УДК 631.527.3:633.11

Генетическая дивергенция родителей и изменчивость количественных признаков потомства. Причины несоответствия

Смиряев Анатолий Владимирович, доктор биол. наук, профессор.
Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, кафедра генетики и биотехнологии. Москва 12755, Тимирязевская ул., д. 49: тел. 4999760894; e-mail: genetics@timacad.ru

Аннотация

Рассмотрены некоторые косвенные количественные оценки генетической дивергенции родительских форм при подборе пар для скрещивания. Проверяется упрощенное представление о положительных корреляционных связях общего аллельного несходства родителей с доступной для отбора изменчивостью всех количественных признаков в потомстве. На данных полевых экспериментов и с помощью биометрико-генетического анализа выявлены возможные причины и ситуации вариабельности и разнонаправленности этих корреляционных связей.

Генетическая детерминация изменчивости количественных признаков в популяциях сельскохозяйственных растений, как правило, неизвестна и лабильна при изменении условий выращивания, а также в зависимости от генотипов родительских форм [1]. Поэтому в последние десятилетия для подбора родительских сортов, нацеленного на увеличения полезной для отбора изменчивости по количественным признакам у потомства, используют различные оценки генетической дивергенции родителей т.е. несходства их аллельного состава. В частности, для косвенной оценки обобщают в одно число-метрику фенотипическое несходство в проявлении комплекса количественных признаков пары родительских генотипов: с помощью метрик Махаланобиса, евклидова расстояния, несходства формы реакции и др. [2]. Используют также метрики несходства, основанные на родословных родителей [3], их биохимических в [4] и молекулярных [5, 6] маркеров и т.д.

Упрощенно предполагается: чем более несходен общий аллельный состав родительских форм, тем шире полиморфизм популяции потомства по генам, определяющим изменчивость любого количественного признака. Это

должно проявляться, например, в увеличении среднеквадратического отклонения каждого хозяйственно ценного признака в популяции потомства.

Цель работы – исследовать возможные причины нарушения подобных упрощенных предположений, выявленные при проверке эффективности нового биометрико-генетического метода подбора родительских пар, основанного на метрике т.н. несходства формы реакции родителей [7].

Оценка генетической дивергенции родителей по несходству их формы реакции.

Понятие несходства формы реакции генотипов и метод оценки несходства были предложены ранее [8, 9] для определения генетической дивергенции родительских генотипов. В основе экспериментальной оценки такого несходства – многократные измерения какого-либо ростового признака-индикатора несходства в онтогенезе и в разных условиях совместного испытания родителей. Для каждого родителя в каждых условиях испытания получают кривую роста этого признака. Количественно метрика парного несходства 2-х родителей равна среднему квадрату отклонений всех значений одновременно измеренного признака двух родителей от общей квадратичной регрессии относительной изменчивости этого признака [10].

Метрика несходства пары родительских сортов по форме реакции разлагается на две составляющие. Первая – для каждых условий совместного испытания (лет) оценивает «негладкость» кривой роста признака одного сорта относительно другого в онтогенезе; оценки «негладкости» кривых затем суммируется по годам. Вторая оценивает степень «расхождения» кривых относительного роста пары сортов для разных лет.

В качестве примера на рис. 1 представлены экспериментальные данные – 28 измерений ростового признака «высота растений» в см. (X), полученные в онтогенезе за 3 года (1, 2, 3) совместного испытания для пар сортов озимой пшеницы. По ним оценивалось значение метрики парного несходства: а) несходство Мильтурум перерод (X_7) с Ульяновкой (X_9) и б) несходство

Мильтурум перерод с ППГ-186 (X_{13}). Для второй пары как «негладкость», так и «расхождение» кривых заметно больше по сравнению с первой парой сортов. Расчеты показали, что для второй пары значение метрики несходства было в 7 раз больше, чем для первой.

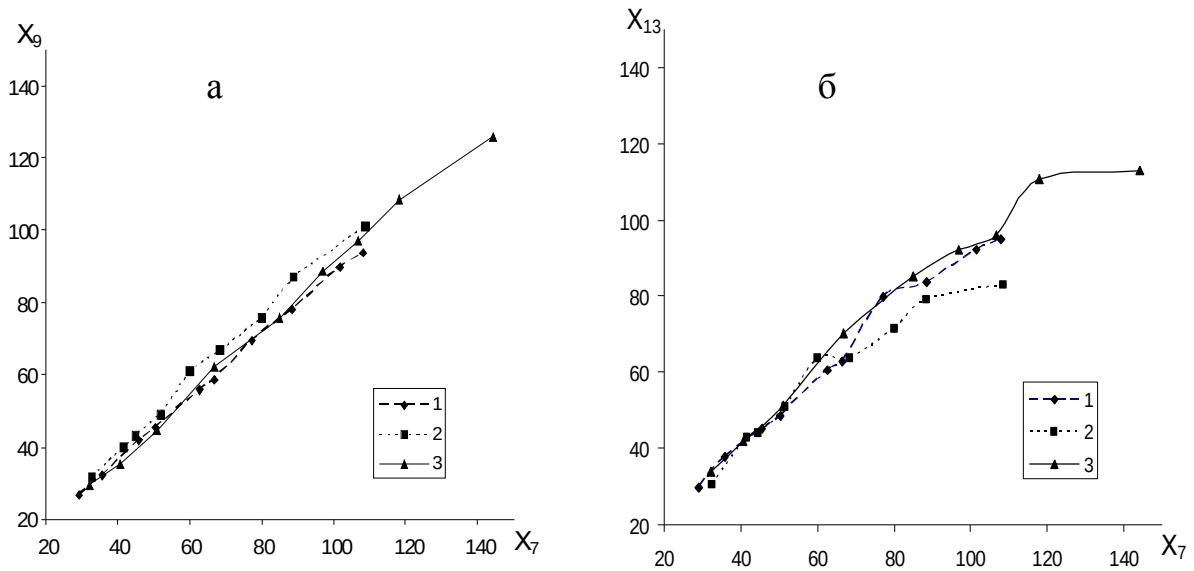


Рисунок 1. Кривые относительного роста в онтогенезе двух пар сортов (а, б) озимой пшеницы за три года полевого эксперимента [10]. Пояснения в тексте.

По признак-индикатору «высота растений» аналогичные данные были получены для всех пар 22 сортов озимой пшеницы и выявлена положительная корреляционная связь парного несходства аллельного состава 22 сортов с оценками их парного несходством по форме реакции [11]. Эту корреляцию можно объяснить следующим образом.

Каждое существенное изменение условий выращивания в полевом эксперименте вызывает отклонения скорости роста количественного признака, причем различия таких реакций двух сравниваемых сортов в онтогенезе существенно зависят от большого числа полиморфных локусов. Позже происходит частичная компенсация отклонений физиологических процессов, в том числе ростовых, но также по-разному в зависимости от аллельного состава сортов [12]. Включение в метрику несходства повторных оценок ростового признака по каждому году совместного испытания сортов отдельно увеличивает информацию о несходстве их аллельного состава по

все большему числу локусов. Это следствие т.н. переопределения генетической формулы количественного признака [1]. Таким образом, названная метрика для конкретного ростового признака (например, для многократно измеренной высоты растений) «накапливает» информацию о несходстве аллелей, проявляющемся в различии отклонений и компенсаций у двух сортов за весь период до окончания роста признака и в разных средах совместного испытания.

Проверка эффективности метрики для подбора родительских пар

Возможность использования этой метрики парного несходства родителей для прогноза разнообразия, доступного для отбора по количественным признакам в популяциях потомства, следовало проверить на основе экспериментальных данных. В качестве материала использовали 6 родительских форм мягкой яровой пшеницы из коллекции системы ВИР имени Н.И. Вавилова: 1) к 58152, 2) Сибирская 3, 3) RГ 81220, 4) Planet, 5) st Mercheisto, 6) SV Sonett и 15 гибридных популяций F_3 (2009г.) и F_4 (2010г.), полученных при диаллельном скрещивании этих родительских форм.

Ранее в четырехлетнем эксперименте было оценено парное несходство формы реакции (далее метрика несходства обозначена **H**) у 6 названных родителей [10]. Полученные 15 значений **H** использовали для прогноза количественного разнообразия в 15-ти гибридных популяциях F_3 и F_4 по 11 признакам – элементам структуры урожайности. Это высота растения (далее признак имеет номер 1), длина колосового стержня главного колоса (2), продуктивная кустистость (3), число продуктивных колосков главного колоса (4), число зерен главного колоса (5), масса зерна главного колоса (6), число зерен боковых колосьев (7), масса зерна боковых колосьев (8). Кроме того, анализировали три расчетных признака: число зерен с растения (9), масса зерна с растения (10), масса 1000 зерен (11). Каждая родительская форма и гибридная популяция была представлена в каждом из 3-х повторений опытов делянкой, на которой измеряли значения признаков у 30 случайно взятых

растений.

По этим данным в каждой из 15 популяций-семей F_3 и F_4 оценивали ***m*** – среднее по растениям значение для каждого из 11-ти признаков, а также с целью экспериментальной оценки изменчивости вычисляли показатель $\sqrt{D}$ – среднеквадратического отклонения признака. Последний показатель оценивает доступное для отбора разнообразие признака в популяции. Окончательно вычисляли ***r*** – коэффициенты парной корреляции между значениями метрики-прогноза **H** для 15-ти пар родителей и 15-ю экспериментальными значениями $\sqrt{D}$ для каждого признака в их потомстве (F_3 или F_4). Результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1

Коэффициент корреляции (***r***×100) показателя $\sqrt{D}$ 11-ти признаков в 15 гибридных популяциях F_3, F_4 со значениями метрики **H** парного несходства их 6-и родительских форм (по [7] с изменениями)

Номер признака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
F_3	-2	-32	-12	-1	-4	-17	-23	-28	-4	-64*	-25
F_4	-30	9	-59*	-1	-4	-52*	-53*	-52*	-57*	-63*	52*

Примечание: * – значимо при $p<0,05$

При сопоставлении **H** с наблюдаемой изменчивостью в гибридных популяциях результаты оказались неожиданными. В F_3 единственный значимый коэффициент корреляции метрики **H** проявился с продуктивностью растений (10-й признак), причем ***r*** был отрицателен (-0,64*). В F_4 он также достоверно отрицателен (-0,63*), а корреляции с несколькими другими признаками также стали значимо отрицательными. Для них коэффициенты ***r*** имеют противоположный знак по сравнению с ожидаемым по прогнозу. Исключение составил признак 11 – масса 1000 зерен, где корреляция с **H** достоверно положительная.

Возможные причины изменчивости корреляций

Одной из основных причин вариабельности коэффициента корреляции по двум годам является сильное взаимодействие генотип-среда по каждому признаку. На рис. 2 наглядно видно, что по годам меняются не только значения, но и ранги показателя $\sqrt{D}$.

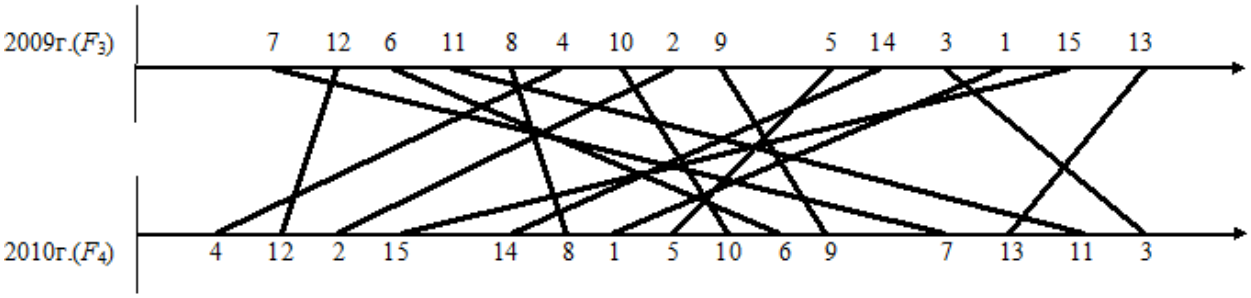


Рисунок 2. Пример изменения показателя $\sqrt{D}$ гибридных популяций по признаку 10 – масса зерна с растения за 2 года. Приведено к одному масштабу [7].

Напомним, что в отличие от показателя $\sqrt{D}$, значения метрики **H** для пар родительских форм были оценены ранее по 4-х летним данным [10] и считаются постоянными как в поколениях, так и по признакам. Поэтому наблюдаемая изменчивость рангов для показателя $\sqrt{D}$ затрудняет экспериментальную оценку по ***r*** эффективности подбора пар с помощью любой метрики, отражающей несходство аллельного состава родительских форм.

Второй причиной отсутствия значимых коэффициентов корреляции, особенно в поколении F_3 (табл. 1), может выступать разрушение сформированных удачных генетических блоков несходных родительских генотипов вследствие их гибридизации, сопровождающейся рекомбинацией. Это приводит к снижению жизнеспособности и браковке многих гибридных генотипов потомства [13, 14].

Третья возможная причина – изменения уровня остаточной гетерозиготности в 15 популяциях-семьях потомства при переходе от F_3 к F_4.

Названные причины, которые могут вызвать вариабельность или снижение коэффициентов корреляции ***r***, известны достаточно давно из литературных данных. Однако они не дают объяснения разнонаправленности корреляций по признакам, проявившейся в F_4. (табл. 1).

Причины разнонаправленности корреляционных связей прогноза с реальной изменчивостью признаков

Рассмотрим влияние на коэффициенты ***r*** эффектов генов, вызывающих скоррелированную изменчивость самих количественных признаков и отраженные в коэффициентах их корреляций. Можно выделить два основных уровня парных корреляционных связей изучаемых признаков (рис. 3): внутрисемейный и межсемейный.

Первые объясняются плейотропными эффектами генов, определяющих изменчивость признаков, и, возможно, аллоконкуренцией растений не делянке каждой популяции потомства. Для любой пары признаков в каждой из 15 семей коэффициенты корреляции оценивались по измерениям 30 растений в трех повторениях, т.е. по 90 растениям.

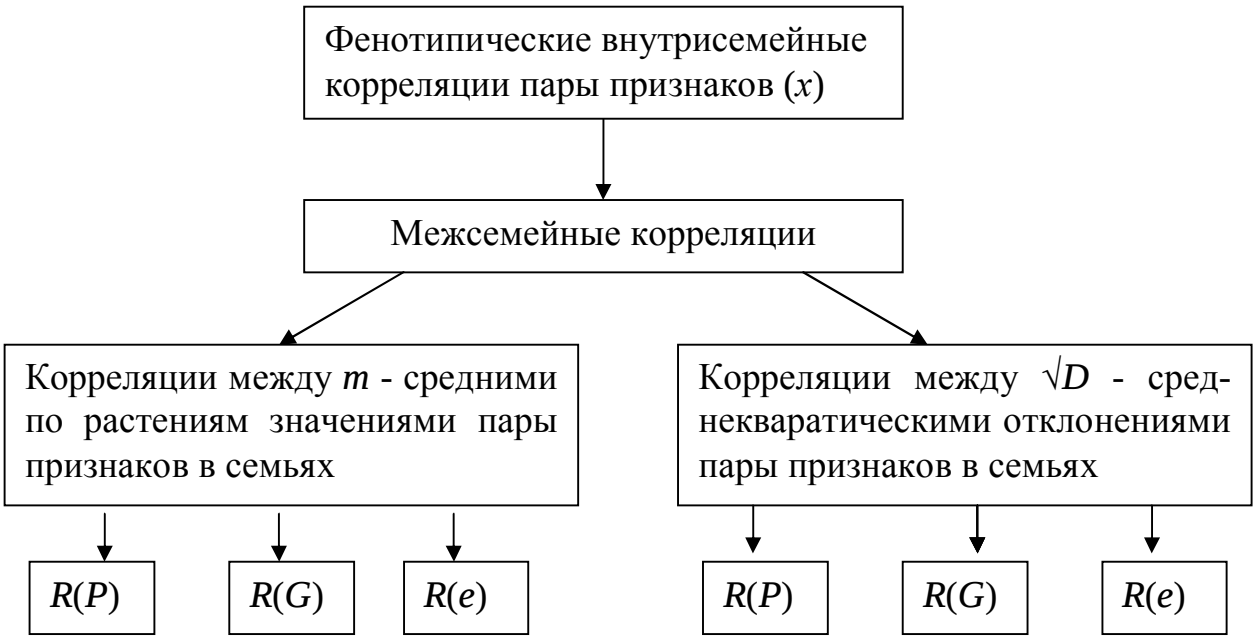


Рисунок 3. Структурная схема парных корреляций признаков. *R*(*P*), *R*(*G*), *R*(*e*) – межсемейные фенотипические, генотипические, средовые корреляции.

Вторые (межсемейные) – оценивают на основе обобщенных параметров полученных внутри каждой из 15 семей в трех повторениях: m - среднего значения признака или $\sqrt{D}$ – среднеквадратического отклонения признака. Плейотропные эффекты в этом случае влияют на межсемейные корреляции m или $\sqrt{D}$ опосредовано.

Имея данные в повторениях, каждую парную межсемейную фенотипическую корреляцию, как между 15-ю значениями m, так и $\sqrt{D}$, можно подразделить на генотипическую и средовую.

Анализ межсемейных корреляций в 2010г. [7] выявил плеяду четырех тесно коррелирующих по $\sqrt{D}$ признаков с номерами 7, 8, 9, 10: оценки $R(P)$ – парных фенотипических корреляций менялись в пределах от 0,85 до 0,98. Причем $R(G)$ – генотипические корреляции были даже несколько выше. То же относилось к корреляции этих 4-х признаков по m – средним значениям в семьях (от 0,73 до 0,98). Фактически названная группа из 4-х признаков выступает в каждой из 15 семей как один признак, т.е. их изменчивость в основном определяется одними генами. Поэтому, в частности, каждый из 4-х названных признаков в 2010г. показал сходную по величине отрицательную корреляцию $\sqrt{D}$ с **H** – показателем парного генотипического несходства родителей (табл. 1).

Корреляция **H** с $\sqrt{D}$ для 11-го признака (масса 1000 зерен), напротив, значимо положительная (табл. 1). Причем 11-й признак не коррелирует ни с одним из остальных 10. Напомним, что этот признак является вычисляемым: его значение (x_{11}) для каждого растения внутри семьи равно:

$$x_{11} = x_{10}/x_9. \qquad (1)$$

Внутрисемейные корреляции значений x 10-го признака (масса зерна с растения) с x 9-го (число зерен с растения) в пределах каждой из 15 семей также весьма высоки: от 0,83 до 0,96. Следовательно, в любой семье можно достаточно надежно выразить один признак (x_{10}) через другой (x_9):

$$x_{10} = a + b \cdot x_9 , \qquad (2)$$

где a, b - коэффициенты линейной регрессии.

Подставляя уравнение (2) в (1) и деля числитель в правой части на знаменатель, получаем:

$$x_{11} = a/x_9 + b. \qquad (3)$$

Из справочника Э. Ллойда и У. Ледермана [15] с учетом уравнения (3) получаем оценку связи параметров $\sqrt{D}$ для 9-го и 11-го признаков в пределах каждой семьи:

$$\sqrt{D_{11}} \approx a \cdot \sqrt{D_9}/m_9^2, \qquad (4)$$

где m_9 - оценка математического ожидания 9-го признака в семье.

Учитывая соотношение (4) для 15 семей в предположении слабых колебаний коэффициента a по семьям (что справедливо при тесной межсемейной корреляции между $\sqrt{D_9}$ и $\sqrt{D_{10}}$), можно сделать следующий вывод. Если при изменении $\sqrt{D_9}$ по семьям знаменатель (m_9^2) в уравнении (4) меняется скоррелированно с $\sqrt{D_9}$, но растет быстрее, чем $\sqrt{D_9}$, то уменьшение $\sqrt{D_9}$ по семьям сопровождается увеличением $\sqrt{D_{11}}$ в них. Этих условий достаточно для возникновения положительной корреляции $\sqrt{D_{11}}$ с **H** при отрицательной корреляции **H** с $\sqrt{D_9}$. Если же знаменатель в (4) растет приблизительно синхронно с числителем, то, несмотря на корреляцию $\sqrt{D_9}$ с **H**, значимой корреляции $\sqrt{D_{11}}$ с **H** не будет, т.е. связь $\sqrt{D_{11}}$ в семьях с изменением генетической дивергенцией родительских сортов не проявится ($\boldsymbol{r} \approx 0$). Этот вывод справедлив не только для метрики **H**, но и для любого другого показателя генетической дивергенции родителей.

Отметим, что из уравнения (1) следует: изменчивость 11-го признака определяется теми же генами, что 9-го и 10-го. Напомним, что два последних признака относятся к одной плеяде: они тесно коррелируют между собой как в каждой семье, так и по 15 семьям. То есть изменчивость ($\sqrt{D}$) всех трех признаков (9, 10, 11), хотя и определяется практически одними генами, но их экспрессия различается по признакам. То же относится к параметру m_9 – значению признака, среднему по растениям семьи. В пределах каждой семьи m_9 вычисляется по тем же экспериментальным

данным (измерениям x_9), что и $\sqrt{D_9}$ - среднеквадратическое отклонение признака. Поэтому изменчивость обоих параметров зависит от одних генов, но проявляющихся по-разному в m_9 и $\sqrt{D_9}$.

С помощью олигогенных биометрико-генетических моделей несложно показать, что в подобных ситуациях схемы наследования трех признаков (9, 10, 11) внутри семей различаются. Например, если в семье схема наследования для 9-го и 10-го признаков аддитивно-доминантная, то в схеме 11-го признака почти наверняка проявится эпистаз. Аналогичная ситуация для межсемейной изменчивости параметров m и $\sqrt{D}$ любого признака.

В более общем случае, без предположения о тесной корреляции по семья между $\sqrt{D_{10}}$, $\sqrt{D_9}$ и m_9, с использованием оценок из справочника [15] можно показать:

$$\sqrt{D_{11}} \approx |V_{10}-V_9| \cdot m_{10}/m_9,$$

где $|V_{10}-V_9|$ - модуль разности коэффициентов вариации 10 и 9-го признаков. При определенных вариантах совместного варьирования параметров 10-го и 9-го признаков положительная корреляционная связь $\sqrt{D_{11}}$ в семьях потомства с любым показателем генетической дивергенции родителей приведет к отрицательной связи последнего с параметрами $\sqrt{D_9}$, $\sqrt{D_{10}}$ или к отсутствию корреляционной связи с ними. Все зависит от различий экспрессии генов, определяющих изменчивость параметров m, $\sqrt{D}$, V 9-го и 10-го признаков.

Существуют и другие формы связи между исходными и вычисляемыми признаками. Например, общую массу растения (x_0) можно вычислить как сумму массы (x_1) полезной части, например колоса, и остальной (x_2):

$$x_0 = x_1 + x_2.$$

Если внутрисемейные коэффициенты корреляции между x_1 и x_2 близки к -1 (например, из-за внутрисемейного полиморфизма по аттракции пластических веществ из соломы в колос), то параметр $\sqrt{D_0}$ в любой семье будет связан с дисперсиями D_1 и D_2 следующим образом:

$$\sqrt{D_0} \approx |\sqrt{D_1}-\sqrt{D_2}|.$$

Если, кроме того, тесная положительная межсемейная регрессионная связь $\sqrt{D}_1$ и $\sqrt{D}_2$ обеспечит при их увеличении снижение модуля разности, то это приведет к снижению $\sqrt{D}_0$ в семьях. Коэффициенты корреляции любого показателя генетической дивергенции родителей с $\sqrt{D}_1$ и $\sqrt{D}_2$ в семьях потомства снова будут иметь противоположный знак по сравнению с $\sqrt{D}_0$.

Эти примеры показывает, что биометрико-генетический анализ позволяет сформулировать различные условия, при которых полезная для отбора изменчивость вычисляемого количественного признака у потомков не будет коррелировать с показателем генетического несходства родителей или будет иметь обратный знак корреляции по сравнению с исходными признаками. Возможно, именно эти причины, а не недостатки конкретного показателя дивергенции родителей (**H**), объясняют разнонаправленность корреляций этого показателя с изменчивостью ($\sqrt{D}$) в семьях по некоторым признакам и отсутствие значимых корреляций **H** с $\sqrt{D}$ для других. Кроме того, сами понятия «вычисляемый» и «исходные» признаки условно. Можно рассматривать 10-й признак как вычисляемый, а 9-й и 11-й как исходные. Отметим также, что при желании практически для любого количественного признака можно подобрать новые «исходные» и он станет «вычисляемым».

Следует заключить, что увеличение генетической дивергенции родителей, т.е. общего несходства их аллельного состава, не гарантирует увеличения полезного для отбора разнообразия в потомстве по всем изучаемым количественным признакам. Для части признаков возможно отсутствие реакции или даже закономерное снижение ответной изменчивости в потомстве.

Литература

1. Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. С.-Петербург: ВИР, 2003. 35 с.

2. Смиряев А.В., Кильчевский А. В., Генетика популяций и количественных признаков // М: Изд-во «КолосС», 2007, 270 с.

3. Мартынов С.П. Генеалогический подход к анализу генетического разнообразия зерновых культур с помощью информационно-аналитической системы генетических ресурсов: Методические указания СПб.: ВИР, 2006. – 87с.

4. Reif J.C., Melchinger A.E., Frisch M. Genetic and mathematical properties of similarity and dissimilarity coefficients applied in plant breeding and seed bank management // Crop Sci.. – 2005. – Vol.45. – P. 1-7.

5. Burkhamer R.L., Lanning S.P., Martens R.J. et al. Predicting progeny variance from parental divergence in hard red spring wheat // Crop Sci., 1998. – Vol. 38. №1. – Pp. 243-248.

6. Kim H.S., Ward R.W. Patterns of RFLP-based genetic diversity in germplasm pools of common wheat with different geographical or breeding program origins // Euphytica. – 2000. V. 115. P. 197-208.

7. Нгуен Тхань Туан., Смиряев А.В., Баженова С.С. Оценка эффективности методов подбора родительских пар на примере мягкой яровой пшеницы // Известия ТСХА, 2010.- Вып. 6. – С. 145-152.

8. *Смиряев А.В.* Экологическая и онтогенетическая изменчивость количественного признака в серии сравнительных полевых испытаний // Доклады ВАСХНИЛ. 1985. №. 8. С. 9-12.

9. Смиряев А.В. Анализ сходства генотипов по эколого-онтогенетической изменчивости ростового признака // Генетика. – 1997, Т.33. – С. 61-67.

10. Смиряев А.В., Пыльнев В.В. Биометрико-генетический анализ несходства генотипов в диаллельном скрещивании яровой пшеницы // Генетика. – 2008. Т.44. – С. 276-282.

11. Смиряев А.В., Пыльнев В.В., Тао Юн-Шен. Сопоставление параметров относительной изменчивости ростовых признаков и генетического сходства сортов озимой пшеницы // Генетика, 1997. Т.33. – С. 67-68.

12. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. -М: Колос, 1992. -258 с

13. Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора.// М.: Наука, 1968. 451 с.

14. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. 587 с.

15. Ллойд Э., Ледерман У. Справочник по прикладной статистике. -Том 1. – М: Финансы и статистика -1989, 450 с.

УДК 634.8+631.52+581.167

СБОР, СОХРАНЕНИЕ И ОБОГАЩЕНИЕ ГЕНОФОНДА ВИНОГРАДА В АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

Мусаев Мирза Камал оглы к.б н.

Зав. лаб.Субтропических культур и винограда Института Генетических Ресурсов НАН Азербайджана.
г. Баку, Азербайджанская Республика.

Кулиев Варис Мухтар оглы к.б.н.

Зав лаб. генофонда винограда Института Биоресурсов Нахчыванского Отделения НАН Азербайджана. г. Нахчыван, Азербайджанская Республика.

Сбор, изучение, сохранение и оценка генофонда рода *Vitis* L., в Азербайджане остается актуальным. Изучение разновидностией, генетических ресурсов, отбор наилучших аборигенных и интродуцированных сортов и новых форм имеет большое научное и практическое значение. Целесообразно их использование в селекционных работах для выведения новых сортов и форм, которые сохранили бы в своем генотипе адаптированные к условиям возделывания свойства в сочетании с комплексом признаков, таких как высокая продуктивность, зимостойкость и устойчивость к патогенам. Наличие таких признаков необходимо для возделывания новых селекционных форм и сортов, полученных различными методами для современного виноградарства Азербайджанской Республики

Ключевые слова:
ГЕНОФОНД, ИНТРОДУКЦИЯ, СОРТ, ЛИСТ, ГРОЗДЬ, УРОЖАЙНОСТЬ, ЯГОДА, ПОБЕГ

UDK 634.8+631.52+581.167

COLLECTION, PRESERVATION AND ENRICHMENT OF GRAPE GENE POOL IN THE AZERBAIJAN REPUBLIC

Musayev Mirza Kamal, cand. sci. boil

Head of the Subtropical plants and Grapevine laboratory, Genetic Resources Institute of the Azerbaijan National Academy of Sciences., Baku, Azerbaijan Republic

Kuliyev Varis Mikhtar. cand. sci. boil

Head of the Grape gene pool laboratory, Institute of Bioresources
Nakhchivan Branch of ANAS,
Nakhchivan, Republic of Azerbaijan

The collection, study, preservation and evaluation of the gene pool of genus *Vitis* L., in Azerbaijan holds true today. The study of species and genetic resources, breeding of the best native and introduced varieties and new forms is of great scientific and practical importance. It is advisable to use them in breeding work for developing new varieties and forms that would retain in their genotype adapted to the cultivation of properties in combination with complex traits such as high productivity, winter hardiness and resistance to pathogens.The presence of such features is necessary for cultivation of new breeding forms and varieties obtained by different methods for modern viticulture of the Azerbaijan Republic

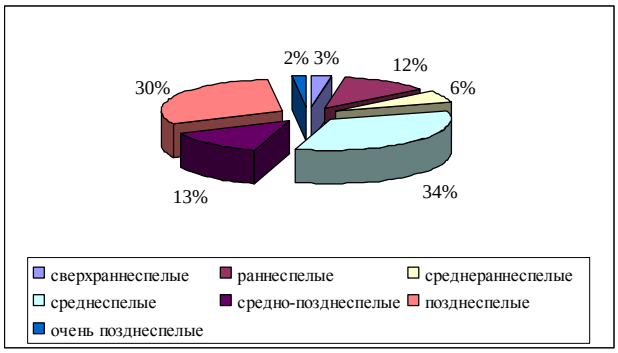
Keywords:
GENE POOL, INTRODUCTION, VARIETY, LEAF, BUNCH, PRODUCTIVITY, BERRY, SHOOTS

Сбор, сохранение и обогащение генофонда, совершенствование сортимента на основе селекции винограда являются определяющим условием устойчивого развития отрасли виноградарства. В последнее время особое внимание уделяется исследованиям генофонда винограда [1,5,10]. Генофонд семейства *Vitaceae* Juss. постоянно обогащается вследствие возникающих мутаций, рекомбинаций и естественного отбора. Изменчивость генофонда гетерогенной Fr, Ir, Br или Mr популяции является основой отбора трансгрессивных вариаций, отвечающих селекционному заданию. В настоящее время во всех странах мира с целью сохранения и обогащения сортимента винограда создаются коллекционные насаждения и банки генофондов [4,6,9,10,11,12,13,14].

Природно-климатические условия Азербайджана позволяют получать виноград очень высокого качества и всех сроков созревания. Однако интенсивное развитие промышленного виноградарства Азербайджана началось лишь в 70-х годах прошлого столетия, а к концу 85-х годов в республике имелось уже более 260 тыс. га виноградников. В 1984 году в Республике общая площадь виноградников составляла 286,0 тыс. га, а валовой сбор урожая был доведен до 2123,1 тыс. тон. Урожайность с гектара повысилась до 99,2 центнеров. 1985-90 годах проводимая пресловутая “безалкогольная политика” в СССР, серьезно подкосила экономику виноградарских хозяйств республики. В Азербайджане было выкорчевано 130 тыс. га плодоносящих виноградников технических сортов. Площадь виноградников в 1993 году составила лишь 127 тыс. га, резко сократился валовой сбор винограда. С 1990-го года после завоевания независимости Республики Азербайджан заново началось увеличение площади виноградников [7].

Состав генофонда. В результате проведенных работ в Республике было выявлено более 532 местных сортов винограда. В настоящее время

на аборигенный сортимент винограда Азербайджана наиболее сильное влияние оказала Европейско-азиатский виноград разделенный на две эколого-геграфические группы: сорта восточной группы (80 % сортов) и сорта группы бассейна Черного моря (20 %). В генофонде Азербайджана имеются сортотипы: кишмишные (*conculta apirineae* Negr.), мускатные (*conculta apiana* Negr.), коринки (*conculta corinthiaca* Negr.) крупноплодные (*conculta macrocarpa* Negr.), подгруппы: столовых (*subconvarietas antasiatica* Negr.) - 55.0 %, технических (*subconvarietas caspica* Neqr.) – 32,0 %, и универсальных – 13,0 % сортов (рис. 1).



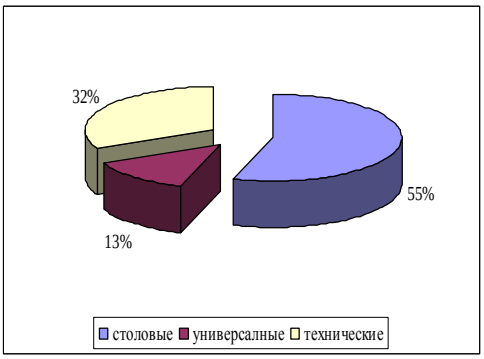


Рис. 1. Генетические различия по созреванию ягод и направления использования сортов в генофонде Азербайджанской Республике

Имеются сортогруппы: группа Арна-гырна с ягодами белой, красной, черной и серой окраской, группа Инекемджеги с белыми, красными черными ягодами, группа Шафеи с желтыми, розовыми, красными ягодами, группа Гусейни с белыми, красными ягодами, группа Шаны с белыми, красными, черными ягодами, группы Алдара с желтыми, белыми и черными ягодами и т.д. По созреванию ягод аборигенные сорта винограда Азербайджана генетически разделено на семь групп: сверхраннеспелые – 3 %, раннеспелые – 12,0 %, среднераннеспелые – 6,0 %, среднеспелые – 34,0, средно-позднеспелые – 13,0 % , позднеспелые – 30,0, очень позднеспелые – 2,0 % (рис. 1). Для получения оригинальной и высококачественной продукции в народном хозяйстве широко используются следующие сорта: Основными *столовыми* сортами, которые

выращиваются по всем виноградным хозяйствам, являются Аг Шаны, Гара Шаны, Сарыгиля, Табризи, Аг Халили, Новраст, Шафейи, Бенди, Махмуду, Сальяны, Хусейни, Инекемджейи, Мисгали, Аскери, Нагшаби, Арна-грна, Гырмызы Сахиби, Аг Алдере, Бей изюм, Алыханлы гарагез, Алыханлы кечимемеси,, Азери, Наил, Шамахы марандиси, Нахчыван чехрайы кишмиш, Аг овал кишмиш, Гирде кишмиш, Гара Кишмиш, Гырмызы маранди, Агдам гызыл изюм, Кардинал, Аг Шасла, Нимренг, Султаны, Чехрайы тайфы, Мускат гамбургский, Победа, Мускат восковой, Италия, Агадайы, Мускат Александрийский, Катта-Курган. Основными *техническими* сортами винограда является: Баянширей, Мадраса, Ширваншахы, Гара Алдере, Хиндогны, Гамашара, Ширейи, Мелейи, Саперави, Ркацители, Каберне-Совиньон, Гренаш белый, Гренаш черный, Шардоне, Пино черный, Рислинг, Алиготе, Тавквери, Изабелла, Альфонс Лавелле, Мускат белый, Семильон.

Большинство местных сортов винограда Азербайджана произошло непосредственно от дикого винограда. В результате естественного и искусственного отбора создавался богатый фонд аборигенных сортов различного хозяйственного значения. По утверждению академика Н. И. Вавилова, сосредоточие большого количества аборигенных сортов в определенном регионе служит доказательством того, что этот регион является первичным очагом возникновения культуры винограда [3]

Исследование дикого винограда *Vitis vinifera L. subsp. sylvestris* (C. C. Gmel.) Hegi. Начиная с 1987 года, нами проводится исследование по изучению *Vitis vinifera L. subsp. sylvestris* (C. C. Gmel.) Hegi. на территории Азербайджане, также в Нахчыванской АР. Проведена инвентаризация, составлена карта очагов, местонахождения дикорастущего винограда в регионе. Распространенные по всей территории Азербайджана лианы дикого винограда (*Vitis vinifera L. subsp. sylvestris* Gmel.), считаются самой древней формацией. В Азербайджане дикий виноград обычно

распространен ниже 18 м и до 2000 м от уровня моря. Последние годы были проведены исследования по изучению биологического разнообразия диких форм винограда. Во время экспедиции по регионам и районам, было выявлено более 2000 лиан дикого винограда, описаны фитоценотические особенности ареала его распространения. Было установлено, что образцы дикого винограда на территории Азербайджана характеризуются высоким полиморфизмом. Это в основном наблюдается в листьях, плодах и цветках дикого винограда. Больше всего встречаются формы дикого винограда с чёрной, красной , фиолетовой. Наряду с этим, на территории республики, особенно в Гобустане и на по берег реки Гирдиманчай, широко распространены образцы дикого винограда с мужским типом цветка. Установлено, что в Азербайджане распространены 2 типичные формы дикого винограда: с опушенными (*tupica* Neqr.) и голыми листьями [*aberrans* Neqr.][2,8,]. В регионе Нахчиванской АР дикий виноград с голыми листьями [*aberrans* Neqr.] распространен в основном в предгорных зонах, окрестностях горных рек от 80 до 1400 метров выше уровня моря. Выявлен особый тип разновидности *Vitis vinifera L. subsp. sylvestris* (C. C. Gmel.) Hegi. *Naxcivan* Varis. Тип цветка мужской [4].

Сохранение генофонда. В настоящее время на аборигенный сортимент винограда Азербайджана наиболее сильное влияние оказала Европейско-азиатский виноград разделенный на две эколого-геграфические группы: сорта восточной группы (80 % сортов) и сорта группы бассейна Черного моря (20 %). Для сохранения и исследования генофонда винограда в регионе создаются коллекционные сады «генофонда винограда». В настоящее время на Апшеронской базе Азербайджанского НИИ Виноградарства и Виноделия в районе заложена новая ампелографическая коллекция общей площадью 15 га. В ней выращивается 310 аборигенных и интродуцированных сортов винограда, 245 из которых аборигенные и селекционные сорта Азербайджана. В

коллекциях винограда в Институте Генетических Ресурсов НАНА выращивается более 250 аборигенных и интродуцированных сортов а также, более 30 местных диких форм. Было интродуцировано Восточноазиатские виды *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch., *Vitis amurensis* Rupr. и Североамериканские виды *Vitis champinii* Planch., *V.rupestris* Scheele. Изучено рост и развитие этих видов в Апшеронской Экспериментальной Базе Института Генетических Ресурсов НАНА и их способности адаптивности данном регионе. В Нахичеванской АР в коллекции «генофонда винограда» выращивается 120 аборигенных, 19 интродуцированных и около 35 селекционных (клоны, гибриды, мутанты, полиплоиды) форм винограда. Сорта и форм винограда выращенные в коллекционном саду в Апшероне ИГР НАНА подвергались увологическому изучению, в ходе которого изучались механический состав грозди и ягоды, распределение отдельных компонентов состава по структурным элементам, химический состав ягод и тд. Во время экспериментов по весу гроздя отличались следуюшие сорта и формы: Гырмызы кишмиш-236 г, Нахичеван гызыл узюму-230 г, Шамахы Марандиси-340 г, Залха-345 г, Мисгалы-365 г, Мармари-392 г, форма 3/395 г, Кишмиш Зарафшан – 420 г, гибрид (21-18-36)-430 г, Нахичеван Хусейниси, Дана гози-435 г, Аг Алдара-440 г, Наргизи, Хафизали-490 г, Абшерон гызыл узюму-525 г, Табризи (клон) 555 г, Аг узюм-600 г, Ваткана-680 г, Кишмиш Батыр-750 г, Иртишар-860 г, Алинджа-900 г, Согдиана-965 г, Хафизали-490 г(рис 3), Гара Гушурейи-845 г (рис 4).

По весу 100 ягод Джура узюм-402 г, Абшерон гызыл узюму-382 г, форма 3/366 г, Аг Алдара-329 г, Мускат Дербентский-359 г, Нахчыван Хусейниси-270 г, Полубессемянный-312 г, Италия-306 г, Дана гйозу-304 г, Хафизали-263 г, Залха-231 г, Наргизи-218 г.

Сорта и формы отличились и по способности накоплению сахара в ягодах: Гырмызы кишмиш-24,5 г/100 см^3, Гара Гушурейи-23,5 г/100 см^3%,

Сары Нахичеван кишмиши-22,0 г/100 см^3 , Сарыгиля-21,0 г/100 см^3 , Гара кишмиш, Зейнаддин, Хазани-20,5 г/100 см^3, Нахичеван Хусейниси, Италия, Гара кюрдашы, Аскери-19,0 г/100 см^3 , Шамахы марандиси, Нахичеван гырмызы кишмиши, Нахичеван гюлабиси, Согдиана, Мармари, Ваткана, Нардаран Дербендиси, Местный розовый-19,5 г/100 см^3, Зарафшан, Июлский, Дана гозу-18,0 г/100 см^3, Абшерон гызыл узюму, Залха-17,5 г/100 см^3, Аг Алдара, Фикрети, Мускат Дербентский, Хафизели, Аг узюм, Даг узюму-17,0 г/100 см^3, Мисгалы-16,5 г/100 см^3 , Алинджа-16 г/100 см^3, Наргизи-15 г/100 см^3. Важное значение имеет изучения биологии винограда, включая физиологических процессов, урожайность, устойчивость к стрессовым факторам окружающей среды. Изучена устойчивость у 25 столовых и кишмишных сортов винограда из коллекции нашего института к засухе и засолению по некоторым важным физиологическим показателям: стресс – депрессии пигментного комплекса в растворе осмотика (сахарозы и NaCI) в стадии полной формировании листьев. Оценка реакции изученных сортов и форм винограда на стрессовые действие показала различную чувствительность растений к засухе и засолению, что позволило выделить устойчивые образцы. Данные эксперимента свидетельствуют, что наиболее устойчивыми к засухе и засолению оказались сорта – Полусемянный, Розовый кишмиш, Зарафшан, Тезйетишян, Кишмиш Теракли которые характеризуются отсутствием стресс-депрессии хлорофилла. Остальные исследованные сорта выделены нами как среднеустойчивые, стресс-депрессии хлорофилла у них составляет в пределах 1-20% [1].

Обогащения генофонда. В Республике выявлено более 540 местных сортов винограда. В целях пополнения и совершенствования промышленного сортимента винограда с позиций новых требований селекционерами винограда в Республике, начиная с 2000 года, интенсивно проводится работа по исследованию генофонда, селекции и интродукции

сортов, изучению их агробиологических признаков, выделению из их числа перспективных для возделывания в условиях различных регионов Республики, а также отбор сортов-доноров для дальнейшего использования их в селекционной работе с целью получения новых сортов. За этот сравнительно небольшой период времени учеными селекционерами Азербайджана выведен ряд новых клонов, гибридов и аборигенных сортов винограда. Было интродуцировано более 100 сортов, адаптированных к местным условиям, выделено 50 клонов у различного сорта, получено более 30 разноплоидных гибридных форм винограда, с которыми продолжается селекционная работа[5].

Табл.1. Хозяйственная характеристика перспективных гибридных форм винограда.

В комбинациях ♀ X ♂	Число гибридов, шт.	Из них								
		Раннеспелые, шт	Среднеспелые, шт.	Очень позднеспелые, шт.	Столовые. шт.	Технические, шт	Сахаристость (20-25 г/100 см^3)	Урожайность, выше 160 ц/га	Устойчивость к мильдю и оидиум,(1-2 балл)	Гетерозисная линия, %
Арна гырна X V.sylvestris Gmel	9	-	4	5		+	3	2	7	-
Шафеи желт. X V.sylvestris Gmell	14	-	7	2	14	-	7	9	11	-
Мускат Нах. X Кишмиш красный	21	4	17	-	21	-	17	7	9	4
Арна-гырна X Кишмиш красный	27	-	27	-	19	8	24	18	2	1
Мискалы X Кызыл узум	11	2	5	4	11	-	3	9	-	-
Арна-гырна X Аг алдара	24	-	4	20	11	13	6	13	4	6
Кызыл узум X Кара джанджал	16	6	10	-	16	-	3	15	16	7
Гусейни X Кишмиш желтый	8	6	2	-	8	-	2	6	2	2
Арна-гырна X Мармари	26	-	17	9	15	9	-	19	-	4
Кызыл узум X Банди	13	-	4	9	13	-	4	13	7	4

В результате скрещиваний получены около 250 гибридных форм, из них 169 плодоносных (табл. 1). В генофонде путем гибридологических анализов выявлены некоторые доминантные гены, схожие с местными формами дикого винограда, существующего в регионе. Многие гибриды характеризуются широкой биологической пластичностью и стабильной

генетической специфичностью. Особенно отличается гибриды Наргизи и Алинджа. Вес грозди более 1 килограммов. Урожайность с куста соответственно 12,0 и 15,0 килограммов (рис 1, 2).

Новые селекционные формы винограда

Рис.1.Селекционная форма-Наргизи

Рис. 2. Гибридная форма-Алинджа

Новые сорта народной селекции

Рис.3. Хафизали

Рис.4. Гара Гушурейи

Создание целенаправленной программы по сохранению и рациональному использованию генетических ресурсов винограда с целью использования их в селекции для создания новых высокоурожайных сортов будет способствовать восстановлению и дальнейшему развитию виноградо-винодельческой отрасли в Азербайджанской Республике.

Литература

1. Алиев Р.Т., Гусейнова Т.Н., Мусаев М.К., Гаджиева Ш.И.,Касумова Г.А. Биоразнообразие растения винограда по устойчивости к засухе и засоления. Матер. VII Международ.симпозиума «Новые и нетрадиц. растения и перспект. их использ.». Москва, Пущино, 2007, с. 33-35.
2. Аманов М.В. Генофонд винограда Азербайджана // Сб. трудов Аз.НИИВВ, т, Х1,1999, с. 20-26
3. Н. И. Вавилов. Избранное произведения. Ленинград, 1967. Том I с.94-101.
4. Кулиев В.М. Изучение генофонда винограда в Нахчыванской Автономной Республике // Известия НАН Азербайджана, сер.биол.наук. № 1-2 Баку, 2007, с.167-172
5. Кулиев В.М. Индуцированные автотетраплоидные мутанты винограда // Цитология и генетика, Киев, 2011, № 3, с. 35-42
6. Носульчак В.А., Трошин Л.П. Краткий анализ мирового генофонда и принципы формирования ампелографической коллекции России // Виноград и Вино России, 1998, спец. вып., с. 11-14
7. Панахов Т.М. Кадырова Р.А. Об актуальных проблемах подьема и возрождения виноградарства и виноделия в Азербайджанской Республике // Труды АЗ.НИИВиВ, т. ХЫХ, 2008, с. 3-24
8. Салимов В.С. Мусаев М.К. Генетические ресурсы дикого винограда в Азербайджане. Труды Аз.НИИВиВ, т.19.Баку 2008, с. 84-88
9. Трошин Л.П. Серпуховитина К.А. Носульчак В.А. и др. Мировой генофонд винограда на Кубани. Новации и эффективность производственных процессов в виноградарстве и виноделие. Виноградарство, т. 2, Краснодар, 2005, с. 124-131
10. Турок Й.И., Маградзе Д.Н., Трошин Л.П. Сохранение генофонда евразийского винограда – первостепенная проблема европейских ампелографов. 2005, 12 с. http://ej.kubagro.ru/2006/01/.
11. Alleweldt G., Blaich R. World list of grapevine collections,. Geiweilerhof / F.R.G., 1987. p. 3-22
12. Amanov M. V. Grapevine Genetic in Azerbaijan / M. V. Amanov, Yalta, Institute Vine Wine Magarach. 2004. p. 23–26
13. Development of national programmers on plant genetic resources in the Caucasus and Northern Black Sea region. Abstracts. Jalta, 2004, 93 p.
14. International Plant Genetic Resources Institute. Plant genetic resources in Europe [Электронный ресурс], 2005, Режим доступа: http://www,ipgti.cgiar.org/regi[ns/.