными свойствами, с повышенным уровнем мутабильности в скрещиваниях и высоким формообразующим потенциалом у гибридов, исходно задающие повышенный темп микроэволюционных процессов.

Такая Детерминантная форма Моноподиум, контролируемая рецессивным аллелем dm, с комплексом свойств, альтернативных форме d, выделена у гречихи и представляет несомненный интерес для селекции культуры. Свойства формы и результаты использования её в селекции излагаются в данной работе.

Детерминантная форма гречихи Моноподиум была выделена в 1987 г. из гибридной популяции ОВ-4 (Баллада × Астра), подвергнутой пятикратному отбору на ограниченное ветвление и продуктивность. Растения формы имели по 10-12 соцветий на главном побеге, были ограниченно ветвящимися, имели хорошо выраженный главный побег, длинные кисти, относительно мелкие листья, розовые и слаборозовые цветки. При скрещивании с ранее известный детерминантной формой d в первом поколении все растения стопроцентно имели обычный тип габитуса, что указывало на иной ген детерминантности. Изучение выявило рецессивно-моногенный характер наследования (Мартыненко, 1994). Форма получила название Моноподиум, подчёркивающее преимущественное развитие главного побега, а ген – обозначение dm. В условиях, благоприятствующих росту (повышенные температуры и хорошая влагообеспеченность) у части растений с повышенным числом соцветий на побеге (от 15 и выше) верхушечные кисти сближаются к форме щитка, создавая впечатление неполной пенентрантности. Мы в оценке статистики наследования к детерминантному типу Моноподиум относили растения, если апикальная кисть лжещитка имела кистенос и, по меньшей мере, была не короче двух нижерасположенных. У обычных же растений апекс щитка представлен 1–3$^{-мя}$ элементарными соцветиями без кистеноса.

Морфобиологические особенности формы изучали в сравнении с сортами: детерминантным Сумчанка и обычного типа Шатиловская 5. Изучение проводили на растениях биотипа с 5 узлами в зоне ветвления главного побега, который является общим для сравниваемых популяций и в зависимости от условий модален или близок к модальному.

Результаты изучения развития признаков у растений и ритма ростовых и репродуктивных процессов представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1

Характеристика формы Моноподиум в сравнении с сортами Сумчанка и Шатиловская 5 (в среднем на одно растение)

Показатели	Сумчанка	Моноподиум	Шатиловская 5
Высота растения, см	100,3±2,8	114,9±2,5	122,2±2,6
Высота главного побега, см	71,4±1,3	111,7±3,1	112,7±2,6
Высота зоны ветвления, см	34,3±1,2	22,5±1,4	35,6±1,3
Длина междоузлия зоны ветвления, см	6,3 ±0,2	4,4±0,1	7,0±0,3
Длина междоузлия зоны плодообразования, см	8,4±0,3	6,0±0,1	8,1±0,2
Количество вегетативных узлов:			
на 1-й ветви 1-го порядка	1,8±0,1	0,3±0,1	1,8±0,1
на 2-й ветви 1-го порядка	2,3±0,1	0,7±0,1	2,3±0,1
на 3-й ветви 1-го порядка	3,1±0,2	1,8±0,1	2,7±0,2
Количество соцветий на главном побеге	4,3±0,1	13,0±0,2	10,3±0,2
Количество элементарных соцветий в кисти	11,3±0,6	20,7±1,5	10,8±0,6+
Количество цветков на растении	1854±194	2903±226	3240±317
Количество плодов на растении	270±22,3	257,9±26,8	230,9±19,6
% озернённости цветков	14,7±1,5	8,9±1,0	7,1±0,5

Растения Моноподиум отличаются по длине зоны ветвления и её удельному весу. Длина зоны ветвления составила 22,5 см или 20,1 % от высоты побега. У растений Сумчанки этот показатель в 2,4 раза выше – 48,0 %, у растений обычного типа – 31,9 %.

У растений Моноподиум самые короткие междоузлия, они были характерны как для зоны ветвления, так и для зоны плодообразования. Различия были математически достоверны, как по отношению с Сумчанке, так и по отношению к Шатиловской 5.

Количество вегетативных узлов на трёх верхних ветвях растений Моноподиум очень небольшое. В среднем оно изменялось от показателя 0,3 для первой ветви, к 1,8 – у третьей ветви. Это очень высокая степень ограниченного ветвления. У растений Сумчанки и Шатиловской 5 количество вегетативных узлов достоверно выше – оно изменялось с 1,8 узлов на 1-й ветви до 3,1 и 2,7 узлов на третьей ветви.

Количество соцветий на главном побеге у растений Моноподиум в среднем составило 13,0, в то время как у Сумчанки соцветий меньше в 3 раза. У Шатиловской 5 этот показатель близок к Моноподиум. По количеству цветков, плодов и проценту озернённости цветков Моноподиум близка к Шатиловской 5, т.е. к растениям обычного типа. По отношению к растениям Сумчанки у неё достоверно больше цветков и достоверно ниже (в 1,7 раза) показатель озернённости цветков. Заметим, что сниженное количество цветков и более высокая их озернённость – одно из основных свойств детерминантных генотипов d. Форма Моноподиум в этом отношении к ним альтернативна.

Выявлены различия и по ритму развития (табл. 2). Растения с одинаковой зоной ветвления у Сумчанки и Шатиловской 5 зацветали практически одновременно (в частности «пятёрки» – через 24-27 суток от всходов). У Моноподиум начало цветения отмечалось на трое – четверо суток позже.

Таблица 2

Сравнительная характеристика роста в высоту и интенсивности плодообразования у формы Моноподиум по пятидневкам генеративного периода

Сорт	Пятидневки										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Рост в высоту главного побега (в см/сут.)										
Сумчанка	4,5	1,6	0,1								
Шатиловская 5	4,6	3,9	3,2	1,7	1,1						
Моноподиум	3,5	3,8	2,3	2,1	1,0						
	Сформировалось плодов на растении (в % от конечного)										
Сумчанка						0,5	4,8	20,1	57,0	85,5	100
Шатиловская 5						0	1,0	10,2	30,0	72,7	100
Моноподиум						0,5	12,5	38,5	66,1	94,3	100
	Озернённость цветков на растении (в % от количества цветков за пятидневку)										
Сумчанка						1,9	6,1	20,2	26,0	17,3	9,1
Шатиловская 5						0	0,9	4,3	7,3	11,2	6,9
Моноподиум						1,2	12,8	14,9	10,7	9,4	2,2

Соотношение длины кисти и кистеноса в нижнем репродуктивном узле стебля при зацветании является дополнительным идентификационным признаком формы Моноподиум. Горизонтально отклонённый кистенос у Моноподиум достигает в длину 5 см при длине кисти не более 1 см, тогда как у Сумчанки ориентированный вверх под острым углом к стеблю кистенос не превышает 1,5-1,7 см, кисть же достигает в длину 2 см, т.е. вдвое больше, чем у Моноподиум и соотвественно ее развитие идет быстрее. Так, если у Сумчанки все соцветия на главном побеге зацветали в течение первой пятидневки, у Шатиловской 5 в течение 15 суток, у Моноподиум этот процесс затягивался до 30 суток. Соцветия Моноподиум зацветали в среднем с интервалом 2,6 суток, у Шатиловской 5 с интервалом 1,4 суток и 1,0 – у Сумчанки.

Рост главного побега в высоту продолжался у Моноподиум столько же времени, как и у растений Шатиловской 5. У Сумчанки период роста побега был значительно короче. Скорость линейного роста побега у Моноподиум вначале невысокая. В первую пятидневку от начала цветения она составила 3,4 см в сутки против 4,7 см у Сумчанки и 4,6 см у

Шатиловской 5. В эту же пятидневку сорта Сумчанка и Шатиловская 5 имели максимум интенсивности роста. У Моноподиум максимум наступает во 2-ю пятидневку. На пятидневку у формы сдвигается и максимум интенсивности цветения: максимальное количество цветков раскрывается в 3-ю пятидневку, в то время как у Сумчанки и Шатиловской 5 – во вторую.

Выявлены отличия и по ритму формирования плодов. У Моноподиум по сравнению с обоими сортами, выше интенсивность плодообразования в течение первых двух пятидневок, раньше наступает максимум плодообразования и раньше затухает этот процесс. Можно предположить, что у этой формы ниже потенциал энергообеспечения в фазу налива, он не соответствует обилию цветков и соцветий.

В целом сопоставление формы Моноподиум с сортами Сумчанка и Шатиловская 5 выявило и положительные свойства этой формы: более рациональное соотношение зоны ветвления и зоны плодообразования стебля, больший объём аккумулирующих урожай органов. Эти качества представляют интерес для селекции. Одновременно это сопоставление показало, что новая детерминантная форма альтернативна сортотипу Сумчанка по комплексу признаков: количество кистей на побеге, выраженность главного побега, степень ветвления, длина кисти, длина междоузлий, интенсивность формирования метамеров в зоне плодообразования побега, ритм роста побега, ритмы цветения и плодообразования.

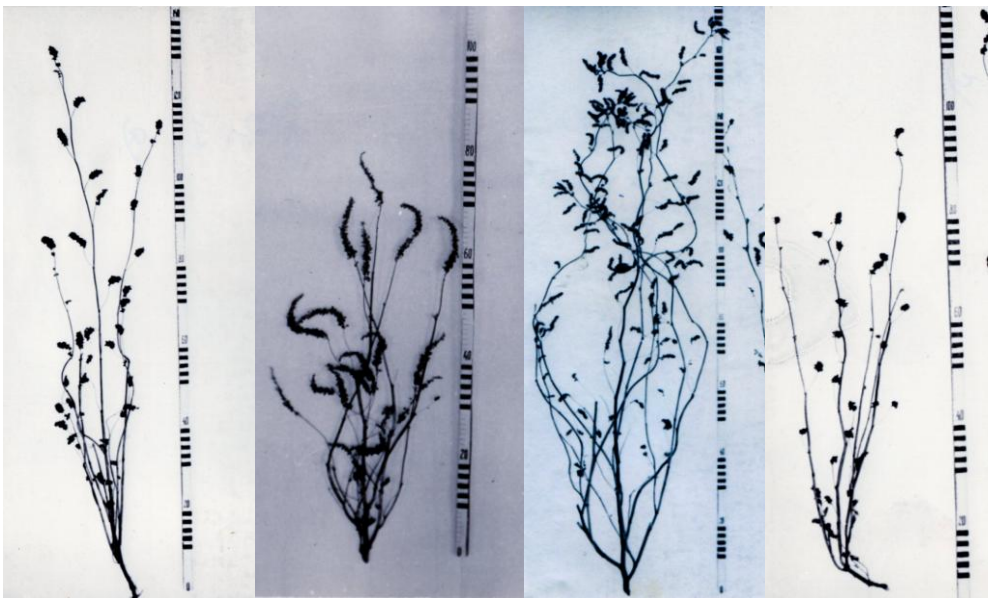
Использование в селекции формы Моноподиум

Выделенная нами в 1987 г. Детерминантная форма была размножена, и образец получил название Моноподиум 1. По отношению к стандарту Баллада его урожайность составляла 69,4 %, масса 1000 зёрен 25,8 г, что на 0,9 г ниже, чем у стандарта, а урожай биомассы 84,0 %. Были предприняты попытки использовать форму в качестве ведущей при создании сорта (т.е. на основе её габитуса) и в качестве компонента генетических взаимодействий, а также возможного донора положительных свойств в процессах рекомбинации.

Чтобы предотвратить возможное увеличение длины вегетационного периода Моноподиум скрещивали с Одностебельной и образцами с небольшим числом вегетативных узлов на главном побеге: «Тройками», отселектированными уже по продуктивности и крупности плодов (Тройка 1, Тройка 2, Тройка 3) и вели отбор на число вегетативных узлов, равное трём, крупную кисть, хорошую выраженность верхушечной кисти и показатели повышенной продуктивности. Гибридные популяции объединили в одну – Моноподиум 2. Её продуктивность повысилась до 85,9 % к стандарту, на 12 г повысилась масса 1000 зёрен, при этом не было отмечено снижения урожая биомассы.

В отличие от детерминантов с мутацией d детерминанты Моноподиум отличались высокой изменчивостью габитуса, как по высоте растения, так и по числу соцветий (рис. 1), положительно реагируя на отбор, как на увеличение числа соцветий, так и на уменьшение их числа. Последнее считали целесообразным вследствие повышения крупности соцветий при снижении их числа на побеге, а также вследствие проявившейся повышенной склонностью к полеганию высокостебельных слабоветвящихся растений с повышенным числом соцветий, особенно заметным в фазе созревания, и которое могло происходить просто в силу механических причин.

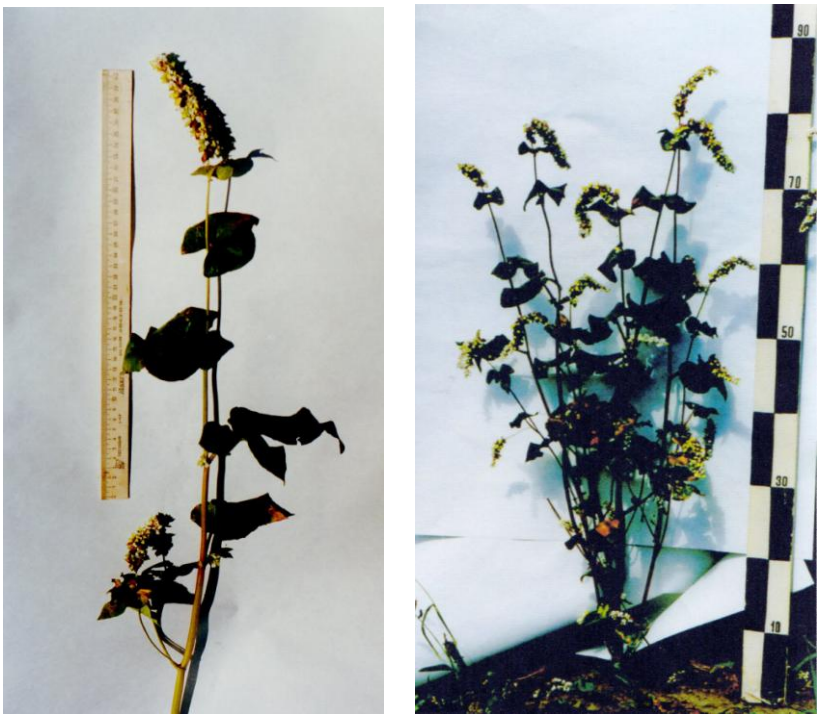
Однако при уменьшении числа соцветий у гибридных растений Моноподиум сохранялось свойственное форме повышенное число репродуктивных узлов. В пазухе листа такого узла редуцировалась кисть с кистеносом, но сохранялось 2-3 элементарных соцветия, указывающих на репродуктивную зону стебля (рис. 2).



а б в г

Рис. 1. Изменения габитуса растений Моноподиум у гибридов выделенных из комбинаций: а) Моноподиум х Ограниченноветвящаяся ОВ-4; б) Моноподиум х Одностебельная; в) Моноподиум х Короткостебельная $КМ_{2;}$ г) Моноподиум х Сумчанка

Из популяции Моноподиум 2 была выделена кустовая форма ДМ-2 к.ф со значительной редукцией боковых кистей у побегов, при этом главный побег утрачивал своё лидирующее положение по высоте, а кисти увеличивались в размерах (рис. 2).



а б

Рис. 2. Сохранение листа на побеге в зоне плодообразования у Моноподиум при редукции кистеносов: а) на главном побеге; б) на растении кустовой формы Моноподиум ДМ-2 к.ф.

Продуктивность образцов Моноподиум 2, созданных на основе «Троек», достигала уровня стандарта или существенно приближалась к нему при значительном повышении крупности плодов.

Популяции на основе кустовой формы широколистной ДМ-2 к.ф и треугольнолистной (Δ) ДМ-2 Δ к.ф имели продуктивность на уровне исходной Моноподиум 2 (таблица 3), будучи, однако, более позднеспелыми. Им также была свойственна значительная неоднородность стеблестоя по высоте и количеству соцветий на побеге. Несмотря на жесткость отбора на снижение количества кистей на побеге (который сочетали с отбором на озернённость) эта неоднородность воспроизводилась в потомстве, поэтому попытки создать популяцию в которой бы растения Моноподиум имели гибатус, сходный с детерминатами d, но с более крупной кистью и высокой листообеспеченностью, были оставлены.

Таблица 3

Продуктивность сортообразцов формы Моноподиум, 1994-1997 гг.

Сорт	Вегетационный период		Урожай зерна			Масса 1000 зёрен		Урожай биомассы	
	сут.	± к ст.	ц/га	± к ст.	в % к ст.	г	± к ст.	ц/га	± к ст.
Моноподиум 1	80	+5	18,4	-8,1	69,4	25,8	-0,9	69,2	84,0
Моноподиум 2	65	±0	26,2	-4,3	85,9	29,2	+1,2	93,6	83,2
ДМ-2 × [Снежеть× (Астра × Виктория)]	80	+3	25,8	+0,8	103,2	29,8	+2,9	104,9	106,2
ДМ-2 × (Тройка 26 × Тройка 70)	79	+2	28,1	-1,5	94,9	30,3	+3,4	102,2	103,2
ДМ-2 к.ф.	78	+6	20,6	-3,6	85,1	26,8	+0,9	78,9	83,5
ДМ-2 Δ к.ф	81	+9	21,6	-2,6	89,3	28,3	+2,4	85,7	90,7

Однако при отборе на уменьшение числа соцветий на побеге и высокую озернённость из популяции «Широколистная ДМ-2 к.ф» была выделена неизвестная ранее мутантная форма с листочками в самой кисти (от черешковых до зачатков), располагающимися вдоль оси кисти, чередуясь с укороченными побегами элементарных соцветий (рис. 3.) Мутация наследуется рецессивно-моногенно. Ген получил обозначение li, а форма – название Парус [4]. В свою очередь у гибридов Паруса было отмечено выщепление дружносозревающих растений, сбрасывающих листья. Выщепление таких форм указывает на повышенную изменчивость генома гречихи по векторному каналу Моноподиум.

Более впечатляющие результаты в повышении урожайности были достигнуты у гибридов Моноподиум в скрещиваниях с детерминантами d и отбором на габитус d. Так из гибридных комбинаций: Моноподиум × Одностебельная; Моноподиум × Тройка 1; Моноподиум × Тройка 2; Моноподиум × Тройка 3 отобранные элитные растения с габитусом Моноподиум были объединены в пул и проведено их скрещивание с узколистным (треугольнолистным) детерминантным d-сортообразцом Д Δ1 (Детерминант треугольнолистный 1). В F_2 из этой гибридной популяции было выделено рекомбинантное растение с габитусом детерминанта d, с широкими листьями, крупной кистью и исключительно высокой озернённостью. Потомство этого трансгрессивного по урожайности растения явилось родоначальником высокоурожайного сортообразца Двина с комплексом ценных хозяйственных качеств. Оно было размножено и в нём провели трёхкратный массовый отбор по продуктивности и крупноплодности.

Рис. 3. Репродуктивная кисть мутантной формы Парус

Результаты конкурсного сортоиспытания за 1997-2001 гг. в сравнении со стандартом Баллада показали, что Двина, сочетая высокую урожайность (+19,6 % к стандарту) с самым коротким среди детерминантов вегетационным периодом (-3,1 сут. к стандарту), характеризуется исключительно высокой устойчивостью к полеганию, высоким уборочным индексом (+6,1 % к стандарту), крупноплодностью (масса 1000 зёрен на 4,6 г выше, чем у стандарта) и отличными технологическими качествами зерна. У сорта общий выход крупы составил 73,4 %, это выше стандарта на 1,4 %, выход ядрицы повысился на 6,6 %, крупность крупы на 27,0 %, а такой важный показатель технологичности переработки, как выравненность, повысился на 8,6 %. При этом, если у стандарта выравненность определяли по удельному весу фракций, идущих сходом с решёт диаметром 4,5 и 4,2 мм, то у Двины с решёт 5,0 и 4,8 мм.

В рекомбинантном габитусе Двины влияние аллеля dm проявилось и морфологически (табл. 4). В сравнении с детерминантным d сортом Сумчанка были выявлены достоверные отличия признаков. В наибольшей степени влияние Моноподиум выразилось в увеличении количества узлов с редуцированными кистями под верхушечной кистью (аналогично, как это свойственно кустовой форме Моноподиум). Расстояние между основанием верхушечной кисти и нижерасположенным черешком – кистеносом увеличилось в 2,4 раза, что придало габитусу Двины более окультуренный вид, свидетельствующий об интенсификации ростовых процессов во «флаговой» зоне стебля, а главное – это улучшает световой режим в верхних ярусах стеблестоя. Положительную корреляцию с продуктивностью у подобных фенотипов отмечают у колосовых злаков (Пучков, Кудряшов, Набоков, 1993). У Двины, по сравнению с Сумчанкой, выше высота растения и высота главного побега. При этом, в соотношении зон ветвления и плодообразования по длине, даже в условиях теплицы, у Двины проявилась благоприятная тенденция к укорачиванию зоны ветвления, что вполне согласуется с повышенной устойчивостью этого сорта к полеганию. У Двины увеличилась длина кисти и количество элементарных соцветий в ней; на первой ветви снизилось число вегетативных узлов, последнее говорит о проявлении признака «ограниченное ветвление», характерного для Моноподиум.

Таблица 4

Развитие морфологических признаков в условиях теплицы у сортов Сумчанка и Двина (среднее из 100 растений)

Признак	$X \pm S_x$	
	Сумчанка	Двина
Высота растения, см	78,5 ± 1,26	91,7 ± 1,84*
Высота главного побега, см	73,3 ± 1,16	88,5 ± 1,72*
Высота зоны ветвления главного побега, см	44,6 ± 1,0	51,3 ± 1,72*
Высота зоны ветвления главного побега, %	60,8	58,0
Расстояние между верхушечной кистью и боковой, см	4,3 ± 0,32	10,4 ± 0,63*
Узлов между верхушечной кистью и боковой	1,3 ± 0,02	1,8 ± 0,06*
Узлов в зоне ветвления главного побега	4,3 ± 0,08	4,9 ± 0,06*
Соцветий на главном побеге	3,2 ± 0,06	3,1 ± 0,04*
Вегетативных узлов на $1^{-й}$ ветви $1^{-го}$ порядка	1,90 ± 0,06	1,62 ± 0,04*
Длина верхушечной кисти, см	2,60 ± 0,05	3,20 ± 0,08*
Количество элементарных соцветий в кисти	13,2 ± 0,24	14,6 ± 0,32*

*– < P_{05}

Недостатком Двины является пониженный уровень биомассы (90 % к Балладе). В условиях дефицита влаги в конкурсном экологическом сортоиспытании на Шатиловской сельскохозяйственной опытной станции сорт оказался менее конкурентоспособен по сравнению с более позднеспелыми сортами. Однако он вполне может рассматриваться как ценный источник повышенной устойчивости к полеганию. Аналогично Двине в серии последовательных скрещиваний Моноподиум с узколистными «nr_2» и короткостебельными

«si» образцами, в целях создания у сортов ценоза с улучшенными световыми характеристиками, нами были получены детерминантные «d» доноры узколистности, сочетающие крупноплодность, устойчивость к полеганию и дружное созревание. Исходно донор узколистности – Треугольнолистная форма nr_2 была мелкозёрной, имела массу 1000 зёрен 18,9 г, а урожайность 38,6 % к стандарту Баллада [5]. Полагая, что крупноплодность и скоррелированные с нею фасциации (Петелина, 1966) будут способствовать повышению урожая, дружности созревания и повышения технологических качеств зерна [6] вели селекцию на крупноплодность у создаваемых треугольнолистных доноров.

Гибридизацией выделенных из популяций ДΔ2 и ДΔКМ$_2$ наиболее крупноплодных элитных материалов с сортом Уфимская и последующим отбором получили более крупноплодный узколистный образец Ута с массой 1000 зёрен 32,7 г. Индивидуально-семейным отбором сформировали узколистный детерминантный сортообразец Фар с массой 1000 зёрен 38,6 г. Одновременно вели селекцию на высокорослость.

Невзирая на существенное повышение крупноплодности мутация узколистности nr_2 пока не проявила самостоятельного положительного эффекта в создании узколистного детерминантного сорта, который был бы конкурентоспособен по сравнению с широколистным и даже мелколистным, но с обычной формой листовой пластинки. Причина низкой конкурентоспособности заключается в значительном снижении урожая биомассы в условиях водного дефицита. Для сортов с треугольным листом в этом отношении одинаково неблагоприятны, как июньская засуха при формировании вегетативных органов, так и засуха во второй половине июля в период налива. В качестве примера в таблице 5 представлены данные продуктивности у сортов Дикуль (мелколистный, стандарт) и Фар (крупноплодный, узколистный) применительно к показателям гидротермического коэффициента за июнь и июль в контрастные 2009 и 2010 годы.

Короткий вегетационный период у сортов в 2010 г. (61 сутки) отражает наступившие у всех сортов гречихи в этом году из-за засухи и высокой температуры одновременное прекращение плодообразования вследствие полного усыхания цветков и завязей. Однако если Дикуль, по сравнению с предыдущим годом, снизил урожай биомассы только на 19,2 %, то узколистный Фар – на 68,1 %. В то же время интенсивность плодообразования у последнего (по показателю $К_{хоз}$) была даже несколько выше, 8,7 % против 8,1 % у Дикуля.
Как видно по данным этого исследования, средняя урожайность Фар (14,2 ц/га) по отношению к стандарту (18,0 ц/га) составляет 79 % и, таким образом, урожайность узколистного сорта в сравнении с исходной узколистной формой (38,6 %) повысилась вдвое, так же, как и масса 1000 зёрен (37,2 г против 18,9 г).

Таблица 5

Изменчивость показателей продуктивности у сортов Дикуль и Фар в зависимости от гидротермических условий вегетации

Сорт	Год	ГТК		Вегетационный период, суток	Урожай зерна, ц/га	Урожай биомассы, ц/га	$К_{хоз}$, %	Масса 1000 зёрен, г
		июнь	июль					
Дикуль, стандарт	2009	1,45	0,92	76	30,1	90,1	33,4	29,0
	2010	0,78	0,41	61	5,9	72,8	8,1	27,6
	± к 2009 г, %			-15	-80,4	-19,2	-75,7	-4,7
Фар	2009	1,45	0,92	73	26,3	75,6	34,8	38,8
	2010	0,78	0,41	61	2,1	24,1	8,7	35,5
	± к 2009 г, %			-12	-92,0	-68,1	-75,0	-8,5
Дикуль	в среднем			68,5	18,0	81,5	20,8	28,3
Фар	в среднем			67	14,2	49,9	21,8	37,2

Другой донор узколистности Ута был скрещен с сортообразцом Дождик 2. Последний был получен бекроссированием Дождика на популяцию Д-10 (1), отличался длинным

верхушечным междоузлием под кистью, имел массу 1000 зёрен 30,8 г, по урожайности равнялся мелколистному Дикулю.

Из комбинации Ута × Дождик 2 отбором на крупноплодность и длинную плотную кисть был сформирован высокоурожайный сорт Дружина. В Государственном сортоиспытании сорт проявил высокую конкурентоспособность в областях Центрального, Центрально-Чернозёмного и Волго-Вятского регионов. Прибавки зерна достоверно к стандартам от 2,8 до 9,2 ц/га при уровне урожаев от 18 ц/га до рекордных, свыше 40 ц/га, были получены на сортоучастках Смоленской, Кировской, Белгородской, Воронежской, Тамбовской, Пензенской областей, в Пермском и Красноярском краях. На Авдеевском ГСУ в Тамбовской области в 2015 г. получена урожайность 47,9 ц/га. Такая урожайность гречихи в ЦЧО получена впервые.

В скрещиваниях с зеленоцветковыми образцами у рекомбинантных полимутантов были получены новые морфологические типы репродуктивной кисти, созданы высокоурожайные крупноплодные доноры, выведен зеленоцветковый сорт Дизайн, а в 8-й его репродукции, выделена фертильная форма новой узколистной гречихи «Иволистная» [7].

Зеленоцветковость представляет интерес для селекции гречихи в связи с особой прочностью прикрепления плодов и соответственно в связи с повышенной устойчивостью к осыпанию (Алексеева, Маликов, Фалендыш, 1988), а также как дополнительный источник фотоассимилятов, максимально приближенный к местам потребления.

Первый зеленоцветковый сортообразец Дизайн 1 был создан путём внутрисортовых скрещиваний выделенных из Дождика материалом и многократным отбором с направленным опылением на детерминантность, зеленоцветковость, крупную кисть, высокую озернённость и крупноплодность. Путём скрещиваний этого сортообразца на материалы предыдущей полимутантной селекции была создана серия зеленоцветковых сортообразцов Дизайн. Один из них (Дизайн 3) в качестве селекционного сорта по результатам Государственного сортоиспытания был допущен к использованию в Томской области и Красноярском крае.

Районированный сорт Дизайн (селекционный номер Дизайн 3) выведен негативным и массовым отбором на зеленоцветковость, крупную хорошо озернённую кисть и крупноплодность из комбинации Дизайн 1 × Детерминант треугольнолистный, устойчивый к полеганию (ДΔ у.п.). Детерминантный узколистный родитель ДΔ у.п. создан гибридизацией полимутантных короткостебельных образцов ДΔ М2 к.ф. × Эл. 14/95. Один из родителей в этой комбинации представляет узколистную Моноподиум 2 с уменьшенным количеством соцветий. На рисунке 4 приведена развёрнутая схема селекции сорта Дизайн, иллюстрирующая последовательное включение мутаций в селекционный процесс. Гибридизацию и отбор проводили в соответствии с разработанными нами методами селекции детерминантных сортов [1].

В конкурсном сортоиспытании за 2004-2006 гг. сорт Дизайн превысил стандарт Дикуль по урожаю зерна в среднем на 5,1 ц/га, или на 20,5 %, при этом вегетационный период у сорта составил 69–76 суток, что на уровне стандарта. У сорта на 3,4 % также оказался выше показатель $К_{хоз.}$

Дизайн отличается повышенной устойчивостью к осыпанию плодов у вегетирующих растений и в валках. Анализ на приборе оценки устойчивости к осыпанию Н.В. Фесенко (1967) показал, что при вибрировании сухих соцветий устойчивость к осыпанию у сорта Дизайн была на 10 % выше, чем у белоцветкового детерминантного стандарта.

Дизайн отличается также высокими технологическими качествами зерна. Это – крупноплодный сорт, с массой 1000 зёрен 34,4 г, на 6,6 г выше, чем у стандарта. За исключением натурного веса, у сорта лучше показатели технологических качеств зерна. При этом, по сравнению с сортами Красностреляцкого сортотипа, являющимися эталоном крупноплодности и технологических качеств [6], у которых содержание плёнки составляет 22-24 %, сорт Дизайн является более тонкоплёнчатым, сохраняя при этом высокую устойчивость зерна к обрушиванию при механизированной уборке.

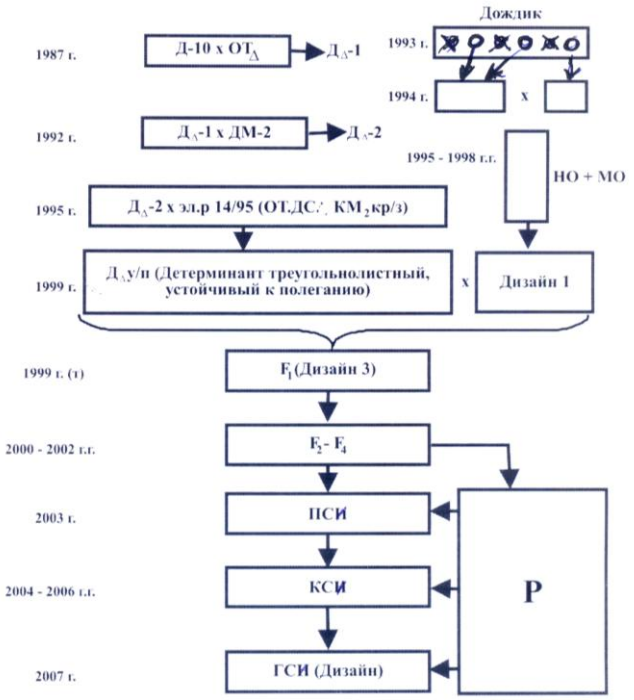


Рис.4. Схема селекции сорта Дизайн
Обозначения фенотипов: Д – детерминантный; ОТ – обычный; Δ – узколистный (от формы Треугольнолистная); ДМ – детерминантный Моноподиум; ДС – длинное соцветие; КМ$_2$ – короткое 2$^{-е}$ междоузлие стебля; у.п. – устойчивый к полеганию; кр.з. – крупнозёрный

Недостатками сорта являются склонность к полеганию, ломкость кистей при перестое, преждевременное прекращение плодообразования при обильном выпадении осадков в фазе созревания. Причины недостатков связаны с симподиальной организацией зеленоцветковой кисти и её крупностью. Повышение ростового потенциала соцветий вызывает увеличение их размеров за счёт удлинения спирализованных осей элементарных соцветий, удлинения плодоножек, пролификации цветков и формирования дополнительных элементарных соцветий 2$^{-го}$ порядка.

В благоприятных условиях продуктивный потенциал пролифицированного элементарного соцветия увеличивается на 50 % (до 9 плодов). Снижение устойчивости к полеганию объясняется наклонением стеблей в фазе созревания из-за тяжести свойственных сорту крупных соцветий. Более крупные, по сравнению с белоцветковыми (в 2,5 раза только в диаметре), кисти зеленоцветкого сорта при хорошем наливе во время утренней росы и тем более при обильном выпадении осадков вызывают наклон стеблей.

Ярко выраженный симподиальный характер ветвления репродуктивной кисти у зеленоцветковых детерминантов [8] при удлинении оси элементарного соцветия – основная причина ломкости кистей. Ломкость кистей в большей степени характерна для разреженных посевов. При загущении, в условиях сплошного посева, вертикально ориентированные оси элементарных соцветий фасциированно срастаются вдоль центральной оси, чем повышают прочность кистей, предотвращая их обламывание, повышается за счёт фасциаций и прочность прикреплениия плодоножек. Отбор фасциированных форм и способ посева повышая частоту фасциаций в зеленоцветковых популяциях могут существенно снизить потери зерна от обламывания кистей.

Другим способом преодоления этой нежелательной особенности зеленоцветковых детерминантов может служить использование в их селекции мутантной формы Парус (рис. 3), выделенной, как указывалось, при отборе на уменьшение числа соцветий и высокую озернённость из популяции ДМ-2 к.ф.

Наличие листочков у оснований элементарных соцветий в кисти может увеличивать прочность механической ткани центральной оси кисти через листовые следы (Эсау, 1969).

В комбинациях с Парусом у гибридов выявлены формы белоцветковой гречихи, сочетающие длинную кисть по всему растению с высокой озернённостью и крупноплодностью, а также зеленоцветковые с особо крупной кистью, различающиеся по форме (рис. 5), крупноплодные, показывающие феномены озернённости цветков, 60-80 % [9].

Рис. 5. Репродуктивные кисти детерминантной зеленоцветковой гречихи: а) тип Просовидная; б) тип Шишка; в) тип Моноподиум

Сортообразцы ДСП у.п. белоцветковый и Дизай 7 (шишка) зеленоцветковый отличаются особо крупной кистью, крупноплодностью, массой 1000 зёрен 37-40 г, стабильной на уровне стандарта урожайностью.

Выделенная из сорта Дизайн новая узколистная форма Иволистная, представляющая двойной рецессив генов $nrnrnr_2nr_2$ от скрещивания форм Горца и Треугольной, расширяет возможности оптимизации габитуса гречихи.

Параметры листовой пластинки у новой узколистной формы составляют 1,5-4,0 см ширины у наибольшего листа в центральной зоне побега и 7-10 см по длине центральной жилки. Листья гречихи различных форм представлены на рисунке 6.

а б в г

Рис. 6. Листья гречихи различных форм: а) Мелколистной (сорт Дикуль); б) традиционных сортов (сорт Дождик); в) Иволистной; г) Треугольной

Родословная сорта Дизайн и длительное его репродуцирование позволяют объяснить выщепление узколистной формы и обретение ею фертильности. Сорт Дизайн был получен скрещиванием детерминантного зеленоцветкового широколистного сорта Дизайн 1 на белоцветковый донор ДΔ у.п., в родословной последнего, как указывалось (рис. 4) был использован образец Моноподиум 2 (ДМ-2).

Из-за отсутствия чётких границ между листьями Горца и треугольнолистных генотипов растений при отборе на узколистность руководствовались единственным показателем – отношением длины листа к его ширине, на уровне не меньше 1,2-1,3 (у Иволистной оно доходит до 5).

Поэтому использованный треугольнолистный донор, вероятно, не был однородным по гену nr_2 и мог привнести в геном создаваемой зеленоцветковой популяции гены Горца nr. Вследствие доминирования растений с широкими листьями в селекции Дизайна контроль по листовой пластинке считали излишним. Выщепление треугольнолистных растений рассматривалось как фактор, усиливающий механизм внутрипопуляционного гетерозиса. В условиях длительно размножающейся и в широких масштабах гетерогенной и гетерозисной популяции свободно переопыляющихся растений могла обрести фертильность двойная гомозигота, аккумулировавшая в своём генотипе определённое разнообразие плюс-аллелей продуктивности. Выделение новой узколистной формы расширяет перспективы оптимизации агроценоза гречихи и дальнейшего повышения урожаев.

В определённой степени аналогичный пример непрерывной трансформации генома описан в литературе у гороха [10]. Здесь, исходно, форма с альтернативной детерминантностью deh (самарская модель), обладая повышенной мутабильностью, в ряду последовательных скрещиваний инициировала у гибридов выщепление ценных трансгрессий и мутаций, появление у рекомбинантов новых свойств, проявление у рекомбинантов с иным фенотипом (сорт Мультик) признаков, специфичных для самарской модели. В последовательной цепи гибридизации и отбора с привлечением инорайонного исходного материала мобилизация генов-модификаторов позволила создать допущенные к использованию сорта, создать высокопродуктивные линии листовых мутантов, добиться выровненности стеблестоя в агроценозе.

В нашем случае форма гречихи с альтернативной детерминантностью dm – Моноподиум, обладающая комплексом признаков, альтернативных ранее известной форме d во взаимодействии с данным генотипом и в последовательном селекционном процессе также инициировала выщепление у рекомбинантов ценных трансгрессий и мутаций, позволивших создать высокопродуктивные допущенные к использованию сорта, доноры и источники полезных признаков, в сумме значительно расширяющие генофонд исходного материала в селекции гречихи на урожайность.

Литература

1. Мартыненко Г.Е., Фесенко Н.В., Фесенко А.Н., Шипулин О.А. Селекция сортов гречихи нового поколения // Зерновое хозяйство. – 2010. – 5 (11). – С. 9-15.
2. Мартыненко Г.Е. Резервы внутривидовой изменчивости в селекции гречихи на урожайность // Аграрная Россия. – 2002. – № 1. – С. 73-76.
3. Фесенко Н.В., Коблев С.Ю., Мартыненко Г.Е. Использование внутрипопуляционного полиморфизма в селекции гречихи// Биология, селекция, семеноводство и технология возделывания зернобобовых и крупяных культур: сб. науч. тр. – Орёл, 1991. – С. 22-28.
4. Мартыненко Г.Е. Новый исходный материал в селекции детерминантной гречихи// Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы. Материалы II Вавиловской международной конференции (26-29 ноября 2007 г.). – С-Пб: ВИР, 2007. – С. 108-109.
5. Фесенко Н.В., Суворова Г.Н. Узколистная форма гречихи Треугольная // Генетика, селекция и семеноводство и возделывание крупяных культур. – Кишинёв: КСХИ, 1991. – С. 25-29.
6. Аниканова З.Ф., Тарасова Л.Е. О преимуществе крупнозёрных сортов гречихи// Селекция, генетика и биология гречихи. – Орёл, 1971. – С. 6-8.
7. Мартыненко Г.Е. Новые горизонты в селекции гречихи на урожайность // Зернобобовые и крупяные культуры. –2012. – № 4. – С. 53-56.

8. Мартыненко Г.Е. Особенности плодообразования зеленоцветковой гречихи в связи с перспективами использования её в селекции // Вопросы физиологии, селекции и технологии возделывания сельскохозяйственных культур. – Орёл: Орёлиздат, 2001. – С. 105-111.
9. Мартыненко Г.Е. Селекция детерминантных сортов зеленоцветковой гречихи// V съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Ч.1.–М, 21-28 июня. – М., 2009. – С. 280.
10. Зеленов А.Н., Павловская Н.Е., Щетинин В.Ю., Корниенко Н.Н. Непрерывная трансформация генома у гороха// Доклады РАСХН.– 2011. – № 5. – С. 12-15.

FEATURES OF THE DETERMINANT BUCKWHEAT FORM THE MONOPODIUM AND ITS RECOMBINANTS

G. E. Martynenko
FGBNU «THE ALL-RUSSIA RESEARCH INSTITUTE OF LEGUMES AND GROAT CROPS»

Abstract: *Determinant buckwheat form the Monopodium has increased quantity of reproductive branches on the main shoot, from 7 to 15 and above, the attribute is supervised recessive-monogenetic by the dm allele. The data is displayed, allowing to judge alternativeness of properties of Monopodium in comparison to widely used in selection the determinant form, supervised by the d allele. In selection process in combinations of cross with various mutants of the last (short stem, triangular leaf, green flower and others) additional process of formation of forms is revealed: plants giants with long branch and their number on shoot up to 30; dwarfs with long branch, by form of the bush close to eared grasses; plants, shedding leafage to ripening stage; plants with mutations of raceme and leaves. Selection for decrease of number of inflorescences on the shoot is effective, thus in nodes of zone of fruit formation the branch is reduced only, the leaf remains that also is peculiar to eared grasses model. The recombinants from cross of Monopodium to green flower and triangular leaf determinants d registered positive effect on integration of fruits and inflorescences, and also productivity as a whole. For the account of more favourable ratio on length of branching zone and zone of fruit formation of the main shoot resistance to lodging has increased. The together ripening donor Dvina with absolute resistance to lodging is created. Varieties Design and Druzhina with productivity over 4 t/hectares are bred. Fertile mutant forms are revealed: Parus and Ivolistnaja fertile, giving prospect of optimisation of habit at buckwheat and on its basis of increase of productivity of the crop as a whole.*

Keywords: buckwheat, selection, mutations, determinacy, productivity, mutability, green flower trait, narrow leaf, habit, inflorescence.

УДК 635.656:581.143.5

РЕГЕНЕРАЦИЯ РАСТЕНИЙ ГОРОХА (*PISUM SATIVUM* L.) В КУЛЬТУРЕ КАЛЛУСНОЙ ТКАНИ

Г.В. СОБОЛЕВА, кандидат сельскохозяйственных наук
ФГБНУ «ВНИИ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»
E-mail: alniksobolev@rambler.ru

В статье представлены результаты получения пассируемых каллусных тканей четырех генотипов гороха (сорта Орлус, Батрак и селекционных линий Аз 26, Аз 93-1964), сохраняющих высокий морфогенетический потенциал и способность к регенерации побегов в течение длительного времени. Установлено, что для эффективной закладки морфогененных структур с последующим образованием растений оптимальным является сочетание в питательной среде 5,0 мг/л БАП и 0,2 мг/л НУК. Разработаны условия обеспечивающие получение равновесной системы, при которой одновременно происходит рост недефференцированной ткани и формирование регенерантных побегов в длительно пассируемых каллусах. В данном случае предпочтительнее использовать чередование циклов