

УДК 635.656:631.527

О ПРИЗНАКЕ НЕОСЫПАЕМОСТИ СЕМЯН У ГОРОХА

А.Н. ЗЕЛЕНОВ, доктор сельскохозяйственных наук

ГНУ ВНИИ зернобобовых и крупяных культур Россельхозакадемии

Высказано предположение, что обнаруженный латвийским селекционером А. Эглитисом признак неосыпаемости семян гороха вместе с семяножкой гомологичен спорангию споровых растений. Экспериментальные данные и селекционная практика показали возможность создания неосыпающихся сортов с урожайностью на уровне традиционных. При этом отмечена специфика формирования структуры элементов семенной продуктивности у неосыпающихся сортов.

Ключевые слова: горох, гомологичные признаки, селекция, урожайность, семена, семяножка, неосыпаемость.

Прошло 35 лет с того времени, когда в Советском Союзе впервые районирован созданный талантливым украинским селекционером А.М. Шевченко сорт гороха с неосыпающимися семенами – Неосыпающийся 1. Однако в научной литературе до сих пор отсутствует однозначная оценка биологических и хозяйственных достоинств этого признака. Для многих также остаётся неизвестным и имя первооткрывателя мутации неосыпаемости семян, хотя место, где она была обнаружена – Приекульская селекционно-опытная станция (Латвия) – знают все.

В 1981 г. в Ворошиловграде (ныне Луганск, Украина) было организовано всесоюзное совещание по селекции гороха на неосыпаемость семян. Пригласили и представителя Приекульской станции А. Апиниса, который, однако, по состоянию здоровья приехать не смог. Но в адрес нашего института была прислана его статья. В сопроводительном письме директора станции Я. Линдерманиса содержалась просьба зачитать её на совещании, что и было сделано мною в присутствии большого числа селекционеров-гороховиков страны.

Приводим наиболее важные в отношении обстоятельств выявления мутации неосыпаемости семян места статьи А. Апиниса

в оригинальной редакции. Это необходимо сделать, поскольку материалы ворошиловградского совещания не были опубликованы.

«В 1952 г. селекционер гороха А. Эглитис во 2-м гибридном поколении констатировал признак неосыпаемости. В научном отчете за 1954 г. он дает следующую характеристику этого признака: "Особенно интересной и перспективной является гибридная форма гороха, полученная от скрещивания разновидностей вителлиnum и коронатум. Горошины у растений этой формы держатся крепко и не высыпаются даже из раскрытых стручков. Особенность этого явления состоит в том, что в силу глубоких анатомических изменений в строении семяножки - фуникулуса и рубчика зерна произошло их прочное срастание. Микроскопическое исследование показало, что фуникулус потерял свою обычную воронкообразную форму, а рубчик - двухслойный палисадный эпидермис, причем место их срастания плотно заполнено меристемной тканью. Проведенная лабораторная проверка прочности срастания показала, что горошины оторвались от стручков только при нагрузке гириями от 140 до 200 г (тысячекратный вес одной горошины).

Среди потомств невысыпающего гороха (форме дано научное название "тенакс", что обозначает - крепкодержась, невысыпающаяся) имеются штамбовые - со скученным соцветием в верхушечном зонтике и утолщенным стеблем, полуштамбовые, у которых бобы собраны в верхушечной части стебля, и формы с восковым зерном. Этот материал является ценным в отношении выращивания пригодного для механизированной уборки комбайном сорта гороха. Горох невысыпающей формы может вызревать до полного подсыхания на корню».

По селекции сортов гороха с неосыпающимися семенами А. Эглитис работал до 1958 года включительно. В 1959 г. вышел сборник трудов Приекульской станции «Par augstām ražām» («За высокие урожаи») на латышском языке, в котором помещена его статья «Селекция и семеноводство зернобобовых культур» [1] с подробным резюме на русском языке. В статье впервые сообщается об обнаружении мутации неосыпаемости. Фамилия А. Эглитиса в сборнике была обрамлена траурной рамкой...

Из статьи А. Апиниса далее следует:

«В дальнейшем под руководством селекционера А. Розентала работа с неосыпающимся горохом в значительной степени усилилась. Потомство выдвинутых лучших гибридов - 349 /Приекульский 6 х (Grop Tenax)/ 350, (Tenax х Grop), 361 /Приекульский 105 х (Приекульский 6 х Tenax)/ 366 (Tenax х Vitellinum), 407(Приекульский 6 х Tenax 2) – отличалось высокой продуктивностью. Однако в конкурсном сортоиспытании дали урожай зерна на 10-20% ниже стандартных сортов - Горсдаг-3 и Стендский Геро. Семенные и столовые качества, рост вегетативной массы и скороспелость тоже не удовлетворяли.

В 1963-1968 гг. проводился более целесообразный подбор родительских пар и создание сложных гибридов. Потомство гибридов, созданное путем отбора элитных растений путем индивидуального отбора - 374 (Solo х Tenax), 368-3 /Greitukas II х (Приекульский 182 х Tenax)/, 459-12 / (Приекульский 301 х Tenax) х (Приекульский 137 х Tenax)/, 473-2 (Grop х Tenax) х/Стендский Геро х (Приекульский 91 х Tenax)/, 527-2-7 (Виктория х Приекульский 374-4) оказалось более продуктивным, с лучшими показателями элементов урожайности, чем у упомянутых "простых" гибридов. Так, в 1964 г. в конкурсном сортоиспытании сложный гибрид 368-3 дал 22,9 ц/га зерна или на 2,2 ц/га выше стандарта Стендский Геро. В 1966 г. гибрид 459-12 дал 26,4 ц/га зерна, превысив стандарт Горсдаг-3 на 2,5 ц/га. Очень перспективным казался также низкорослый неосыпающийся сложный гибрид 473-2 с полуфасцированным стеблем и высокой продуктивностью зерна и зеленой массы; однако у него зерна даже в фазе полной спелости не были отделимы от стручков даже при уборке комбайном с нормальными оборотами молотильного барабана, и поэтому его пришлось выбраковать. Семяножка и рубчик зерна должны быть крепкими, но не чрезмерно развитыми»

На русском языке первую информацию о неосыпающемся горохе опубликовал А.Я. Розентал [2,3], но имя А. Эглитиса в этих статьях не упоминалось. Поэтому сложилось мнение, что первооткрывателем признака является А.Я. Розентал. Тем более что он очень много сделал для вовлечения доноров неосыпаемости в селекционный процесс, рассылки перспективных линий научно-исследовательским институтам и селекционным станциям страны, для пропа-

ганды нового направления в селекции гороха.

В.В. Хангильдин [4] установил моногенный рецессивный характер наследования признака неосыпаемости семян гороха и обозначил его символом **def** (**development funiculus**). Ген локализован в дистальной части 6-ой хромосомы на расстоянии 14 морганид от гена окраски рубчика семени **pl**. Позднее Н.А.Соболев [5] подтвердил генетическую характеристику признака неосыпаемости семян, но предложил для него символ **tx** (**tenax**). По праву приоритета в генетической литературе сохранилось обозначение **def**.

В.В. Хангильдин обратил внимание на то, что семяножка является частью семенной оболочки, которая принадлежит материнскому растению – спорофиту. Поэтому при скрещивании **Def** × **def** гибридные семена F_1 имеют опадающий фуникулус, а в обратной комбинации – признак неосыпаемости. Семенная оболочка цветковых растений вообще и гороха в частности, происходит от оболочки спорангия споровых растений. На рисунке представлен цикл развития папоротника. Спорангий располагается в сорусе на спороножке. Споры распространяются путём вскрытия оболочки спорангия. Мутация формирования отделительного слоя между спороножкой и собственно спорангием в эволюции споровых растений если и возникала, то она должна была быстро элиминироваться, так как препятствовала расселению спор и, следовательно, выживанию вида.

А вот у семенных папоротников, от которых, как утверждают А.Л. Тахтаджян и его последователи, произошли покрытосеменные, должен был выработаться механизм расселения семян (строго говоря, это были ещё не семена, а семязачатки) путём

их отделения от материнского растения. Тогда и возник «ген **осыпаемости** семян», который формирует разделительный слой между семяножкой и семенной оболочкой. А было это, по мнению палеоботаников, в девонском периоде палеозойской эры, почти 400 миллионов лет назад, когда, собственно, и появились семенные папоротники.

Берём на себя смелость утверждать, что доминантный аллель гороха **Def** является ортологом прапредкового гена осыпаемости семян семенных папоротников, а рецессивный аллель **def** блокирует его действие. Причём он не обуславливает «**прочное срастание фуникулуса и рубчика семени**», как утверждают все названные исследователи этого признака (они и так не были разъединены), а лишь сохраняет первоначальную целостность ткани семяножки и семенной оболочки. Иначе, каким же чудодейственным способом мог бы осуществляться транспорт ассимилятов в развивающееся семя, если бы оно до момента созревания было **отделено от семяножки**.

Признак неосыпаемости плодов отмечен и у гречихи [6], но он контролируется двумя рецессивными аллелями, один из которых, по-видимому, связан с плодовой оболочкой, а второй – с семенной. Надо полагать, что гомологичные параллели можно обнаружить и у других видов.

А.М. Шевченко [7] констатировал случаи обратного мутирования **def**→**Def** у растений гороха. Практика работы селекционеров и семеноводов подтвердила это наблюдение. Однако экспериментальные данные по частоте мутаций и её связи с генотипом или условиями выращивания нам не известны. В первичном семеноводстве неосыпающихся сортов необходим контроль за признаком неосыпаемости семян.

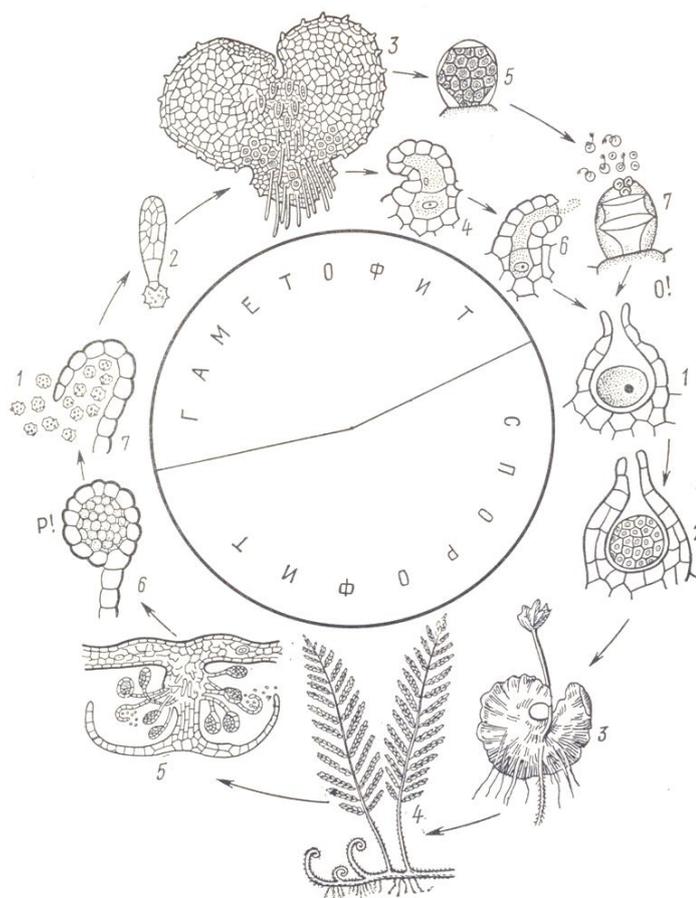


Рисунок – Цикл развития папоротника

Гаметофит:

1 – споры, 2 – развитие заростка, 3 – заросток, 4 – архегоний, 5 – антеридий, 6 – зрелый архегоний, 7 – зрелый антеридий, 0! – оплодотворение.

Спорофит:

1, 2 – начальная стадия развития спорофита, 3 – молодой спорофит, 4 – взрослый спорофит, 5 – сорус в продольном разрезе, 6 – спорангий, 7 – раскрывшийся спорангий, p! – редукционное деление. (По С.А. Шостаковскому, 1971 г.)

С механизмом распространения спор спорангием связана выделенная В.В. Хангильдиным [8] спонтанная мутация **cra** (**cracking**), вызывающая растрескиваемость семенной кожуры у гороха. Этот признак с пенетрантностью около 70% обнаружен нами в рассечённолисточковом мутанте. Путём гибридизации с образцами, имеющими ненарушенную семенную оболочку, и отбора получены линии этого морфотипа, свободные от нежелательного признака. У не-

которых других сортообразцов гороха семена с растрескивающейся семенной оболочкой встречаются в единичных случаях. У гречихи также описаны формы с лопающимися плодами. [9].

В литературе нет единого мнения о влиянии признака неосыпаемости на урожайность семян и на величину их потерь от осыпания. Бесспорно, аллель **def**, как и всякий вновь проявившийся в геноме рецессивный ген, нарушает сложившиеся регуля-

торные связи, что может привести к снижению семенной продуктивности. Отмечено, например, что в гибридных популяциях у растений с отделяющейся семяножкой в формировании урожайности равный вклад вносят 3-4 признака, а у растений с неосыпающимися семенами только два: число продуктивных узлов и масса одного семени [10]. Некоторые исследователи [11, 12] у последних наблюдали уменьшение числа бобов на растении и числа семян в бобе при одновременном увеличении массы семени, что, по мнению В.В. Хангильдина, обусловлено повышением аттрагирующей способности развивающихся семян вследствие чрезмерного развития семяножки. Но вполне возможно, что это связано и с продолжительностью поступления запасных веществ в семя. У семян с отделяющейся семяножкой этот процесс прекращается с образованием разделительного слоя, а у неосыпающихся длится дольше.

В наших опытах 30-летней давности (результаты публикуются впервые) мы наблюдали различную реакцию гибридных растений на наличие признака неосыпаемости семян в зависимости от компонентов скрещивания (таблица). В F₃ прямых и обратных скрещиваний сортов Неосыпающийся 1 (**def**) и Сокол (**Def**) растения с признаком неосыпаемости по семенной продуктивности уступали растениям с отделяющейся семяножкой. А в комбинациях с сортами Ворошиловградский юбилейный (**def**) и Альбатрос (**Def**), а также Марс 1 (**def**) и Флаванда (**Def**), наоборот, более продуктивными были растения с неосыпающимися семенами. Однако, во всех случаях последние превышали альтернативные растения по массе семени, но снижали число семян в бобе. По остальным элементам продуктивности достоверных различий нами не обнаружено.

В комбинациях с участием сортов Неосыпающийся 1 и Сокол, а также Ворошиловградский юбилейный и Альбатрос отмечен реципрокный эффект по всем представленным показателям. Причём различия обусловлены всем генотипом компонентов скрещивания и с аллелем **def** не связаны. При скрещивании сортов Марс 1 и Флаванда достоверной разницы между прямой и обратной комбинациями не установлено.

Полученные нами результаты, а также опыт других селекционеров, дали основание сделать вывод, что при удачном подборе компонентов скрещивания, оптимизации генотипической среды и восстановлении гомеостаза возможно создание высокоурожайных, конкурентоспособных сортов гороха с неосыпающимися семенами.

Подтверждением этого могут служить такие выдающиеся сорта, как Неосыпающийся 1, Труженик, Орловчанин, Норд, Батрак, Мультик, Казанец, Аксайский усатый 5 и многие другие.

По приблизительным оценкам потери от осыпания семян традиционных сортов гороха в период уборки двухфазным способом составили 20-25% от биологического урожая, а при неблагоприятных погодных условиях – 50% и более [13]. Поэтому после создания первых неосыпающихся сортов предлагалось перевести всю селекцию этой культуры на неосыпающуюся основу.

Таблица. – Семенная продуктивность растений в F₃ гибридных комбинаций с участием признака неосыпаемости семян (ВНИИЗБК, 1983)

Сорта, комбинации	Масса семян с одного растения, г			Число семян в бобе, шт.			Масса 1000 семян, г		
	Def	def	НСР* ₀₅	Def	def	НСР* ₀₅	Def	def	НСР* ₀₅
Неосыпающийся 1	-	2,74	-	-	2,68	-	-	202,6	-
Сокол	3,38	-	-	2,42	-	-	221,4	-	-
Неосып. 1 × Сокол	3,07	2,84	0,11	2,80	2,48	0,12	201,9	226,9	13,3
Сокол × Неосып. 1	2,69	2,45	0,11	2,34	2,12	0,09	219,1	238,9	15,5
НСР** ₀₅	0,17	0,14	-	0,11	0,12	-	19,3	21,9	-
Ворошиловградский юбилейный	-	2,39	-	-	2,44	-	-	210,5	-
Альбатрос	2,86	-	-	3,08	-	-	191,3	-	-
Ворошилов.юбил. × Альбатрос	2,40	2,54	0,10	3,17	2,51	0,18	188,7	220,5	12,9
Альбатрос × Ворошилов.юбил.	3,20	3,34	0,14	2,83	2,62	0,12	207,5	222,4	14,7
НСР** ₀₅	0,13	0,15	-	0,19	0,18	-	17,5	25,3	-
Марс 1	-	3,94	-	-	3,41	-	-	240,6	-
Флаванда	3,64	-	-	3,37	-	-	220,3	-	-
Марс 1 × Флаванда	3,55	4,13	0,21	3,47	3,08	0,25	215,3	263,1	22,6
Флаванда × Марс 1	3,53	3,90	0,17	3,41	3,25	0,19	227,7	250,9	18,4
НСР** ₀₅	0,24	0,29	-	0,15	0,23	-	21,3	23,2	-

Примечания: * НСР₀₅ между показателями растений с неосыпающимися семенами и с отделяющейся семяножкой (фактор А);

** НСР₀₅ между сортами и комбинациями внутри групп растений по признаку неосыпаемости семян (фактор Б).

Многолетние исследования, проведённые В.И. Летуновским в разных регионах страны позволили установить, «что после наступления полной спелости бобы у гороха, вопреки бытующему мнению, не расстрескиваются, семена не осыпаются в течение довольно долгого времени: 10-15 и более дней. Естественные потери семян у растений гороха на корню в это время могут наблюдаться лишь в случае наступления экстремальных условий: град, сильный ливень, резкое повышение температуры до 35-40°C в сочетании с низкой относительной влажностью воздуха (10-15%). Однако такие условия в основных зонах производства гороха бывают нечасто» [13]. Были выявлены сорта с отделяющейся семяножкой сопоставимые по устойчивости к осыпанию семян с неосыпающимися сортами: Малиновка, ПСС-2-1507, Солара, Битюг, Каунтес. Они могут с успехом возделываться при исполь-

зовании прямого комбайнирования на уборке.

В связи с этим, традиционные сорта с отделяющейся семяножкой сохранили своё право на существование. В Госреестре селекционных достижений, допущенных к использованию в РФ на 2013 год из 129 сортов гороха почти половина (60-46,5%) имеют признак неосыпаемости семян. В дальнейшем зарубежье, однако, он не нашел применения вероятно потому, что остаток семяножки несколько ухудшает товарный вид семян.

Таки образом, обнаруженный в 1952 г. латвийским селекционером А.Эглитисом признак неосыпаемости семян гороха в оптимальной генотипической среде не влияет отрицательно на семенную продуктивность растения. В Российской Федерации с её сложными климатическими и погодными условиями неосыпающиеся сорта гороха должны возделываться наравне с традици-

онными с целью стабилизации валовых сборов зерна. Урожай сортов гороха на зерно, как для продовольственных, так и для кормовых целей используется в переработанном виде. Поэтому товарный вид семян имеет второстепенное, чисто эстетическое значение.

Литература

1. Eglitis A. Pakšaugu sēlēkcija un sekļkopība // «Par augstām ražām», Rīgā, 1959.-S. 61-68.
2. Розентал А.Я. К вопросу селекции неосыпающегося гороха // Селекция и семеноводство полевых культур.– Минск, 1965.–С. 160-163.
3. Розентал А.Я. Новая форма гороха // Бобовые и зернобобовые культуры.– М.: «Колос», 1966.–С. 73-76.
4. Хангильдин В.Х., Хангильдин В.В. Некоторые результаты генетических исследований с горохом // Труды Башкирского НИИСХ.–1969.–Т. 3.– С. 40-61.
5. Соболев Н.А. Особенности наследования признака прочного срастания семножки с семенем у гороха // Бюллетень НТИ ВНИИЗБК.– Орёл, 1975. – С. 41-45.
6. Fesenko Ivan N. Non-shattering accession of *Fagopyrum tataricum* Gaertn. carry recessive alleles at two loci affecting development of functional abscission layer//Fagopyrum, 2006.–№ 23.–Р. 7-10.
7. Шевченко А.М. Наследование признака неосыпаемости семян гороха // Селекция и семеноводство.– 1979.–№ 2.–С. 15-16.
8. Хангильдин В.В. Генетика признаков//Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые.– Л.: Агропромиздат, 1990.–С. 61.
9. Фесенко Н.В. Селекция и семеноводство гречихи.– М.: «Колос», 1983.–192 с.
10. Дебелый Г.А., Цакашвили Б.Н. Комбинационная способность гороха с обычными и неосыпающимися семенами // Сборник научных трудов НИИСХ ЦРНЗ, 1983.– С. 181-183.
11. Хангильдин В.В., Нуриахметов Д.Ф. Исследование новых мутантных генов у гороха посевного. Сообщение III. Эффект гена неосыпаемости **def** на комбинационную способность, семенную продуктивность растения и гомеостаз в системе тестерных скрещиваний // Генетика.–1988.–Т. XXIV.– № 2.–С. 298-305.
12. Вербицкий Н.М. Селекция гороха в условиях Северного Кавказа. – Ростов-на-Дону, 1992.–259 с.
13. Летуновский В.И. Уборка гороха – теория и практика // Совершенствование селекции и технологии возделывания зерновых бобовых и крупяных культур: сб. науч. тр. ВНИИЗБК.– Орёл, 1992.– С. 211-221.

NONSHATERING ATTRIBUTE OF PEAS SEEDS

A.N. Zelenov

State Scientific Institution the All-Russia Research Institute of Legumes and Groat Crops

The assumption is made that the attribute of nonshattering of seeds of peas found by the Latvian breeder A.Eglitis together with funicle is homologous to sporange of sporophytes. Experimental data and selection practice showed possibility of release of nonshattering varieties with productivity at level of the traditional varieties. Specificity of formation of frame of elements of seed production of nonshattering varieties is thus noted.

Key words: peas, homologous attributes, breeding, productivity, seeds, funicle, nonshattering.