
Теорія, методи і практичні аспекти інтродукції рослин

УДК 633.581.192:581.522

А.В. ЖЕЛЕЗНОВ, Л.П. СОЛОНЕНКО, Н.Б. ЖЕЛЕЗНОВА, Н.В. БУРМАКИНА

Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской Академии наук
Россия, 630090 г. Новосибирск, просп. акад. Лаврентьева, 10

ЭФФЕКТЫ ИНБРИДИНГА И ГЕТЕРОЗИСА У АМАРАНТА (*AMARANTHUS L.*) И ПУТИ ИХ ВОЗМОЖНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Одним из методов успешной интродукции и селекции амаранта — ценной кормовой, пищевой и декоративной культуры — является создание сложных гибридных популяций на основе генетически однородных линий. Коллекция таких линий была получена в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН (около 800 линий 4–6-го поколения). В семенах амаранта определено содержание общего белка, масла, лизина. Изучен ряд морфологических и хозяйственно-ценных признаков. Комбинационная способность линий оценена по величине гетерозиса. Создание синтетических популяций на основе самоопыляемых линий с высокой общей комбинационной способностью является одним из путей дальнейшего улучшения этой культуры.

Амарант — ценное кормовое, пищевое, лекарственное и декоративное растение — является, как показано в наших работах, перспективной культурой для Западной Сибири. Адаптационные возможности амаранта настолько велики, что он расселился по всему миру. Наши испытания коллекции 20 видов амаранта, состоящей из 90 образцов различного географического происхождения, показали, что некоторые виды могут расти в Сибири, даже в ее северных районах, например, в Якутии. Некоторые образцы амаранта дают урожай зеленой массы 70—80 т/га и могут быть использованы для создания сортов кормового направления [2, 3]. На основе образца из Таджикистана к-40197 (*Amaranthus cruentus L.*) создан первый в Сибири сорт амаранта — Чергинский, который отличается сравнительно высоким урожаем зеленой массы, скороспелостью, устойчивостью к полеганию и неблагоприятным факторам [4].

Для улучшения культуры амаранта необходимо совершенствовать методы акклима-

тизации этого растения. Один из таких методов — создание сложно-гибридных популяций на основе генетически однородных линий. Коллекция таких линий создана в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН на основе различных видов амаранта путем многократного инбридинга (*A. cruentus L.*, *A. caudatus L.*, *A. lividus L.* и *A. hypochondriacus L.*). Получены линии 4—6-го поколений, общая численность которых к настоящему времени составляет 800.

Цель нашей работы — дать характеристику коллекции самоопыленных линий амаранта и показать эффективность инбридинга и гетерозиса для создания генетического разнообразия амаранта на этапе его интродукции.

Материал и методы

Материалом для исследования послужила коллекция образцов амаранта различного географического происхождения, полученная из Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова.

Многочисленными исследованиями [5, 8, 9, 11] показано, что амарант является перекрестноопыляемой культурой с разной

степенью ауткроссинга. Это послужило основанием для создания коллекции самоопыленных генетически однородных линий амаранта. С этой целью на соцветия надевали изоляторы, изготовленные из бязи, размером 30×100 см. Изоляцию проводили в период полного формирования соцветий, до начала их цветения. Заключенное в изолятор соцветие подвязывали к кольшыку. Для того чтобы предотвратить попадание насекомых, стебель растения обертывали ватой. Изоляторы оставались на растениях до уборки урожая. Осенью растения срезали, высушивали, освобождали от изоляторов и обмолачивали. На следующий год потомство каждого растения высевали в отдельный ряд. В стадии выбрасывания соцветий отбирали 2—3 растения для изоляции. Эту процедуру проводили ежегодно в течение 6 лет. Линии становились однородными по многим признакам. После 4 последовательных самоопылений признаки полученных линий были изучены соответствующими методами [1, 7].

Поскольку амарант может быть использован как источник сырья для получения масла, высокоценного растительного белка и других биологически активных веществ,

нами проводилось также изучение содержания масла, белка и лизина в семенах амаранта.

Результаты исследований и обсуждение

Вегетационный период является одним из наиболее важных признаков успешной интродукции растений, так как формы, не созревающие в новых условиях, не могут дать семенного потомства и, следовательно, подлежат выбраковыванию.

В наших исследованиях о вегетационном периоде самоопыленных линий судили по продолжительности периода от всходов до полного цветения (табл. 1). Показано, что в процессе принудительного самоопыления появлялись линии как с более, так и с менее продолжительным периодом вегетации по сравнению с исходной формой. Данные табл. 1 также свидетельствуют о том, что длительность вегетационного периода линий в значительной степени определяется скороспелостью или позднеспелостью исходной формы. Так, длительность вегетационного периода линий, для которых исходной формой послужил образец к-61 (*A. hypochondriacus*) с вегетационным периодом 99 дней, варьировала в пределах от 80 до

Таблица 1. Соотношение линий с различным вегетационным периодом, %

Вид и номер исходного образца	Вегетационный период исходного образца, дни	Вегетационный период линий, дни																
		67	68	69	71	72	73	77	78	79	80	81	85	86	87	90	91	94
<i>A. hybridus</i> , к-63	73	14,0	0	0	16,6	0	0	0	0	0	18,9	0	11,2	8,2	0	16,7	0	14,4
<i>A. hybridus</i> , к-38	67	4,5	3,1	29,3	0	4,5	22,7	13,6	4,5	4,5	9,1	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. lividus</i> , к-57	69	20,0	0	60,0	20,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. cruentus</i> , к-25	90	0	0	100,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. cruentus</i> , к-27153	67	25,0	0	75,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. hypochondriacus</i> , к-61	99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10,5	12,8	0	42,1	21,1	5,2	5,3	0

91 дня, а у линий, полученных на основе образца к-38 (*A. hybridus L.*) с вегетационным периодом 67 дней, — от 67 до 80 дней. Но в обоих случаях появлялись линии более скороспелые, чем исходные формы. Общий результат многократного принудительного самоопыления различных форм амаранта — создание разнообразия по такому важному признаку, как продолжительность вегетационного периода, является основой для отбора интродуцентов с оптимальными сроками созревания семян.

Для сравнительного анализа самоопыленных линий были использованы следующие признаки: высота растений, длина соцветий, количество пазушных побегов, масса семян с одного растения и масса 1000 семян (табл. 2). Выявлена различная реакция образцов на принудительное самоопыление. Если у линий, полученных из образцов к-63 (*A. hybridus*) и к-57 (*A. lividus*), наблюдалось снижение средних показателей по всем изученным признакам, то линии с исходными образцами к-25 (*A. cruentus*) и к-27153 (*A. cruentus*), наоборот, имели более высо-

кие средние показатели всех признаков в сравнении с исходными формами. Но это не означает, что линии не подвергались инбредной депрессии. Более половины линий были депрессированы в той или иной степени по многим признакам, о чем свидетельствуют лимиты (см. табл. 2). Среди самоопыленных потомств разных поколений инбридинга наблюдали отдельные сильно ослабленные растения с мелкими листьями, часто с различной степенью недостатка хлорофилла. Как правило, такие растения имели укороченные междоузлия, ослабленную конституцию, стерильные соцветия и пониженную плодовитость. Все обнаруженные аномалии условно можно сгруппировать следующим образом:

1. Ослабленная конституция растений.
2. Полная или частичная стерильность соцветий.
3. Отклонения, связанные с хлорофиллом.
4. Аномалия структурного порядка.

Частота встречаемости выщепенцев в различных потомствах была разной и колебалась от 0,7 до 8,3 %. Это свидетельствует о

Таблица 2. Изменчивость самоопыленных линий по некоторым признакам в зависимости от исходного образца

Признак	К-57 (<i>A. lividus</i>)			К-25 (<i>A. cruentus</i>)			К-27153 (<i>A. cruentus</i>)			К-63 (<i>A. hybridus</i>)		
	Исходная форма	Линии		Исходная форма	Линии		Исходная форма	Линии		Исходная форма	Линии	
		$\bar{S} \pm s$	C.V.		$\bar{S} \pm s$	C.V.		$\bar{S} \pm s$	C.V.		$\bar{S} \pm s$	C.V.
Высота растений, см	153±36	140±3,5 128–146	1,6	139±4,0	143±5,3 125–153	9,0	140±5,0	147±1,6 153–142	2,7	149±7,3	151±4,8 136–165	7,8
Длина соцветия, см	50±36	42±3,8 37–45	9,1	47±3,3	51±1,1 49–53	5,4	36,±2,7	45±2,9 37–52	5,0	50±4,2	41±3,4 30–55	20,5
Количество пазушных побегов, шт.	2,0±0,5	1,4±0,3 0,5–2,2	50,0	2,5±0,5	2,9±0,4 1,5–3,6	34,1	0,8±0,3	2,6±0,6 1,3–4,6	43,0	2,8±0,5	1,8±0,1 1,3–2,2	19,4
Масса семян с одного растения, г	0,32±0,2	0,49±0,1 0,32–0,79	44,6	0,43±0,1	0,57±0,1 0,32–0,62	44,4	0,44±0,3	0,52±0,2 0,06–1,12	84,6	0,72±0,2	0,56±0,06 0,04–2,16	28,6
Масса 1000 семян, г	0,68±0,4	0,64±0,1 0,62–0,68	27,9	0,43±0,3	0,56±0,1 0,43–0,64	64,3	0,72±0,4	0,68±0,1 0,52–0,72	14,3	0,54±0,4	0,55±0,1 0,52–0,62	32,7

Примечание. В числителе приведено среднее значение признака; в знаменателе — минимальное и максимальное значения.

Таблица 3. Характеристика сорта амаранта Янтарь

Показатель	Янтарь	Чергинский, St	Отклонение от St, %
Урожайность зеленой массы, ц/га	483,0	407,0	+ 18,7
Выход сухого вещества, ц/га	104,7	90,2	+ 16,0
Урожайность семян, ц/га	16,0	13,6	+ 17,6
Высота растений, см	173,0	156,0	+ 10,8
Вегетационный период, дни	106,0	99,0	- 7,0
Устойчивость к засухе, балл	3,8	3,9	- 2,6
Содержание сырого протеина, %	13,3	13,1	+ 1,5
Содержание сахара в зеленой массе, %	0,78	0,49	+ 59,2
Содержание лизина, г / 100 г зерна	0,43	0,33	+ 30,3
Содержание белка в зерне, %	18,2	14,5	+ 25,5
Содержание масла в зерне, %	9,7	5,7	+ 70,1
Содержание сквалена в масле, %	9,7	4,9	+ 97,9

том, что выщепляющиеся летальные и полuletальные признаки носят наследственный характер. Инбридинг дает возможность обнаружить эти признаки и отбраковать их как нежелательные, отягощающие популяцию.

Вместе с тем, данные табл. 2 свидетельствуют о значительной изменчивости линий, особенно по таким признакам, как количество пазушных побегов, масса семян с одного растения, масса 1000 семян. По этим признакам коэффициенты изменчивости достигали 50 %.

Наблюдалась также большая изменчивость изученных биохимических показателей. Так, среднее содержание масла в семенах *A. hypochondriacus* составляет 5,2%, а у линий этого же образца оно варьирует в пределах от 4,2 до 7,5%. Содержание лизина — аминокислоты, лимитирующей питательную ценность растительных белков, — у различных линий *A. lividus* варьировало

от 300 до 700 мг на 100 г семян. Размах изменчивости по некоторым из изученных линий был существенно большим по сравнению с межвидовой изменчивостью. Например, различия в содержании белка в семенах на межвидовом уровне составили 2 %, а на межлинейном: 5% — у *A. paniculatus* L., 6% — у *A. lividus*, 2,5% — у *A. caudatus*.

Одно из важнейших свойств любой самоопыленной линии — ее комбинационная способность. Поэтому наряду с изучением хозяйственно-ценных признаков в системе поликроссных скрещиваний была изучена комбинационная способность 36 линий, созданных на основе образца белозерного *A. hypochondriacus*. Было установлено, что величина гетерозиса у поликроссных потомств варьировала в широких пределах по каждому изученному признаку. Максимальная величина гетерозиса составила: по высоте растений — 31,5%, урожаю зеленой массы — 87,8%, длине соцветий — 42,2%, семенной продуктивности — 28,6%, массе 1000 семян — 22,0% [6]. Следует подчеркнуть, что отдельные линии имели высокую комбинационную способность не по одному, а по 3—4 признакам.

На основе линий были созданы сложногобридные популяции, одна из которых стала исходной формой для нового сорта Янтарь. В 2006 г. этот сорт был включен в Государственный реестр селекционных достижений и предложен к районированию в 5 областях Западной Сибири и Алтайском крае. Основные параметры этого сорта приведены в табл. 3. Из данных табл. 3 видно, что сорт Янтарь превосходит стандартный сорт Чергинский по всем показателям. Отличительная особенность сорта Янтарь — высокое содержание масла (9,7% против 4,7% у стандарта) и сквалена в масле (соответственно 9,7 и 4,9%).

Амарант как новая нетрадиционная для России культура пока недостаточно изучен в отношении его реакции на инбридинг и гетерозис. Применяя инбридинг, можно полу-

чить линии с различным комплексом признаков и свойств, стабильно передаваемых из поколения в поколение. При этом инбридинг выполняет двойную роль. С одной стороны, он выступает как анализатор популяций растений, с другой — как закрепитель вновь появившихся признаков. Поиск эффективных методов селекции амаранта является крайне актуальным, так как создание высокопродуктивных сортов будет способствовать расширению площадей под его посевами. А это открывает перспективы для решения многих вопросов кормопроизводства, производства продуктов питания и лекарственных средств.

Использование инбридинга в селекции амаранта стало возможным после того, как было установлено, что большинство видов амаранта имеют смешанный тип опыления и относятся к группе растений, которые Кауфман [10] описал как частично перекрестноопыляемые, такие как кукуруза, бобы, жемчужное просо. Из этого следует, что к амаранту могут быть применены методы гетерозисной селекции. Наши данные убедительно показали, что метод инбридинга в сочетании с гибридизацией самоопыленных линий является высокоэффективным для культуры амаранта. Созданная серия самоопыленных линий с ценными хозяйственными и биологическими признаками, в том числе с высокой комбинационной способностью, была включена в генофонд амаранта, который поддерживается и изучается в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН.

Выводы

1. У амаранта можно получить генетически однородные линии, различающиеся по многим морфологическим, биохимическим и хозяйственным признакам.

2. Доказана эффективность гетерозисной селекции в улучшении культуры амаранта, основанной на сочетании инбридинга и гибридизации — двух противоположно направленных процессов, ведущих вначале к

гомозиготности, а затем к новому уровню гетерозиготности, обеспечивающей гетерозисный эффект.

1. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. и др. Методы биохимического исследования растений. — Л.: Агропромиздат, 1987. — 429 с.

2. Железнов А.В., Железнова Н.Б., Колосова Л.Д., Шишкалова Н.М. Изучение исходного материала для селекции амаранта в условиях среднегорья Алтая // Генетика хозяйственно-ценных признаков высших растений. — Новосибирск, 1990. — С. 200—221.

3. Железнов А.В., Железнова Н.Б., Колосова Л.Д., Шумный В.К. Перспективы возделывания амаранта на кормовые цели и семена // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1989. — № 4. — С. 49—53.

4. Железнов А.В., Железнова Н.Б., Шишкалова Н.М., Митюков А.В. Изучение комбинационной ценности самоопыленных линий амаранта в системе поликроссных скрещиваний // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1996. — № 1-2 (133). — С. 59—66.

5. Железнов А.В., Железнова Н.Б., Шумный В.К. Амарант Чергинский // Селекция и семеноводство. — 1996. — № 1-2. — С. 56—58.

6. Железнов А.В., Железнова Н.Б., Шумный В.К. Анализ завязываемости семян у трех видов амаранта (*A. cruentus*, *A. caudatus* и *A. lividus*) при свободном опылении и самоопылении // Цитология и генетика. — 2001. — № 1. — С. 39—45.

7. Методические указания по проведению полевых опытов с кормовыми культурами. — М.: ВНИИ кормов, 1983. — 195 с.

8. Hauptly H., Jain S.K. Genetic variation in outcrossing rate and correlated floral traits in population of grain amaranth // *Genetica*. — 1985. — **66**. — P. 21—27.

9. Jain S.K., Hauptly H., Vaidia K.R. Outcrossing rate in grain amaranthus // *J. Heredity*. — 1982. — **73**, N 1. — P. 71—72.

10. Kaufman C.S. Grain amaranth research: An approach to the development a new crop // *Proceeding second Amaranth conference*. — Rodell Press Emmaus, 1979. — P. 81—90.

11. Khoshoo T.N., Pal M. Cytogenetic patterns in *Amaranthus* // *Chromosome Today*. — 1970. — N 3. — P. 259—267.

Рекомендовал к печати
П.А. Мороз

*А.В. Железнов, Л.П. Солоненко,
Н.Б. Железнова, Н.В. Бурмакина*

Інститут цитології та генетики Сибірського
відділення Російської Академії наук,
Росія, м. Новосибірськ

**ЕФЕКТИ ІНБРИДИНГУ І ГЕТЕРОЗИСУ
У АМАРАНТА (AMARANTHUS L.) І ШЛЯХИ
ЇХНЬОГО МОЖЛИВОГО ВИКОРИСТАННЯ
ПРИ ІНТРОДУКЦІЇ**

Одним із методів успішної інтродукції та селекції амаранту — цінної кормової, харчової та декоративної культури є створення складних гібридних популяцій на основі генетично однорідних ліній. Колекція таких ліній була отримана в Інституті цитології та генетики Сибірського відділення РАН (близько 800 ліній 4—6-го покоління). В насінні амаранту визначено вміст загального білка, олії, лізину. Вивчено низку морфологічних і господарсько-цінних ознак рослин. Комбінаційна здатність ліній оцінена за величиною гетерозису. Створення синтетичних популяцій на основі самоzapилюваних ліній з високою загальною комбінаційною здатністю є одним із шляхів подальшого поліпшення цієї культури.

*A.V. Zheleznov, L.P. Solonenko,
N.B. Zheleznova, N.V. Burmakina*

Institute of Cytology and Genetics,
Siberian Branch of the Russian Academy
of Sciences, Russia, Novosibirsk

**THE EFFECTS OF INBREEDING
AND HETEROSIS BY AMARANTH
(AMARANTHUS L.) AND THE WAYS THEIR
POSSIBLE USER AT INTRODUCTION**

One of the methods of successful introduction and selection of amaranth, which is a valuable fodder, foody and ornamental culture is obtaining of complex hybrid populations on the basis by genetically homogeneous lines. A collection of such lines was created in the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (over 800 lines of 4–6 generations of selection). Amaranth seeds were tested for total protein composition and content of oil and lysine and some morphological and economic characteristics. The combination ability of lines was judged by the degree of heterosis. It is necessary to underline that development of synthetic populations on the basis of self-fertilized lines with high combination ability is the way for further improvement of this culture.