

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
АСТРАХАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

М.Ф. КОЗАК

**Вопросы эволюционной морфологии
и цитогенетики сои**

Монография



Астрахань - 2004

ББК 41.3

К59

Рекомендовано к печати редакционно-издательским советом
Астраханского государственного университета

Рецензенты: д-р с.-х. наук, проф. Е.Н. Григоренкова (ВНИИОБ);
д-р с.-х. наук, проф. К.Е. Дютин (ВНИИОБ);
д-р биол. наук, проф. Ш.А. Якубов (АГТУ)

Козак М.Ф. Вопросы эволюционной морфологии и цитогенетики сои.
Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2004. 166 с.

Книга написана на основе многолетних исследований автора. Материал для исследования, межвидовые гибриды сои, получены автором монографии путем скрещивания представителей культурной сои с дикой уссурийской соей, привлекающей все большее внимание селекционеров. Растения и семена дикорастущей уссурийской сои собраны автором для исследования и гибридизации в местах ее произрастания по берегам реки Зеи при слиянии ее с Амуром вблизи города Благовещенска.

Основное внимание в работе уделяется исследованию эволюционного сходства и различий представителей исходных видов через взаимодействие их геномов в составе межвидовых гибридов и процессы наследования признаков в потомстве гибридов с первого по шестое – восьмое поколение. Большинство рисунков, приведенных в монографии, являются оригинальными.

Издание предназначено для специалистов в области генетики, цитологии, селекции растений, а также студентов биологических и аграрных специальностей. Монография может быть использована в качестве учебного пособия по частной генетике и селекции.

ISBN 5-88200-774-7

© Козак М.Ф., 2004

© Издательский дом

«Астраханский университет», 2004

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. Происхождение и филогенетические связи представителей рода <i>Glycine</i> L.	9
Глава 2. Краткая морфо-биологическая характеристика представителей культурной и дикой уссурийской сои	15
2.1. Культурная соя <i>Glycine max</i> (L.) Merr. (<i>G. hispida max.</i>).....	15
2.1.1. Ботаническая характеристика. Классификационные признаки представителей культурной сои.....	15
2.1.2. Биологические особенности представителей культурной сои	17
2.2. Дикорастущая уссурийская соя (<i>Glycine soja</i> Sieb. et Zucc. или <i>G. ussuriensis</i> Reg. et Maack).....	20
2.2.1. Ботаническая характеристика	20
2.2.2. Биологические особенности дикой уссурийской сои.....	21
2.2.3. Оценка биоразнообразия дикорастущей сои в центре ее происхождения с использованием молекулярных маркеров на основе ДНК	23
2.3. Скрещивание представителей <i>G. max</i> (L.) Merr. и <i>Glycine soja</i>	25
Глава 3. Характеристика межвидовых гибридов сои в первом, втором и последующих поколениях	30
3.1. Характер наследования качественных и количественных признаков в F_1 - F_2 и последующих поколениях у гибридов ♀ <i>G. max</i> . и ♂ <i>G. ussuriensis</i>	30
3.2. Фенотипическое проявление и изменчивость количественных признаков у представителей дикого и культурного видов сои и межвидовых гибридов	37
3.3. Фенотипические корреляции признаков в зависимости от степени их изменчивости.....	43
Глава 4. Наследование окраски семян у межвидовых гибридов сои	46
4.1. Наследование окраски семенной кожуры в F_1 - F_2	47
4.2. Наследование окраски семенной кожуры в 3 и 4 поколениях	49
4.3. Наследование окраски семян в F_4 - F_6 межвидовых гибридов.....	54
Глава 5. Вопросы биологии цветения сои	64
Глава 6. Исследование анатомо-морфологического строения и развития репродуктивных органов представителей двух видов сои	75
6.1. Строение, развитие элементов цветка представителей дикого и культурного видов сои и приспособления к самоопылению... 76	
6.2. Заложение и развитие основных элементов цветка сои.....	78
6.3. Чашелистики и лепестки цветков представителей дикого и культурного видов сои.....	81

6.4. Столбик и рыльце пестика	81
6.5. Плодолистик и семяпочка	82
6.6. Макроспорогенез и развитие зародышевого мешка сои.....	83
6.7. Особенности строения и развития тычинок сои.....	87
6.8. Развитие тычинки.....	88
6.9. Развитие стенки микроспорангия.....	90
6.10. Микроспорогенез, формирование пыльцы сои.....	90
6.11. Микрогаметогенез. Морфология пыльцы	93
Глава 7. Анализ гомологии хромосом представителей рода <i>Glycine L.</i> Мейоз в микроспорогенезе у межвидовых гибридов.....	101
Глава 8. Онтогенетические и циркадные ритмы митоза клеток апикальной меристемы корня двух видов сои и их гибридов.....	114
Глава 9. Исследование клеточных циклов. Продолжительность митоза и отдельных его фаз у представителей культурной, дикой уссурийской сои и межвидовых гибридов.....	122
Глава 10. Особенности К-митоза у сои.....	129
Глава 11. Сравнительное анатомо-морфологическое исследование строения стебля представителей рода <i>Glycine L.</i> и их гибридов	134
11.1. Характеристика анатомического строения стебля культурной сои	136
11.2. Анатомическое строение стебля дикой уссурийской сои.....	138
11.3. Характеристика анатомического строения стебля межвидовых гибридов	140
Заключение	143
Предметный указатель.....	154
Библиографический список.....	156

ВВЕДЕНИЕ

Соя относится к числу древнейших культур мирового земледелия, таких как пшеница, ячмень, кукуруза, лен, хлопчатник. История этой культуры измеряется несколькими тысячелетиями. Она имеет свыше 100 народных названий. О сое упоминается в старинных памятниках народного эпоса и религиозных обрядах восточных народов. Первые агрономические описания сои найдены в «Materia Medica», рукописях китайского императора Шенг-Нунг за 2898 лет до н. э.

Необычайно возрос интерес к этой культуре в XX и XXI вв. в связи с все расширяющимися возможностями использования сои в различных областях: в качестве пищевого продукта, кормового растения, промышленного сырья, зеленого удобрения, технического применения. Только в промышленности соя используется более чем в 400 вариантах [100]. В настоящее время невозможно определить границы применения сои в будущем. Несмотря на ценность и глубокую древность этой культуры, положение сои в системе рода *Glycine* L., а также вопрос о происхождении и филогенетических связях видов этого рода до настоящего времени является дискуссионным.

В последние годы в различных странах (Китай, Япония, США, Россия и др.) выведено большое количество новых сортов сои, приспособленных к различным условиям внешней среды, выполнены различные научные работы по изучению биологических особенностей этого растения, ее возделыванию в различных природно-климатических условиях. Значительный прогресс достигнут в улучшении методов производства сои. Однако значительного расширения ареала ее распространения не произошло, хотя она считается весьма перспективной культурой для многих стран, в том числе для ряда регионов России: Поволжья, Алтая, центральных областей. Актуальность исследований, направленных в конечном итоге на интродукцию сои, определяется несколькими причинами: высоким содержанием в ее семенах ценного в пищевом отношении белка с благоприятным сочетанием незаменимых аминокислот и масла, способностью к азотфиксации, благодаря симбиозу с бактериями рода *Rhizobium*, обогащению почвы азотом, являясь ценным предшественником для других культур в севообороте.

Попытки введения сои в культуру в центральной Черноземной зоне и других областях ряд исследователей [10, 77 и др.] характеризуют как «интродукционные волны»: 1930–1935, 1948–1950, 1980–1985 гг. Селекция сои достигла значительных успехов. Однако дальнейший успех селекции этой культуры и продвижение ее в новые регионы сопряжены со значительными трудностями. Необходимо выведение сортов северного экотипа с нейтральной фотопериодической реакцией, способных ежегодно давать устойчивый урожай плодов и семян без применения фитогормонов и стимуляторов роста растений. К сожалению, эти попытки не являются вполне успешными. Одна из основных причин – исчерпание резервов генофонда для селекции хозяй-

ственно ценных признаков, узкая норма реакции современных сортов. Для нормального развития и вызревания семян сои необходима сумма температур 2000–2900° С.

Северная граница возделывания скороспелых сортов сои определяется суммой температур теплого периода 1800–2000° С. Соя является теплолюбивым растением короткого дня. Перемещение ее в широтном направлении с юга на север вызывает удлинение вегетационного периода, позднее созревание плодов и семян, повреждение растений заморозками. В этих и других направлениях селекции возникла необходимость использовать признаки (и гены), редкие для генофонда культурного вида сои и присущие ее диким сородичам.

Несмотря на трудности отдаленной гибридизации, в последние годы среди генетиков и селекционеров утверждается уверенность в том, что следующий этап в селекции может быть обеспечен не только за счет манипуляции отдельными генами. Необходимо вовлечение в процесс генетической рекомбинации новых, традиционно «молчащих» участков хромосом при межвидовой гибридизации, то есть преодоление «канализованности» процесса рекомбинации. Возможность и необходимость такого подхода, по мнению академика РАСХН А.А. Жученко [36], обусловлено несколькими причинами:

- необходимостью разрыва тесно сцепленных локусов или блоков генов в случаях их неблагоприятной для селекции комбинации (при этом особого внимания заслуживает вопрос разрыва блоков коадаптированных генов или коадаптированных блоков генов);
- индуцирование процесса интрогрессивной рекомбинации в межвидовых гибридах;
- индуцирование множественных обменов для нового сочетания большого числа разных, в том числе количественных признаков, поскольку множественные обмены в одной хромосоме (и геноме в целом) обычно оказываются весьма редкими событиями.

Весьма актуальна проблема охраны генофонда диких сородичей культурных растений. На Дальнем Востоке России произрастают разнообразные формы дикой уссурийской сои [18]. Охрана генофонда дикой уссурийской сои включает не только сбор, репродукцию материала, закладку семян в генетические банки, но и сохранение численности и генетического полиморфизма природных популяций в местах их обитания, использование в селекции генов диких сородичей путем переноса их на культурные сорта.

Проблема охраны генофонда дикой уссурийской сои включает также всестороннее изучение ее биологии, в том числе вопросов цитологии и генетики, положения в системе рода *Glycine* L. Пока же дикая уссурийская соя в этих аспектах остается не достаточно изученной. Ее исключительно высокая адаптационная способность к неблагоприятным условиям среды требует продолжения всестороннего изучения и использования генетического потен-

циала этого вида. В настоящее время сформированный генофонд дикой уссурийской сои неумолимо обедняется из-за уменьшения площади естественных ландшафтов и сокращения численности особей природных популяций. Один из наиболее надежных способов сохранения многообразия исчезающих генов диких видов – перенос их на сорта культурных растений. Весьма актуально не только создание генетического разнообразия исходного материала для селекции, но и изучение межвидовых взаимоотношений в системе рода *Glycine* L. через скрещивания, гибридологический и цитогенетический анализы потомства межвидовых гибридов, исследование совместимости геномов скрещиваемых видов. Это необходимо не только для целей практической селекции, но и изучения филогенетических отношений скрещиваемых видов. Несмотря на наличие разнообразных работ по сое, исследований такого рода проводится пока еще не достаточно. Сдерживающим фактором являются трудности проведения цитологических исследований из-за малых размеров хромосом, а также сложность анализа исключительно широкого формообразовательного процесса у межвидовых гибридов сои, не укладывающегося в рамки стандартных менделевских формул расщепления гибридов, тесное сцепление многих благоприятных и отрицательных для селекции признаков (и генов) у дикой уссурийской сои и межвидовых гибридов. Если генетическая рекомбинация при внутривидовой гибридизации сои происходит вполне закономерно [95, 153–156], то манипуляция полигенными системами и коадаптированными генными комплексами при межвидовой гибридизации затруднена. По мнению академика РАСХН А.А. Жученко [42, 43], наиболее адаптивно значимые зоны генома, характеризующие специфику экологической приспособленности вида, сильнее защищены от рекомбинационного разрушения. Именно это является главной причиной скептического (а порой и отрицательного) отношения многих исследователей к использованию методов отдаленной гибридизации в селекции. Однако, несомненно, принципиально новые технологии в селекции сои будут рождаться параллельно с углублением исследований в области отдаленной гибридизации, а также в смежных областях: цитогенетике, филогении, анатомии, эмбриологии, сравнительной генетике и других, как это произошло в селекции пшеницы, картофеля, хлопчатника и других культурных растений.

Попыткам селекционеров вовлечь в процессы рекомбинации новые участки хромосом диких видов противостоит эволюционно сложившийся механизм защиты генофонда вида.

Н.И. Вавилов считал [18, 20], что необходимо не только изучение наследования отдельных признаков, имеющих непосредственное селекционное значение, но и внесение в генетику, и селекцию эволюционного сравнительного принципа, анализа и раскрытия системы изменчивости видов и всего рода. Работы Н.И. Вавилова ориентируют на исследование указанных проблем. Потенциал наследственной изменчивости вида раскрывается не только анализом полиморфизма природных популяций, но и

при гибридизации, инбридинге, индуцировании мутаций и других экспериментальных воздействиях. Система изменчивости вида включает все известные и потенциальные варианты. На основе анализа системы изменчивости видов Н.И. Вавилов [18] открыл наличие параллельных гомологических рядов наследственной изменчивости у близких видов и параллельных аналогичных рядов у отдаленных в филогенетическом отношении видов. Виды сои нуждаются в сравнительногенетическом анализе не только в плане анализа сходства и различия признаков, но и изучения формообразовательного процесса в различных поколениях гибридов между ними. Это необходимо для понимания важнейших механизмов формирования потенциальной генотипической изменчивости, возникающей в процессе рекомбинации у межвидовых гибридов и перехода ее в доступную для отбора и селекции форму.

Идеи развития сравнительной генетики (и цитогенетики) видов, заложенные в трудах Н.И. Вавилова, требуют дальнейшего развития и должны быть направлены на выявление гомологии и аналогии в наследственной изменчивости представителей исследуемых видов сои.

Целями настоящей работы явились:

- анализ гомологии и аналогии наследственной изменчивости представителей культурной и дикой уссурийской сои для исследования их филогенетических отношений в связи с активным вовлечением уссурийской сои в процессы скрещивания с культурными сортами, как донора генов ценных селекционных признаков;

- исследование возможности получения в потомстве межвидовых гибридов (без применения бекроссирования) рекомбинантных форм, сочетающих гены хозяйственно ценных признаков культурных сортов и дикой уссурийской сои.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- установить время (число поколений) до появления в потомстве рекомбинантных рецессивных форм, сочетающих перенесенные гены дикой уссурийской сои с фенотипом культурных сортов;

- изучить роль эколого-географической компоненты в результативности получения рекомбинантов культурного типа;

- провести геномный анализ через изучение процесса мейоза у межвидовых гибридов и особенностей конъюгации хромосом;

- сравнить онтогенетические и циркадные ритмы деления клеток апикальных меристем корня исходных видов и межвидовых гибридов;

- исследовать продолжительность периодов митоза и митотического цикла в клетках апикальных меристем корня межвидовых гибридов и представителей исходных видов;

- исследовать вопросы эволюционной морфологии количественных и качественных признаков исходных видов через наследование их в потомстве межвидовых гибридов.

ГЛАВА 1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GLYCINE* L.

Род *Glycine* L., включающий культурные и дикорастущие формы сои, относится к семейству Fabaceae Lindl. (Leguminosae Juss), порядку Papilionatae Taub., трибе Phaseoleae Bronn., подтрибе Glycinae. Многочисленные классификации и систематики, основывавшиеся на различных морфологических признаках, приводят разное число видов рода *Glycine* L. Характерный для сои широкий размах генотипической и фенотипической изменчивости, различие подходов в отношении значимости признаков, лежащих в основе классификаций и количества этих признаков определяет сложности построения естественных систем. Обзор работ по систематике сои приводит В.Б. Енкен [35]. Ботаническое изучение сои началось очень давно, и, по мнению многих исследователей [10, 35, 76], ни одна из культур не имеет такого количества классификаций, как соя. В настоящее время опубликовано свыше 20 ботанических систем рода *Glycine* L. Ни одна из них не считается общепризнанной и удобной. Попытки построить естественную классификацию сои встречаются большие затруднения. Причиной этому, по мнению некоторых исследователей [76], является высокая степень наследственной и модификационной изменчивости сои, отсутствие резкой расовой дифференциации в старых и новых районах культуры, отсутствие переходных форм. По мнению В.Б. Енкена [35], первое научное ботаническое название сои (*Dolichos soya*) было дано К. Линнеем в 1753 г., хотя под названием *Soya officinarum* Dale соя описана в фармакологии Далем (Dale, 1731). После нескольких изменений в 1917 г. на международном ботаническом съезде соя культурная получила видовое название *Glycine max.* (L.) Merr. Это латинское название используется во всех странах мира.

Все ранние классификации сои, китайские и японские, имеют, в основном, товарное значение и построены на признаках семян как объекта торговли. В более поздних классификациях учитывается изменчивость признаков растений: форма стебля, листьев, опушение органов растения, строение соцветия и цветков, особенности строения бобов, семян. В конце XIX в. Г. Мартенсом [155] и К. Герцем [143] предприняты попытки создания таксономических систем культурной сои, основанные на признаках семян, без использования гербарного материала. Внутри вида культурной сои Г. Мартенс [155] выделяет три подвида: *subsp. sphaerica* Martens (шаровидные семена), *subsp. elliptica* Martens (яйцевидные семена), *subsp. compressa* Martens (плоские семена). По окраске и размерам семян в пределах этих подвигов Г. Мартенсом были выделены соответствующие разновидности. К. Герц [143] на основе учета окраски, формы и размеров семян разделил культурную сою на два вида и восемь подвигов. Первая ботаническая классификация сои Б.В. Скворцова [105] на русском языке опубликована в «Вестнике Маньчжурии» (№ 10, 1927 г.). Она построена

на учете строения листа, стебля, цветка, бобов и семян, но не касается географических группировок и не отражает полноты полиморфизма сои. Дальнейшее развитие классификации Б.В. Скворцова дано в системах Г.П. Тупиковой [120], а затем И.Н. Савич [94, 95]. Г.П. Тупикова выделяет 34 разновидности, относящиеся к 2 подвидам культурной сои. И.Н. Савич преобразовала классификацию Б.В. Скворцова на основе закона гомологических рядов (Н.И. Вавилова), положив в основу классификации 3 пары альтернативных признаков: вьющийся/невьющийся стебель (А-а), узкий/широкий лист (В - в), лиловый/белый цветок (С-с). В 1931 г. И.Н. Савич вносит дополнения в классификацию, но и она не отражает всего разнообразия признаков культурной сои, не содержит промежуточных форм и является в значительной степени искусственной системой.

В 1932 г. была опубликована классификация В.Б. Енкена [34–36], обосновавшая выделение в пределах культурного вида сои *G. max* (L.) Merr. (или *G. hispida* Max.) 4-х, затем 6 географических типов (подвиды) сои: маньчжурский, японский, индийский китайский, а также славянский и полукультурный. В.Б. Енкен полагал, что основной ареал происхождения культурной сои находится в Китае, где сосредоточены древние очаги земледелия китайских народов. Классификация В.Б. Енкена была дополнена в 1934 г. Н.А. Базилевской и В.К. Дагаевой, продолжившими деление видов сои на экологические группы и разновидности [10, 11]. В 1935 г. была опубликована классификация К.А. Давидовича, С.С. Берлянда, Н.Н. Хотчинского [31], построенная на большом систематическом материале (около 6000 образцов), изучавшемся в течение двух лет вблизи города Орджоникидзе (Владикавказ). В.Б. Енкен [35 и др.], отмечая масштабность проведенных исследований, обоснованно не согласен с объединением в один вид *Soja max* (L.) Piper следующих видов: культурная соя *G. hispida*, полукультурная соя *G. gracilis*, дикорастущая соя *G. soja*, отмечая, что авторы классификации не учли резких отличий представителей дикорастущей сои от культурной. Таксономическая система культурной сои, предложенная в 1962 г. Х.О. Леманном [153], использует в качестве названия вида *Glycine max* (L.) Merr., подразделяя исследуемый вид на 6 групп разновидностей.

Таким образом, существует значительное количество различных внутривидовых классификаций сои культурной, отражающих высокую степень фенотипического (и генотипического) полиморфизма этого вида и сложность построения единой ботанической системы. Анализируя эти классификации на предмет соответствия требованиям иерархических построений, отражающих филогенетические взаимоотношения исследуемых фенотипических (и генотипических) групп, Т.Е. Теплякова [118, 169, 170 и др.] приходит к выводу о том, что в настоящее время нет законченной системы внутривидовых таксонов, удовлетворяющих требованиям ботанической номенклатуры. Строгое соблюдение принципа «триединства» систематики: классификация, таксономия и номенклатура [7, 70, 78] позволит в будущем

построить систему, отражающую генеалогию исследуемых групп растений. Однако усилия систематиков при построении таких систем должны объединяться с исследованиями в области цитологии, генетики, цитоэмбриологии, молекулярной биологии и других наук, исследующих филогенетические отношения многочисленных фенотипических групп сои на молекулярном и генетическом уровнях.

В соответствии с проведенной дальнейшей ревизией рода *Glycine* L. [146–148, 175, 176 и др.] он содержит три подрода: *Soja* (Moench.) F.J. Herm., *Glycine* Willd. и *Bracteata* Verdc. Согласно таксономическим исследованиям и критической монографии Ф. Германна [144], род *Glycine* L. содержит 10 видов, объединенных в три подрода (subgenus): *Leptocytamus* (Moench.) F.J. Herm. (6 видов), *Glycine* L. (2 вида) и *Soja* (Moench.) F.J. Herm. (2 вида). Подрод *Soja* включает виды *G. ussuriensis* и *G. max*. Ф. Германн [144] исключил целый ряд видов из рода *Glycine* L.

Согласно современной классификации [по 25 и др.], род *Glycine* L. состоит из двух подродов: *Glycine Soja* (Moench.) F.J. Herm. и *Glycine* Willd., объединяющих 11 видов:

Подрод *Soja* (Moench.) F.J. Herm. включает два вида:

1. *G. max* (L.) Merr., $2n = 40$;
2. *G. soja* Sieb. et Zucc, $2n = 40$.

Подрод *Glycine* Willd. объединяет 9 многолетних дикорастущих видов ($2n = 40$ или 80), распространенных, в основном, в Австралии. Виды *G. tabaciana* (Labill.) Benth. и *G. tomentella* Hayata также распространены в Китае, на острове Тайвань, на островах Тихого океана.

1. *G. argyrea* Tindale.
2. *G. canescens* F.Y.Herm., $2n = 40$.
3. *G. clandestina* Wendl., $2n = 40$.
4. *G. cyrtoloba* Tindale.
5. *G. falcata* Benth., $2n = 40$.
6. *G. latifolia* (Benth.) Nevell end Hymowitz.
7. *G. latrobeana* (Meissn., Benth.), $2n = 40$.
8. *G. tabaciana* (Labill.) Benth., $2n = 40, 80$.
9. *G. tomentella* Hayata, $2n = 40, 80$.

В систему вида *G. max* (L.) Merr. или *G. hispida* (Moench) max. В.Б. Енкен [35] включил 6 подвидов: китайский (ssp. *chinensis* Enk.), корейский (ssp. *korajensis* Enk.), маньчжурский (ssp. *manshurica* Enk.), индийский (ssp. *indica* Enk.), славянский (ssp. *slavonica* Kov. et Pinz.), полукультурный (ssp. *gracilis* Skvorts.).

Все виды рода *Glycine* L. по своему происхождению относятся к двум [25] очагам происхождения – Австралийскому и Юго-Восточно-Азиатскому, по другим данным [40, 71–73, 109] – к трем очагам.

Из Юго-Восточно-Азиатского очага (Китайско-Японского центра [40]) ведут начало все возделываемые сорта сои, здесь встречаются предста-

вители трех дикорастущих видов, в том числе *G. ussuriensis* Reg. et Maack – дикая уссурийская соя, первичный генцентр которой находится [40] в Северном Китае, на острове Тайвань, на полуострове Корея, Дальний Восток России (бассейн реки Уссури). Обоснованию выделения в Юго-Восточной Азии географического очага разнообразия сои предшествовало изучение множества возделываемых в мире сортов и образцов сои (ВИР) В.К. Давидович, С.С. Берлянд, Н.Н. Хотчинский (1935); Н.А. Базилевская и В.К. Дагаева (1937); В.Б. Енкен (1959) и др. [10, 11, 13, 31, 34–36, 135 и др.]. Из этого главного мирового очага берут начало исходные формы всех возделываемых сортов. Кроме того, здесь встречаются представители диких видов сои: *G. ussuriensis* Reg. et Maack, *G. tabaciana* (Labill.) Benth., *G. tomentella* Hayata. Вид *G. ussuriensis* Reg. et Maack типично азиатский и на других континентах не встречается. Анализ образцов дикорастущей сои, собранных экспедициями ВИР в Японии, Восточной Африке и Австралии, позволил Н.И. Корсакову [71, 73] выделить второй очаг формообразования сои – австралийский, наиболее богатый по числу диких видов сои и генетическому полиморфизму. Здесь встречаются 9 из 11 ныне существующих видов рода *Glycine* L. [25]. Это многолетние виды со стелющимся, вьющимся, редко – прямостоячим стеблем. Бобы их многочисленны, семена мелкие, темноокрашенные. Большинство дикорастущих видов сои мало исследованы, хотя некоторые из них являются носителями генов таких хозяйственно ценных признаков, как многоцветковость, увеличенное число семян в бобе, засухоустойчивость. Необходимо проведение исследований по разработке путей использования их в селекции, как и по дикой уссурийской сое. В настоящее время этот географический очаг формообразования распространился на острова южной части Тихого океана, на Филиппины, Южный Китай [144].

П.М. Жуковский [40] также считает, что первичный генцентр культурной сои с древних времен связан с китайским ареалом. Здесь и в Японии издревле были наибольшие площади под посевами сои. В.Б. Енкен [35] отнес три подвида культурной сои к первичному генцентру: китайский (*ssp. chinensis*), корейский (*ssp. korajensis*), маньчжурский (*ssp. manshurica*), один подвид для генцентра в Индии – индийский (*ssp. indica*) и один даже для Западной Европы – славянский (*ssp. slavonica*). Изучение видов дикорастущей сои необходимо в целях упорядочения систематики рода, уточнения филогенетических связей между видами, изучения их генетического потенциала и возможностей использования их в качестве исходного материала для селекции на многоцветковость, комплексный иммунитет, засухоустойчивость, солеустойчивость, холодостойкость. Среди представителей подрода *Glycine* Willd. отмечено существование форм, обладающих слабой чувствительностью к длине фотопериода [73].

Вопрос о непосредственном происхождении культурной сои остается спорным. Авторами высказываются по этому поводу различные предположения. Н.И. Вавилов колыбелью культуры сои считал Восточную Азию.

Большинство исследователей этого вопроса также считают, что история ее связана с Китаем, где она возделывалась уже более 4–5 тысяч лет назад [35, 75, 114], а затем с Кореей и Японией.

Н.И. Савич [94, 95] связывает происхождение сои с Индией по следующим причинам:

1) индийские формы ее значительно примитивнее и ближе к диким формам сои;

2) в Индии соя давно встречалась в культуре и как сорное растение;

3) по данным археологических источников, земледелие Китая, Египта и Ассирии произошло от доисторических цивилизаций Южной Аравии, Мадагаскара, Восточной Индии.

Третья группа исследователей не исключает существования нескольких центров происхождения культурной сои, разобщенных во времени и в пространстве. Древнейшие литературные источники и лингвистические справки о сое всё же свидетельствуют больше в пользу её китайского, а не индийского происхождения. Китайские исторические документы о сое датируются IX–VIII вв. до н.э. Индусские сведения о сое начинаются с более позднего времени.

Существует гипотеза о происхождении культурной сои от дикорастущей уссурийской сои, произрастающей в настоящее время в Китае, Японии, Корее, на Дальнем Востоке России (Приморский и Хабаровский края, Амурская область). В.Л. Комаров [67] считал, что возможны три варианта происхождения культурной сои:

- от дикорастущей уссурийской сои;
- от гибридов уссурийской с войлочной соей из Северного Китая и Южной Манчжурии;
- о происхождении культурной сои от исчезнувших дикорастущих предков с участием уссурийской сои.

Составители «Культурной флоры СССР» (1937 г.) Н.А. Базилевская и В.К. Дагаева также пишут о том, что изучение дикорастущей уссурийской сои в культурных условиях и сведения, имеющиеся в литературе, заставляют сомневаться в непосредственном происхождении *G. hispida* от *G. ussuriensis* [11]. В те далекие времена, когда соя была введена в культуру, эти виды имели общего предка, ныне исчезнувшего, благодаря изменившимся климатическим условиям, как исчезло большинство предков наших культурных растений. Существуют и другие точки зрения о происхождении культурной и дикорастущей сои. По мнению П.М. Жуковского [40], культурная соя возникла в результате спонтанной гибридизации уссурийской сои с южнокитайскими представителями вида *G. tomentosa* Benth. Y. Fucuda [140] представляет филогенез дикорастущих и культурных форм сои следующим образом: неизвестные дикорастущие формы дали начало представителям вида *G. ussuriensis*, явившихся родоначальниками *G. gracilis* Skvortzow, 1927 [105] (полукультурная соя), от которой произошли различные формы *G. max*.

На основе изучения изменчивости признаков сои [34–36, 104, 144 и др.] было показано, что географическим центром разнообразия культурной сои является Маньчжурия с прилегающими к ней провинциями Китая и Корея. Здесь встречается почти весь генофонд сои. В Маньчжурии сосредоточены формы с доминантными и рецессивными признаками. Дифференциация культурного вида сои на разновидности еще не окончена.

ГЛАВА 2. КРАТКАЯ МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КУЛЬТУРНОЙ И ДИКОЙ УССУРИЙСКОЙ СОИ

2.1. Культурная соя *Glycine max.* (L.) Merr. или *G. hispida* (Moench) Max.

2.1.1. Ботаническая характеристика. Классификационные признаки представителей культурной сои.

Соя – однолетнее растение с грубым коротким стержневым корнем и большим количеством боковых корней, распространяющихся на глубину свыше 1 м.

Стебель сои высокий или низкий (от 20 до 150, реже до 200 см), прямой, грубый или тонкий, иногда завивающийся, включает 14–15 узлов.

Форма куста, в зависимости от угла отхождения ветвей от стебля, бывает раскидистой, полусжатой и сжатой (рис. 2.1.1).

Корень стержневой, в начале толстый; на глубине 10–15 см сужается, не отличаясь от боковых корней.

Ветвление. Куст сои состоит из главного стебля и нескольких длинных ветвей первого порядка, отходящих от нижней части стебля. Иногда имеются короткие веточки (5–20 см) первого и второго порядков, расположенные выше места прикрепления длинных нижних ветвей. Повышенная ветвистость характерна для малокультурных и позднеспелых форм.

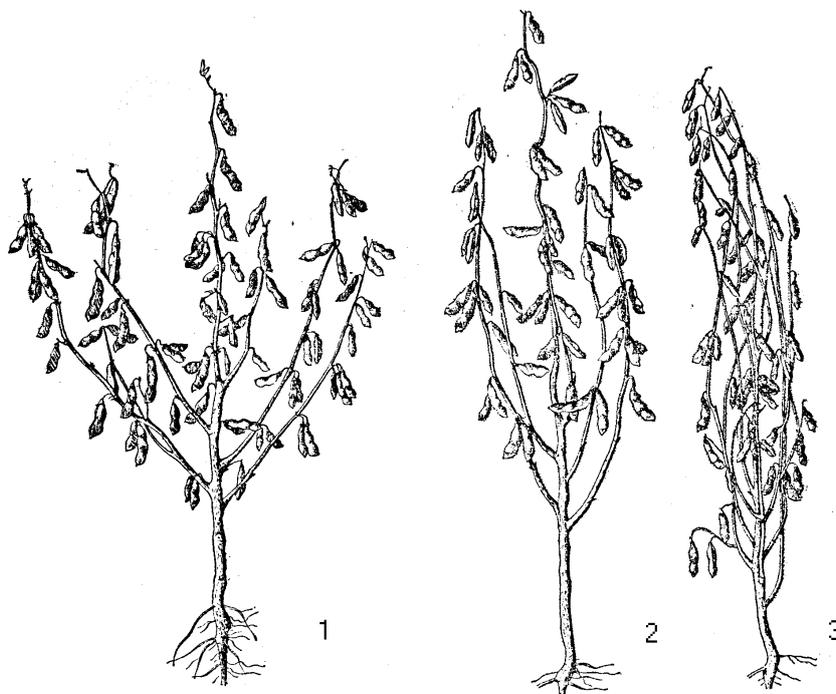


Рис. 2.1.1. Форма куста различных сортов культурной сои *Glycine max* (L.):
1 – раскидистая, 2 – полусжатая, 3 – сжатая [по 111, стр. 293]

Общий габитус куста определяется очертаниями его верхней части, *типом верхушки стебля* (рис. 2.1.2):

- верхушка вытянутая, выступающая над основной массой листьев; междоузлия длинные, нередко изгибается и при благоприятных условиях роста стебля завивается;
- верхушка обычная, не выступает над основной массой листьев; междоузлия средние или короткие;
- верхушка многоцветковая, находится ниже уровня основной массы листьев, заканчивается многоцветковой кистью.

Листья сои сложные, тройчатые, с прилистниками и прилистничками у основания каждого листочка, сильно варьируют по величине и форме. Листочки широкие или узкие, овальной ромбической, широколанцетной или почти округлой формы. Наиболее типичные листья находятся в среднем ярусе растения. При созревании, как правило, листья желтеют и опадают.

Всходы – сначала зеленые семядоли, затем два простых цельнокрайних примордиальных листа округлой, копьевидной или ланцетовидной формы.

Опушение – все органы растения (кроме венчика цветка) покрыты белыми или рыжими волосками. Очень редко встречаются неопушенные формы.

Цветок культурной сои белый или бледно-лиловый (до темно-фиолетового), парус окрашен более интенсивно, имеет трубчатую чашечку с пятью неравными чашелистиками. Два верхних зубца чашечки срастаются, три нижних длиннее верхних. Чашечка неоппадающая, сохраняется на спелом бобе. Венчик мотылькового типа. Длина венчика от 5–6 до 9 мм. Более крупные цветки свойственны грубостебельным формам. Мелкие цветки имеют малокультурные формы. Парус воронкообразный с небольшой выемкой сверху. Более подробная анатомо-морфологическая характеристика цветка сои приводится в главе 6.

Соцветие. Цветки сои собраны в кисти, расположенные в пазухах листьев с разным количеством цветков в кисти: от 25 до 45 – очень длинная многоцветковая кисть; от 15 до 25 – удлинённая кисть; от 1 до 4 – короткая мелкоцветковая кисть. У основания цветоножки имеется прицветник и два прицветничка у основания чашечки.

Бобы по форме могут быть прямыми (линейными), слабо изогнутыми (мечевидными) или саблевидными (серповидными) длиной от 2 до 7 см. Ширина боба от 0,5 до 1,5 см. Окраска зрелых бобов варьирует от соломенно-желтой до черной. Число бобов на растении может варьировать от 10 до 350 в зависимости от генотипа и условий произрастания растений [47–50]. Этот признак является важнейшим в определении продуктивности.

Семена по форме могут быть шаровидными, овально-выпуклыми,

овально-плоскими и овально-удлиненными. В условиях засухи семена сои могут менять свою форму. Окраска семян может быть желтой, зеленой, коричневой, черной и пестрой. Вес 1000 семян от 45 до 425 г. Число семян в бобе 1–4 (чаще 2–3). Рубчик семени бурый, черный или бесцветный.

2.1.2. Биологические особенности представителей культурной сои

Отношение к климату и почве. Происхождение сои связано с теплым, влажным климатом Юго-Восточной Азии. В новых районах культуры на изменение светового и теплового режимов соя реагирует изменением темпов развития. Для нормального роста и вызревания семян за вегетационный период сое требуется сумма температур 2000–2900° С [8, 30, 95], средняя суточная температура 15° С и 120–150 безморозных дней.

Особенно требовательна соя к теплу в период цветения и созревания бобов, оптимальная температура этого периода 18–22° С. Существуют данные о вызревании скороспелых сортов сои при сумме активных температур 1700–1900° С [35]. Минимальной температурой, необходимой для прорастания семян, является 9–11° С. При такой температуре прорастание начинается на 10 день и заканчивается на 14–20 день.

Оптимальная температура прорастания семян сои 18–20° С, но уже при 10° С прорастание семян начинается на 5–7 день. Соя выносит семядоли на поверхность почвы, затем появляется пара одиночных (не тройчатых) примордиальных листьев, по форме и структуре которых уже можно определить подвид.

Оптимальная кривая роста растений сои находится в интервале от 16,6 до 32,2° С [по 110]. Соя довольно устойчива к действию как очень высоких, так и низких температур. Она меньше страдает от легких заморозков, чем кукуруза, бобы. Соя переносит весенние заморозки до -1,0...-2,5° С и не вымерзает. По данным Н. Oizumi и I. Katura [110], при легких заморозках не повреждаются ни молодые, ни близкие к созреванию растения. Они вполне устойчивы также к действию высоких температур, хотя скорость роста при температуре выше 37,5° С значительно снижается. Левит с сотрудниками [110] связывают холодоустойчивость растений сои с увеличением числа сульфгидрильных групп.

Культура сои удается почти на всех типах почв, лучшие результаты – на легких супесях, суглинках, черноземах. В районах постоянного присутствия сои в севообороте на корнях ее образуются клубеньки азотфиксирующих бактерий, благодаря чему соя растёт и на истощенных почвах.



Рис. 2.1.2. Типы верхушки стебля сои [35, с. 85]:

1 – верхушка вытянутая, выступающая над основной массой листьев, склонная к завиванию; 2 – верхушка обычная, не выступает над основной массой листьев; 3 – верхушка многоцветковая, находится ниже уровня основной массы листьев, заканчивается многоцветковой кистью

Вегетационный период различных сортов составляет от 75 до 270 дней. По этому признаку сорта сои условно можно разделить на следующие группы:

- очень ранние – 80–100 дней;
- ранние – 105–120 дней;
- среднеспелые – 120–135 дней;
- поздние – 140–150 дней;
- очень поздние – более 150 дней.

Это деление достаточно условно, поскольку даже в одном и том же пункте в зависимости от метеорологических условий года продолжительность вегетационного периода может изменяться.

Цветение сои в условиях юга России (Астрахань) в условиях низкой относительной влажности и высокой температуры воздуха начинается на 28–30й день (для ранних сортов) после всходов. Цветение средне-спелых сортов начинается на 39–49-й день, позднеспелых – на 80–90-й день после всходов. Общая продолжительность цветения составляет в разные годы (1985–2000 гг.) у большинства сортов около 20–25 дней (до 40–50 дней).

Фотопериодическая реакция. Соя – растение короткого дня. Географические опыты [11] показали, что при сокращении дня она может резко уменьшать вегетационный период. Это необходимо учитывать при интродукции сои. В условиях более длинного светового дня [146] возрастает продолжительность цветения, а также периодов от цветения до завязывания плодов, от завязывания бобов до созревания, увеличивается высота растений и количество узлов.

По данным Морзе [161] соя относительно менее чувствительна к засухе, чем кукуруза. У сои цветки образуются в течение целого месяца. Опадение первых цветков и бобов при неблагоприятных условиях может компенсироваться завязыванием бобов в завязи более поздних цветков с более поздним их созреванием.

Семена сои очень быстро теряют свою всхожесть при хранении. Многочисленные опыты показали, что даже при благоприятных условиях хранения способность к прорастанию семян сои теряется уже на пятый год. По данным Иллинойской опытной станции [38] семена сои, хранившиеся при влажности 13–14 % и температуре 20° С, потеряли всхожесть через два года, при 10° С – к 8 годам, при 2° С и -10° С нормальная всхожесть сохранялась через 10 лет.

Таким образом, все известные формы культурной сои относятся к одному ботаническому виду *G. max. (L.) Merr.*, но разнообразие их очень велико. Соя может служить примером генетического полиморфизма. Кроме того, для большинства морфологических, физиологических, биохимических признаков сои характерна высокая степень фенотипической изменчивости и высокий коэффициент варьирования в зависимости от условий произрастания. Это определяет сложности создания ботанических систем. С другой стороны у сои имеются легко определяемые признаки с наименьшими коэффициентами варьирования в зависимости от условий среды: окраска венчика, окраска опушения, бобов, семян и рубчика длина цветочной кисти, форма и величина семян. Учет их положен в основу ботанических классификаций вместе с более варьирующими признаками: величина и форма семян, бобов, величина и консистенция листьев (грубые, кожистые, тонкие, мягкие), величина цветка, длина вегетационного периода, архитектоника куста и другие.

2.2. Дикорастущая уссурийская соя *Glycine soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack

2.2.1. Ботаническая характеристика

Дикорастущая уссурийская соя – травянистое однолетнее растение с тонким, вьющимся стеблем. В зарослях кустарника высота стебля достигает 1–3 м, завиваясь вокруг ветвей кустарников и стволов деревьев.

Листья сложные, тройчатые, при созревании часто опадающие, сильно варьирующие по форме и величине листочков.

Листочки узкие, от ланцетных до овально заостренных, 3–11 см длиной, 0,6–4 мм шириной.

Цветки дикой сои зигоморфные, очень мелкие 2–3 мм в диаметре, на коротких цветоножках длиной 1–10 мм и более в коротких пазушных кистях в числе 3–15. У основания цветоножки имеется ланцетовидный прицветник.

Парус почти округлый, с выемкой в верхней части и клювообразным заострением на противоположном конце, красно-фиолетовый с тёмным пятном у основания. Крылья (весла) и лодочка светло-фиолетовые. Парус охватывает оба боковых лепестка (вёсла), которые, в свою очередь, покрывают оба срастающихся передних лепестка – лодочку. Лодочка светло-фиолетовая. Чашечка сростнолистная, зеленая или чаще красно-фиолетовая. В нижней части чашечки два ланцетных прицветника. Тычинок 10, пестик 1. Цветки дикой сои в коротких пазушных кистях. У дикой сои, как и у культурной не все цветки образуют бобы. Значительная часть цветков (иногда до 50 %) остаются бесплодными.

Пыльца сои может прорасти внутри пыльника, самоопыление происходит в закрытом цветке.

Бобы мелкие, длиной 7–30 мм, темно-серые, почти черные, слегка изогнутые, покрыты прижатыми волосками. Ширина боба 3,5–5 мм. Число семян в бобе 1–4, реже 5. При созревании бобы растрескиваются по брюшному и спинному швам. Створки бобов спирально скручиваются, и семена разбрасываются на расстояние до 1–3 метров.

Семена по форме округлые, слегка сплюснутые с боков. Окраска кожуры черная, матовая, слегка мозаичная. Вес 1000 семян 9–50 г. Семядоли светло-желтые, с зеленоватым оттенком. Рубчик черный, удлиненный.

Стебель тонкий, нежный, зеленый, с антоцианом, в поперечном сечении округлый, реже трехгранный, длиной 0,5–3,0 м. Стебли зрелых растений сухие и ломкие, имеют ребристую поверхность. Ветвление стебля начинается у его основания. Главный стебель и боковые ветви почти не отличаются поперечным сечением.

Корень стержневой, ветвистый с большим количеством клубеньков, нередко покрывающих главный корень сплошным слоем.

Стебли, листья и бобы покрыты прижатыми, бурыми волосками разной длины, направленными вниз.

2.2.2. Биологические особенности дикой уссурийской сои

Вегетационный период растений большинства разновидностей уссурийской сои 75–130 дней, варьирует в зависимости от длины дня. Минимальная температура начала прорастания семян – около $+5^{\circ}\text{C}$ (у большинства зерновых сортов сои $+6^{\circ}\text{C}$). Дикая уссурийская соя является растением короткого дня.

Семенная продуктивность растений уссурийской сои очень велика. Среднее количество бобов на одно растение – 45–55 штук, но может достигать нескольких сотен и даже тысяч [4, 5, 45, 56 и др.]. Содержание белка в семенах дикой уссурийской сои колеблется от 40,5 до 52,4 % [145].

Йодное число масла дикой сои очень высоко – 150 и более [100], масла культурной сои 125–135. Масло семян дикой сои относится к высушающим маслам, культурной сои – полувывсушающим.

Для дикой уссурийской сои характерна способность к образованию «твердых» семян, способных прорасти через несколько лет. Эта особенность, по нашим данным, проявляется также у 18,8 % семян гибридов между сортами культурной и дикорастущей сои. Семена дикой сои, посеянные осенью в Хабаровске, прорастают в средних числах мая.

Минимальная температура прорастания семян $+5^{\circ}\text{C}$, такая как у амурских кормовых сортов [45] (у зерновых сортов минимальная температура прорастания $+6^{\circ}\text{C}$). На первых этапах рост растений дикой уссурийской сои замедленный. При достижении длины стебля 20–30 см и, особенно, к моменту начала цветения рост растений дикой сои резко активизируется. Во влажных условиях (г. Хабаровск) высота стебля достигает к началу августа максимальной длины стебля – 1–3 м и более. Стебель таких растений в нижней его части сильно ветвится. Угнетенные растения образуют мало боковых побегов. Созревание плодов (бобов) отмечается в начале сентября. Перед их созреванием происходит опадение листьев. Вслед за этим растения высыхают, становятся ломкими, происходит скручивание створок бобов и разбрасывание семян. Представители дикой уссурийской сои отличаются устойчивостью к неблагоприятным условиям внешней среды: засоленности почвы, засухе, переувлажнению, устойчивы к болезням, мало повреждаются вредителями.

По ширине листочков в листе Б.В. Скворцов [105] выделяет у дикой сои две разновидности: *var. lanceolata* Scv., *var. owata* Scw. В.Л. Комаров собрал и описал три разновидности дикорастущей уссурийской сои [67]. В северных районах Амурской области на водоразделе между Амуром и Зеей среди зарослей дикой сои В.А. Золотницким [45] обнаружено один-

надцать новых разновидностей:

- var. *amurica* Zol. (амурская);
- var. *austro-ussuritnsis* Zol. (Южно-Уссурийская);
- var. *zeiensis* Zol. (зейская);
- var. *praecox* Zol. (ранняя);
- var. *splendens* Zol. (блестящая);
- var. *nana* Zol. (малорослая);
- var. *brunnea* Zol. (темно-бурая);
- var. *pirolifolia* Zol. (грушанколистная);
- var. *parva* Zol. (маленькая);
- var. *minuta* Zol. (крошечная);
- var. *hirsuta* Zol. (мохнатая).

Все разновидности четко различаются константными наследуемыми

морфологическими признаками. Разновидности дикой сои различаются между собой продолжительностью вегетационного периода, крупностью семян, способностью к опадению листьев при созревании, формой опушения бобов. Вес 1000 семян представителей дикой сои колеблется между 8,9 (var. *minuta*) и 50 г (var. *pirolifolia*).

Таким образом, обследование географически изолированных популяций (субпопуляций) дикорастущей уссурийской сои в северных районах Амурской области В.А. Золотницким на водоразделе между Амуром и Зеей среди зарослей дикой сои выявило их значительный генетический полиморфизм. В то же время, оценка генетического разнообразия дикорастущей сои методами молекулярного анализа ДНК позволила сделать вывод о том, что популяция из Амурской области в сравнении с другими популяциями *Glycine soja* Sieb. & Zucc. наиболее генетически однородна [32, 33, 100 и др.].

В.А. Золотницким для скрещивания с наиболее скороспелыми сортами культурной сои использовались скороспелые и крупносемянные представители дикой уссурийской сои. Путем гибридизации сортов культурной сои с дикорастущей уссурийской и повторных беккроссов были получены сорта Хабаровская 5, Хабаровская 23 и другие необычайно скороспелые сорта и гибриды с вегетационным периодом 70–80 дней [45], у которых отмечена положительная трансгрессия по этому признаку. Таким образом, кроме высокой пластичности, дикая уссурийская соя обладает значительным генетическим полиморфизмом.

Дикая соя произрастает по долинам рек, на лугах, на склонах сопок, среди камней и песка, на вырубках леса, на заброшенных полях. Дает большую зеленую массу, охотно поедается скотом. На корнях имеет большое количество клубеньков. По мнению В.А. Золотницкого, растения дикого вида сои могут давать спонтанные гибриды с сортами культурной

сои. По мнению других исследователей, это маловероятно.

Таким образом, по многим морфологическим признакам существует параллелизм наследственной изменчивости представителей *Glycine max.* (L.) Merr. и *Glycine soja* Sieb. et Zucc. У представителей дикого и культурного видов сои есть много общего не только в структуре растения и общей морфологии отдельных признаков:

- листья и органы плодоношения размещаются по главному стеблю и боковым побегам в узлах;
- стебель дикой и культурной сои активно ветвится в нижней и средней частях;
- ветвление главного стебля начинается с момента образования первого и второго сложных листьев и заканчивается с появлением первых цветочных кистей;
- в узлах верхнего яруса стебля ветви не образуются;
- рост стебля дикой и культурной сои на ранних этапах онтогенеза замедлен. Усиленный его рост наблюдается перед цветением, в это время происходит быстрое увеличение количества узлов на главном стебле;
- прекращение роста стебля происходит в конце периода плодообразования.

2.2.3. Оценка биоразнообразия дикорастущей сои в центре ее происхождения с использованием молекулярных маркеров на основе ДНК

При достаточно хорошей изученности генетического разнообразия культурных сортов сои, дикорастущие популяции остаются практически не изученными, хотя изучение генетического разнообразия дикорастущих видов растений (и животных) – одна из актуальных проблем современной биологии. Одна из причин, очевидно, заключается, прежде всего, в существовавшей ранее недооценке возможностей практического использования ее генетического потенциала. С другой стороны, *Glycine soja* Sieb. & Zucc – дикорастущая уссурийская соя относится к числу видов, у которых мало исследовано внутривидовое разнообразие, отражающее взаимодействие между генетическим потенциалом вида и факторами окружающей среды. Генетическое разнообразие вида является также показателем его эволюционной устойчивости [128].

В 2000 г. центром «Биоинженерия» РАН совместно с Институтом цитологии и генетики СО РАН, ТИБХ ДВО РАН и Института сои РАСХН проведена экспедиция по сбору дикой сои на островах Японского моря и в районе озера Ханка. Выявлен полиморфизм популяций дикорастущей сои из Дальневосточного региона России и Маньчжурского региона. Показано соответствие отдельных популяций дикорастущей сои эколого-географическим нишам их произрастания [32]. Отмечено, что в популяциях сои существует

тенденция генетической изменчивости, связанная с экологической адаптированностью. Полученные результаты свидетельствуют об активном процессе формирования генетически отличающихся групп дикорастущей сои.

Показано, что популяции дикорастущей сои, оказавшиеся в условиях географической изоляции (Амурская область) демонстрируют наибольшее генетическое удаление от основной субпопуляции дикорастущей сои. Тем более интересно изучение и вовлечение в процессы скрещивания с сортами культурного вида различных, генетически изолированных популяций дикорастущей сои.



Рис. 2.2.3.1. Дикая уссурийская соя
Glycine soja Sieb. et Zucc.
района Шкотово
(по материалам
экспедиции по сбору
дикой сои
на островах Японского
моря
и в районе озера Ханка,
[32] , 2002)

Подобраны специфические праймеры, позволяющие выявлять полиморфизм геномной ДНК различных популяций, сортоформ и сортов сои российского и зарубежного происхождения. В качестве материала для исследования были использованы образцы дикой сои, представляющие 41 местную популяцию из различных экологических ниш Амурской области и Приморского

края. Анализируемые образцы были собраны во время экспедиций 1998–1999 гг., организованных Центром «Биоинженерия» РАН (Москва) и Институтом цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск). Молекулярно-генетический анализ различных образцов дикой сои, произрастающих в разных экологических нишах Амурской области и Приморского края, показал, что уровень полиморфизма ДНК-маркеров у растений дикой сои выше, чем у культурной. В то же время, генетическое расстояние между *Glycine soja* и другими видами *Glycine* в среднем равнялось 0,72, что было близким к генетическому расстоянию между *G. tabacina* и *G. falcata* – 0,68. Изучение RFLP-спектров митохондриальной и хлоропластной ДНК диких и культурных образцов сои, проведенных группой исследователей из Японии, также показало значительные различия между образцами. Двадцать различных типов мт ДНК были объединены в четыре кластера, поразному распространенных на Дальнем Востоке, включая Японию и Китай [149].

Отмечается [100] достаточно высокий полиморфизм по ряду морфологических признаков дикорастущей сои. Показан широкий диапазон изменчивости по форме, величине листовой пластинки, размеру форме и окраске семян. Оценка генетического разнообразия дикорастущей сои методами молекулярного анализа ДНК позволила сделать вывод о том, что популяция из Амурской области в сравнении с другими популяциями *Glycine soja* Sieb. & Zucc. является наиболее однородной в генетическом отношении [100]. Учитывая выявленный ранее В.А. Золотницким значительный полиморфизм этой популяции по константным наследуемым морфологическими признаками, следует продолжить исследование полиморфизма не только ядерной, но и цитоплазматической ДНК [45].

В 1917 г. Б.В. Скворцовым была обнаружена и в 1927 г. описана как новый вид полукультурная соя – *Glycine gracilis* Skv. [105]. Полукультурная соя встречается в качестве сорняка в Северной Маньчжурии. Б.В. Скворцов выделяет четыре разновидности полукультурной сои, все низкорослые. Тип, упоминаемый в литературе как *Glycine gracilis* на основании исследований рода *Glycine*, проведенных Ф. Германом [144], отнесен к виду *G. max.* (L.) Merr.

2.3. Скрещивание представителей *G. max.* (L.) Merr. и *Glycine soja*

Первые сообщения об удачных скрещиваниях представителей культурной и дикорастущей уссурийской сои появились в отечественной и зарубежной литературе в 30 гг. XX в.

В дальнейшем гибриды между представителями культурной и дикорастущей уссурийской соей получены и описаны различными авторами [3, 4, 11, 37, 42–49, 98, 99, 110, 148, 149, 177, 178 и др.]. С.Л. Ting, проводивший скрещивания этих двух видов, установил, что гибриды F₁ обла-

дают «нормальной» фертильностью [172]. В то же время Уильямс [178] сообщил о 50 %-м уровне abortивной пыльцы и яйцеклеток у растений F_1 у 15 гибридов между представителями *G. max.* (L.) Merr. и дикорастущей уссурийской соей. Вместе с тем, растения первого поколения от некоторых таких гибридов имели нормальную фертильность. Имеются достаточно разноречивые данные о степени фертильности пыльцы гибридов, отсутствуют систематические исследования мейоза у гибридов между этими видами, не исследованы клеточные циклы и ритмы митотической активности представителей этих видов и многие другие вопросы.

Наши работы по скрещиванию дикой уссурийской сои с сортами культурной сои были начаты на агробиологической станции Хабаровского государственного педагогического института в 1970 г. [50, 56, 57 и др.]. Скрещивания проводились в достаточно благоприятных условиях высокой относительной влажности воздуха (98 %) в ранние утренние часы при температуре воздуха +16,0-17,5° С.

Затем исследования были продолжены в г. Астрахани на территории Областного эколого-биологического центра. Все цитоэмбриологические исследования проводились на базе кафедры ботаники Астраханского государственного университета с 1975 по 2000 гг. При проведении скрещиваний в качестве материнских использовались растения сортов культурной сои. Для кастрации использовались цветки, готовые раскрыться в день скрещивания (венчик едва вышел за пределы чашечки цветка и имеет слегка различимую окраску лепестков). Цветки дикой уссурийской сои зигоморфные, очень мелкие – 2–3 мм, сидят на цветоножках длиной 1–10 мм и более.

В качестве материнских форм использовались сорта культурной сои Бельцкая 636, Амурская бурая 57, Амурская 41. Дикая уссурийская соя (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) использовалась в качестве отцовской формы. Выбор сортов культурного вида определялся различной степенью генетической и географической близости (или отдаленности) к дикой уссурийской сое.

Сорт Амурская 41 (Амурская желтая) [76, 79] выведен на Амурской опытной станции В.А. Золотницким. Элитное растение выделено в 1930 г. из местного образца сои, полученного в начале того же года из села Козьмодемьяновка Тамбовского района Амурской области. Сорт районирован в 1939 г. По классификации института сои сорт относится к разновидности *Lutea violacea* [79]. Сорт среднеранний. Куст компактный (сжатый), стебель зеленый высотой 60–65 см, верхушка стебля с хорошо развитыми бобами, собранными в кисть. При созревании растения листья опадают. Опушение бурое, густое.

Бобы мечевидные, узкие, вздутые с тупым концом, бурые. В бобе 2–3 семени желтого (медно-желтого цвета). Семядоли желтые. Рубчик небольшой, удлинено-овальный, одноцветный, желтый. Средний вес

1000 семян 140–160 г. Содержание белка в семенах 39,2–43,4 %, масла 21–23 %.

Лист крупный, широко-яйцевидный, в верхнем ярусе листочки клиновидные. Окраска цветка: парус темно-фиолетовый с темным пятном у основания. Крылья светлые с фиолетовым пятном у основания. Лодочка ярко-фиолетовая с белым пятном внизу.

Вегетационный период (в зависимости от условий) 114–144 дня. В годы с поздними весенними и ранними осенними заморозками полностью не вызревает. Высота прикрепления нижних бобов 17 см.

По классификации В.Б. Енкена [35], сорт Амурская 041 относится к маньчжурскому подвиду, разновидность амурская.

Сорт Амурская бурая 57. Выведен В.А. Золотницким, К.К. Малыш, Т.П. Рязанцевой на Амурской опытной станции и ДальНИИСХозе путем индивидуального отбора из местной сои Амурской области [79]. Районирован в 1950 г. Сорт тонкостебельный. Опушение рыжее, густое. Куст полусжатый. Высота стебля 70–90 см, в верхней части выющийся. Листья от средних до мелких. Листочки овально-заостренные, светло-зеленые. Цветки фиолетовые. Бобы мечевидные или серповидные, светло-бурые. Семена овально-плоские, мелкие, светло-бурые или оливково-бурые. Вес 1000 семян 100–130 г. Рубчик удлинено-овальный, средней величины, цвета семенной кожуры.

Сорт среднеспелый. Вегетационный период 120–140 дней. Содержание белка в семенах 42–53 %, масла 16–17 %. Высота прикрепления нижних бобов 8–12 см. Облиственность большая (кормовой сорт). По классификации В.Б. Енкена [35], сорт Амурская бурая 57 относится к маньчжурскому подвиду (*ssp. manshurica*), разновидность нежная.

Сорт Бельцкая 636 выведен в Молдавском НИИ селекции, семеноводства и агротехники полевых культур путем отбора из местного образца. Районирован в 1952 г. Куст сжатый. Стебель высотой 30–50 см. Верхушка стебля слабо завивается. Опушение рыжее, густое. Листья среднего яруса с овально-удлиненными, заостренными листочками. Цветки фиолетовые. Бобы слабоизогнутые, с притупленным концом, рыжие. Семена овальные, бледно-желтые. Вес 1000 семян 120–140 г и более. Рубчик продолговатый, коричневый, с белой полоской.

Сорт раннеспелый. Вегетационный период 120–130 дней (до 145). Содержание белка в семенах 41,4–43,1 %, масла 20,1–20,6 % Высота прикрепления нижних бобов 8–14 см.

По классификации В.Б. Енкена [35], сорт Бельцкая 636 относится к славянскому подвиду, разновидность балканская.

Межвидовые скрещивания были проведены нами по трём гибридным комбинациям:

1. ♀Амурская бурая 57 × ♂дикая уссурийская;
2. ♀Амурская желтая 41 × ♂дикая уссурийская;

3. ♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская.

Комбинации скрещивания различались по степени генетической и географической отдаленности исходных родительских форм.

Автор сортов Амурская бурая 57 и Амурская желтая 41 – В.А. Золотницкий [45, с. 36], отнес их к амурскому подвиду, полагая, что представители этого подвида произошли с участием диких форм сои путем естественной гибридизации. Согласно его гипотезе, так произошли сорта Амурская 42, кормовая Амурская 57 и, возможно, Амурская 41. По его мнению, на такое происхождение указывают: сходный габитус растений, склонность верхушки к завиванию, относительно мелкие семена, постоянное присутствие в урожае «твердых» семян. Иногда встречаются мутации темноокрашенных семян (Амурская 41 и Амурская 42) или матовые семена среди всех глянцевого цвета в Амурской 57 [45].

Принимая эту гипотезу, можно считать, что первая и вторая комбинации скрещиваний включает представителей видов более близких в генетическом и географическом отношении, тогда как третья комбинация скрещивания включает представителей тех же видов, но различающихся в географическом отношении. По классификации В.Б. Енкена сорт Бельцкая 636 относится к славянскому подвиду, разновидность балканская [30].

Кастрация цветка. Для установления наиболее оптимального времени кастрации цветка в конкретных условиях определялся момент раскрывания пыльников. Наблюдения многих исследователей показали, что кастрировать цветки нужно в тот момент, когда пыльники близки к созреванию, имеют светло-зеленую окраску. Чашечку цветка разрезали вдоль вместе с лодочкой венчика (по килю) очень острым концом «глазного» пинцета с гладкой внутренней поверхностью его концов. Вверху средней части лодочки цветка имеется вогнутость, по которой должен проходить разрез. Внутри цветка посередине лодочки располагаются тычинки и пестик. Девять сросшихся тычинок, образующих кольцо вокруг пестика, предпочтительно удалить вместе одним движением пинцета. Десятая, отдельная тычинка, находящаяся с противоположной стороны пестика, требует особого внимания и удаляется через верхний край венчика одним концом пинцета. Особая осторожность требуется для сохранения целостности пестика, который находится внутри кольца тычинок. Столбик пестика слегка изогнут, рыльце шаровидной формы, находится перед созреванием пыльцы на одном уровне с пыльниками тычинок. Завязь пестика покрыта густыми волосками. Соя относится к строгим самоопылителям. Случаи перекрестного опыления составляют, по данным некоторых авторов, от 0,04 до 1 % и зависят от сорта и наличия экстремальных факторов среды, когда открытие венчика может происходить до оплодотворения и до созревания пыльцы и рыльца [31, 35, 76 и др.]. В этих условиях возникает вероятность доступа насекомых к открытым цветкам сои.

Опыление. Цветок сои обладает свойством протогинии (*protogynia*,

proterogynia). Созревание женской генеративной сферы происходит раньше мужской. Рыльце пестика готово к принятию пыльцы у сои значительно раньше, чем растрескиваются пыльники. Чтобы исключить самоопыление, которое происходит еще в закрытом цветке, для скрещивания следует оставить только те кастрированные цветки, в которых пыльники ещё светло-зеленые, пыльца ещё не способна к прорастанию на рыльце пестика. Наблюдения показали, что на ранней стадии развития цветка лепестки венчика плотно сомкнуты и не выходят за пределы чашечки. На этой стадии светло-зеленые с пыльники сидят на коротких тычиночных нитях немного ниже рыльца. Перед растрескиванием пыльники приобретают желтую окраску, тычиночная нить быстро вытягивается. Пыльца имеет округлую форму с отверстиями (порами) в экзине, через которые при прорастании выходят пыльцевые трубки. Процесс растрескивания пыльников начинается в Хабаровске в 5–7 часов утра, и темп его нарастает в цветках очень быстро. К 10–11 часам все пыльники в цветках сои растрескиваются, и пыльца высыпается на рыльце пестика. Это подтверждает результаты микроскопического анализа, проводившегося нами с целью установления наличия или отсутствия пыльцы на рыльце пестика (табл. 5.2). Наблюдения показали, что венчики большинства цветков к 10–11 часам утра, то есть к моменту полного растрескивания пыльников в цветке, полностью распускаются и начинается их постепенное увядание. Таким образом, опыление кастрированных цветков необходимо проводить сразу после кастрации также в ранние утренние часы. В условиях Хабаровска с 10–11 до 17 часов все цветки сои оказываются самоопыленными. После 17 часов начинается постепенное распускание новых цветков.

В условиях сильной воздушной засухи и высокой дневной температуры г. Астрахани соя опыляется клейстогамно. Поэтому кастрацию цветков сои для скрещивания целесообразно проводить лишь рано утром с 4–6 до 7–8 часов, когда венчик цветка не вышел за пределы чашечки, но венчик внутри чашечки уже окрашен и рыльце пестика готово к восприятию пыльцы. Указанное время необходимо использовать для кастрации и опыления, так как пыльца сои в это время наиболее способна к прорастанию на рыльце пестика. Время прорастания пыльцы сои составляет около 25–30 минут, но максимальное прорастание пыльцы достигается через 40 минут (табл. 5.5). Цветочная кисть одного узла содержит от 1 до 3 цветков, пригодных для скрещивания, все остальные удаляются. В дальнейшем все вновь образующиеся бутоны на растениях удаляют. Немалые сложности возникают при сборе пыльцы дикой уссурийской сои из-за очень малых размеров цветка. Цветки дикой уссурийской сои самоопыляются клейстогамно, будучи еще закрытыми. Пыльцу собирают в момент, когда пыльники становятся желтыми, а парус цветка приобретает малиновую окраску.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ СОИ В ПЕРВОМ, ВТОРОМ И ПОСЛЕДУЮЩИХ ПОКОЛЕНИЯХ

Межвидовая гибридизация является не только приемом создания форм с новыми комбинациями генов, но и методом исследования многих вопросов эволюционного процесса. Нередко этот метод в сочетании с геномным анализом гибридов дает прямой ответ на вопрос о том, каким путем произошли те или иные виды, в других случаях дает возможность судить о степени филогенетического родства, о степени гомологии и гомеологии хромосом скрещиваемых видов [81, 121–123 и др.]. Некоторые авторы справедливо рассматривают межвидовую (и межродовую) гибридизацию как один из основных факторов формообразования и эволюции высших растений. Работами ряда авторов установлено большое разнообразие форм в потомстве фертильных межвидовых гибридов, возврат к родительским формам. Было отмечено, что в процессах расщепления межвидовых гибридов не удается установить каких-либо закономерностей. Формообразовательный процесс в этом случае не ограничивается рамками каждого вида, а далеко превосходит их, создавая бесконечные вариации новообразований генов и признаков у потомков.

3.1. Характер наследования качественных и количественных признаков в F_1 - F_2 и последующих поколениях гибридов ♀ *G. max.* и ♂ *G. ussuriensis*

В потомстве гибридов, полученных нами, изучался характер наследования некоторых качественных и количественных признаков: окраска и форма семян, склонность стебля к завиванию, высота растения, количество узлов на главной ветви, ветвистость стебля, количество кистей с плодами, количество семян, плодов на одно растение и другие. Во втором и последующих поколениях гибридов проводился биометрический анализ гибридов и представителей родительских видов, а также корреляционный анализ взаимосвязи признаков родителей и гибридов.

Наблюдения показали, некоторые генетические закономерности, установленные Г. Менделем, проявляются и при отдаленной гибридизации сои, но имеют свою специфику. Первое правило Менделя – единообразие гибридов первого поколения – у межвидовых гибридов сохраняет свою силу.

Первое поколение гибридных растений, полученных от скрещивания представителей ♀ *G. max.* и ♂ *G. ussuriensis*, имело по многим признакам промежуточный фенотип. Большинство признаков дикого вида оказались доминантными. Нижняя часть стебля гибридов по толщине, устойчивости к полеганию, фасциации, степени развития механических элементов почти не отличалась от стебля культурной сои (*G. max.*). Осталь-

ная часть стебля растения от места образования нижних боковых ветвей до верхушки была неустойчивой, склонной к завиванию. Характер наследования некоторых признаков в первом поколении гибридов представлен в таблице 3.1.1.

Таблица 3.1.1

Наследование морфологических признаков в первом поколении межвидовых гибридов (♀ Амурская бурая 57 × ♂ дикая уссурийская)

	Признаки	<i>G. ussuriensis</i> (дикая соя)	<i>G. max.</i> (культурная соя, сорт Амурская бу- рая 57)	Гибриды первого поколения (F ₁)
1	Окраска венчика	Малиновая	Белая	Фиолетовая
2	Склонность вер- хушки стеб- ля к завиванию	Сильная	Слабая	Сильная
3	Величина цветка	Мелкие	Крупные	Средние
4	Форма семян	Сплюснутая	Округлая	Сплюснутая
5	Окраска и блеск семенной кожуры	Черная матовая	Светло- коричне- вая глянцевая	Черная матовая
6	Твердость семен- ной кожуры	Твердая	Мягкая	Мягкая + твердая (5:1)
7	Растрески- ваемость бобов	Сильная	Слабая	Средняя
8	Окраска рубчика	Черная	Коричневая	Черная
9	Опушение (окраска)	Рыжевато-бурое	Светлое, рыжее	Рыжевато-бурое
10	Верхний листочек в листе	Узкий	Широкий	Средний
11	Вес 1000 семян, г	12,8	142,1	53,4
12	Длина боба, см	2,10	3,87	3,25
13	Ширина боба	0,40	0,78	0,65
14	Размеры семян, мм	4,3 × 2,7	8,0 × 5,5	7,0 × 4,0
15	Количество семян в бобе, шт.	3,0	2,7	2,8
16	Куст	Раскидистый, длинный, вью- щийся	Полусжатый, в верхней части вьющийся	Внизу полусжа- тый, вверху рас- кидистый
17	Стебель	Тонкий, нежный, зеленый с антоци- аном, вьющийся, длиной 0,5–3,0 м. Ветвление начина- ется у основания	Грубый, в верхней части тонкий, слегка за- вивающийся	Внизу – грубый. Вверху – тонкий, нежный, вьющий- ся

	Листья	Сложные, тройчатые, варьирующие по форме и величине листочков	Сложные, тройчатые. От средних яйцевидных до мелких	Сложные, тройчатые. Промежуточной величины и формы
	Листочки	Узкие, от ланцетных до овально заостренных	Широкие, овально-заостренные	Широкие, овально-заостренные
	Рубчик	Черный, удлинённый	Удлиненно-овальный, средней величины, бурый	Черный, удлинённый
	Бобы	Мелкие, темно-серые, почти черные, слегка изогнутые	Серповидные, светло-бурые	Серповидные, светло-бурые, промежуточной величины
	Опушение	Волоски прижатые, бурые разной длины	Прямое, рыжее, густое	Волоски прижатые, бурые разной длины

Доминантными являются следующие признаки дикой сои:

- сильная склонность стебля и ветвей к завиванию;
- черная окраска семенной кожуры;
- отсутствие блеска семенной кожуры;
- сплюснутая форма семян;
- растрескивание бобов по брюшному и спинному швам;
- сильное опушение всех органов растения и др.

Наследование многих качественных и количественных признаков в F_1 имело промежуточный характер (табл. 3.1.1): форма, размеры плодов и семян, размеры цветка, размеры и форма листочков в листе, толщина стебля в поперечном сечении. Наследование окраски семенной кожуры отличалось в F_1 в зависимости от гибридной комбинации. Так, при скрещивании сорта Бельцкая 636 (желтые глянцевые семена) с дикой уссурийской (черные матовые семена) растения первого поколения гибридов имели коричневую окраску семенной кожуры без блеска (подробнее наследование окраски семенной кожуры рассмотрено в главе 4). Во втором и третьем поколении произошло расщепление, прямостоячих форм среди гибридов не было. Вьющаяся форма стебля доминировала. Выщепление гибридных растений с прямостоячей формой стебля (культурного типа) произошло в очень небольшом количестве лишь в F_4 - F_8 .

Наши исследования и анализ литературных данных о наследовании количественных признаков у межвидовых гибридов сои показал, что в первом и втором поколениях гибридов по ряду признаков наблюдается чётко выраженный эффект гетерозиса. Растения первого и второго поколения гибридов отличались гибридной мощностью, устойчивостью основания стебля, обилием цветков и плодов. Данные табл. 3.1.2 показывают, что гибридные растения второго поколения значительно превосходят по

развитию ряда количественных признаков представителей обоих родительских видов. Особенно это касается признака – количество плодоносящих кистей со зрелыми бобами. По этому признаку гибридные растения значительно превосходят обе родительские формы.

Очевидно, это объясняется не только явлением гетерозиса, но и наследованием большого количества кистей со стороны дикой уссурийской сои. Общее количество плодовых кистей на растении дикой уссурийской сои достигает 110–150 штук. Однако нередко более половины бобов из этого количества не достигают спелости. Отдельные растения гибридной популяции (родоначальники линий) превосходят по скороспелости обоих родителей, обнаруживая положительную трансгрессию. В генотипе этих растений комбинируются гены двух ценных признаков – большое количество бобов (и кистей) и раннеспелость.

По количеству плодовых кистей в гибридной популяции также происходит расщепление на три фенотипические группы:

- первая – 12–20 кистей на одно растение;
- вторая – 20–60 плодовых кистей;
- третья – 60–140 и более кистей.

Таблица 3.1.2

Развитие некоторых морфологических признаков у межвидовых гибридов второго поколения (F₂) в сравнении с исходными видами

Признаки (в среднем на 1 растение)	G. ussuriensis ♂	G. max ♀	Гибриды (F ₂)		
			F ₂	В % к	
				♂	♀
Среднее количество плодоносящих кистей на одно растение, шт.	41,0	24,1	81,6	199	338
Количество бобов на 1 растение, шт., в том числе зрелых, %	51,0 95,0	43,6 61,1	109,8 95,0	215	252
Количество зрелых семян на 1 растение, шт.	97,2	82,8	209,6	216	253
Длина главного стебля, см	176,0	133,0	181,0	103	136
Высота закладки нижней плодовой кисти, см	5,3	8,8	8,3		
Количество основных ветвей, шт.	5,4	4,8	8,3	153	173
Количество узлов на главном стебле, шт.	18,3	13,3	19,4	106	146

Третья, малочисленная группа гибридных растений с определенной степенью вероятности сочетает в генотипе гены высокой способности

плодообразования и раннеспелости. По количеству бобов в кисти исходные виды почти не различаются (в среднем 2–6 бобов).

Расщепление признаков во втором поколении у межвидовых гибридов сои проявляется особенно широко.

При анализе растений второго поколения нами были выделены следующие фенотипические группы гибридов:

1. Растения очень скороспелые, фенотип близок к растениям культурной сои по большинству морфологических признаков (форма стебля, форма и размеры листьев). Опушение растений светлое, очень густое. В верхней части стебля листья по форме характерны для дикой сои.
2. Растения позднеспелые, стебель и ветви толстые по сравнению с другими растениями гибридов, опушенные, высота стебля небольшая. Стебель полегающий, сильно ветвится. Цветки крупные, опушенные, большое количество бобов в кисти (6–7). Доминируют все признаки культурной сои, кроме общей конституции (габитус) растения.
3. Растения, промежуточные по фенотипу между дикой и культурной соей, средние по продолжительности вегетационного периода.
4. Растения, промежуточные по фенотипу, очень позднеспелые, превосходящие в этом отношении представителей обоих родительских видов.
5. Растения, по большинству признаков близкие к дикой уссурийской сое, но не повторяющие ее фенотип.

Таким образом, можно отметить следующие характерные черты расщепления гибридов во втором поколении межвидовых гибридов:

- возврат части гибридов к комбинациям признаков родительских видов по конституционным особенностям, хотя полного возврата никогда не бывает;
- возникновение большого разнообразия гибридов по сочетаниям морфологических признаков;
- появление гибридов с промежуточным фенотипом;
- возникновение ценных новообразований с положительной или отрицательной трансгрессией развития признаков (гибриды более скороспелые или более позднеспелые, чем оба родителя, большее, чем у родительских видов число бобов в кисти, плодоносящих кистей на одно растение).

На данном этапе анализа следует выделить две группы признаков у гибридов:

- признаки, легко комбинирующиеся в потомстве: высота стебля, продолжительность вегетационного периода, наличие и отсутствие опушения, размеры цветка, окраска семян, форма и размеры листьев;
- признаки (и гены), сцепленные с генами конституционных особенностей вида *G. ussuriensis*: тонкий, неустойчивый стебель, склонность к завиванию ветвей.

Корреляционный анализ показал, что имеет место более высокая степень сопряженности проанализированных морфологических признаков межвидовых гибридов с конституционными особенностями *G. ussuriensis* [45, 46]. Однако по общему количеству цветочных кистей гибрид намного превосходит оба родительских вида, в том числе и дикую уссурийскую сою, у которой число кистей на стебле достигает 100–150 штук. Как правило, более половины из них остаются бесплодными. Некоторые растения гибридной популяции превосходят по скороспелости оба родительских вида. Поэтому в одном генотипе, очевидно, сочетаются гены обоих признаков: большое количество цветочных кистей и раннеспелости.

Таким образом, наследование признаков у межвидовых гибридов сои в первом поколении гибридов характеризуется единообразием или наличием промежуточного фенотипа между представителями исходных видов; во втором поколении происходит расщепление на формы, разнообразие которых превосходит рамки каждого родительского вида.

В таблице 3.1.3 приводятся биометрические данные по анализу развития морфологических признаков (в среднем на одно растение). Количество зрелых семян гибридов (в среднем на одно растение) в F_2 - F_4 в 1,5–3,0 раза превосходило исходные родительские формы. Однако общее количество семян (включая, зеленые) у гибридов F_2 - F_4 было огромно и варьировало в пределах от 38 до 622.

Таблица 3.1.3

Развитие некоторых морфологических признаков у межвидовых гибридов четвертого поколения (F_4) в сравнении с исходными видами

Признаки	G. ussuriensis ♂	G. max. ♀	Гибриды (F_4)		
				В % к	
				♂	♀
Среднее количество плодоносящих кистей на одно растение, шт.	35,5	20,9	60,5	170	295
Количество бобов на 1 растение, шт., в том числе % зрелых	70,5 95,0	35,2 39,7	113,3 100,0	151	322
Количество зрелых семян на 1 растение	133,9	82,8	226,6	169	275
Длина главного стебля, см	124,0	84,0	101,0	81	120
Высота закладки нижней плодовой кисти, см	3,6	7,4	3,5		
Количество основных ветвей, шт.	4,0	4,0	4,6	115	115
Количество узлов на главном стебле	13,7	12,8	13,9	101	108

У дикой уссурийской сои общее количество семян варьировало в разные годы в пределах 65–410, Амурская бурая 57–31–250. Таким образом, потенциальная урожайность у представителей исходных родительских форм и гибридов огромна.

Эти данные не учитывают долю абортивных цветков (завязей) в период цветения сои, но показывают актуальность исследования цитоэмбриологии зародышевого мешка, анализ причин абортивности и поиск механизмов предотвращения этих процессов.

Развитие большинства признаков у гибридов и исходных родительских видов в значительной степени зависит от условий года выращивания. Тем не менее, в любой год исследования дикая уссурийская соя и гибриды её в любых условиях превосходят по элементам продуктивности сорта культурной сои.

3.2. Фенотипическое проявление и изменчивость количественных признаков у представителей дикого и культурного видов сои и межвидовых гибридов

Развитие большинства количественных признаков растений определяется действием многих пар аллелей и влиянием факторов внешней среды. В результате этого возникает их значительная фенотипическая изменчивость. Несмотря на это, между ними существуют определенные и постоянные корреляции. Знание степени взаимосвязи между различными морфологическими признаками растений и признаками, на которые ведется селекция, может подсказать направление селекционного процесса. Многочисленные работы посвящены изучению корреляции признаков пшеницы, хлопчатника, томатов, лука, табака, других культурных растений. Установлено, что величина корреляции между одноименными признаками у различных культур различна. Существуют примеры достижений селекции на основе предварительно вскрытых корреляций признаков. Селекции культурных растений еще не всегда предшествует изучение взаимосвязей между селекционируемыми признаками.

Вопросы корреляции морфологических признаков у культурной сои, ее внутривидовых гибридов освещены в работах отечественных и зарубежных авторов [16, 148, 179, 181 и др.]. Установлено, что фенотипические корреляции между различными морфологическими признаками, в основном, положительные. Величина коэффициентов корреляции их колеблется в пределах 0,04–0,90 и, в определенной степени, зависят от условий произрастания растений. Отдельные работы посвящены исследованию корреляции признаков у гибридов второго поколения или на основе средних данных для линий первого поколения. В то же время в селекции сои, как и других культур, большое значение имеет отбор среди гибридов

F₃-F₄ или более поздних поколений.

В работах, посвященных количественному исследованию изменчивости сои, выявлены признаки, варьирующие в большей или меньшей степени. Очевидна необходимость установления степени взаимосвязи этих признаков у гибридов разных поколений и исходных родительских форм. Представляет значительный интерес сравнение степени корреляции признаков у культурного и дикого видов сои в связи с перспективой использования в селекции дикорастущей уссурийской сои. Здесь ставятся задачи:

- сравнить степень фенотипической изменчивости количественных признаков у дикого и культурного видов сои;
- изучить и сравнить силу влияния генотипа и условий среды на фенотипическое разнообразие некоторых количественных признаков;
- сравнить корреляционную структуру количественных признаков представителей дикого и культурного видов сои;
- выяснить возможности изменения величины и направления фенотипических корреляции у межвидовых гибридов и исходных родительских видов в зависимости от модифицирующих условий среды.

Материал для исследования выращивался на агробиологической станции Хабаровского пединститута. Сравнительный анализ количественных признаков у исходных форм и межвидовых гибридов приводится нами в начале в 1970–1974 гг. Условия произрастания растений в эти годы значительно различались. Это благоприятствовало данному исследованию. 1970 г. характеризовался очень сильным переувлажнением почвы, высокой влажностью воздуха, что способствовало развитию у растений максимальной биомассы. 1971 г., напротив, был засушливым, особенно на ранних этапах развития растений. В 1972 г. сложились условия, оптимальные для роста и развития растений сои.

Аналізу подвергались следующие признаки:

- 1) длина главного стебля;
- 2) высота закладки нижней ветви с плодами;
- 3) количество ветвей первого порядка;
- 4) количество междоузлий на главном побеге;
- 5) длина междоузлий на главном побеге;
- 6) количество бобов на одно растение;
- 7) количество кистей с плодами на одно растение;
- 8) количество бобов в кисти;
- 9) количество семян в бобе.

Объем выборки при анализе каждого признака в различные годы составлял 100 растений. Проводился корреляционный и дисперсионный анализ признаков, исследовались показатели их изменчивости [74, 86, 125].

Фенотипическое выражение большинства количественных признаков у дикого и культурного видов (табл. 3.2.1) в значительной степени за-

висит от условия обитания и изменяется по годам. Несмотря на это, каждая из изучавшихся форм сохраняет свои генетически детерминированные морфологические особенности в любой год. Фенотипическое выражение некоторых морфологических признаков у сорта Амурская бурая 57 ближе к дикому виду, чем у сорта Амурская 41.

Таблица 3.2.1

Фенотипическое проявление количественных признаков представителей культурной, дикой уссурийской сои и межвидовых гибридов
(среднее за 3 года)

Исследуемая форма	Количественные признаки									
	Длина стебля, м	Высота заклад нижн. ветви, см	Количество		Длина междоузлий, см	Количество бобов на 1 растение		Количество		
			Ветвей I порядка	Междоузлий на гл. стебле		Всего, шт.	В т.ч. % зрелых	Плодовых кистей	Бобов на 1 кисть	Семян в бобе
Glycine max., сорт Амурская желтая 41	0,65	11,9	2,9	11,3	6,0	20,8	95,0	9,8	2,2	2,7
Glycine max., сорт Амурская бурая 57	0,98	8,8	5,2	12,1	8,7	30,5	55,0	20,2	1,8	2,7
Glycine soja	1,14	5,8	6,4	11,6	9,0	51,5	95,0	27,8	1,9	3,0
МВГ F ₂ -F ₄ популяции	1,25	5,9	7,1	15,5	8,4	87–109,8	90,7	54,8	2,0	2,8

Примечание. Уровень значимости (достоверность) выборочных показателей: $p \geq 0,001 (***)$.

Сходство проявляется, также в склонности к завиванию верхней части стебля у сорта Амурская 57. Обращает на себя внимание удивительная способность дикой уссурийской сои к образованию большого числа плодов и кистей с плодами, независимо от условий года.

При сравнении некоторых морфологических признаков у гибридов и исходных форм (табл. 3.2.1) обращает на себя внимание ярко выраженный гетерозис. Наиболее сильно гетерозис проявился в способности гибридов к образованию большого количества кистей с плодами и бобов на одно растение. Все изучаемые количественные признаки у культурного и дикого видов сои в значительной степени подвержены варьированию (табл. 3.2.2).

Таблица 3.2.2

**Коэффициенты вариации количественных признаков представителей культурной, дикой уссурийской сои и межвидовых гибридов
(многолетние средние данные, г. Хабаровск)**

Исследуемая форма	Коэффициенты вариации количественных признаков в %							
	Длина стебля, см	Высота закл. нижн. ветви, см	Количество, шт		Длина междоузлий, см	Колич бобов на 1 раст.	Кол-во кистей с плодами	Колич бобов на 1 кисть
			Ветвей I порядка	Междоузлий на гл. стебле				
Сорт Амурская желтая 41	13,2	28,3	46,1	13,6	17,2	22,1	23,6	23,1
Сорт Амурская бурая 57	16,2	25,4	26,5	17,8	20,7	40,7	40,2	35,2
Популяция дикой уссурийской сои	19,5	30,4	39,3	22,8	23,9	35,2	48,0	26,0
МВГ F ₂ F ₃ F ₄ (Амурская бурая 57 × дикая уссурийская)	23,7	35,7	32,7	23,2	16,7	48,0	44,0	21,6

Примечание. Уровень значимости (достоверность) выборочных показателей: $p \geq 0,001$ (***)

У исследованных форм наиболее высокой изменчивостью обладают такие признаки, как количество бобов и количество кистей с плодами на одно растение. Несколько меньше варьируют количество междоузлий на главном стебле и их длина. Два сравниваемых сорта культурной сои также значительно различаются по степени варьирования признаков. Сорт Амурская желтая 41 отличается большей стабильностью признаков, большей степенью их морфологической выравненности, более узкой нормой реакции. Фенотипическая изменчивость признаков гибридной популяции в F₂-F₄ значительно выше, чем у исходных родительских форм в силу ее высокой гетерозиготности и процесса расщепления гибридов. Вариабельность большинства признаков во втором поколении оказалась в целом ниже, чем в третьем и четвертом. Последнее, возможно, объясняется тем, что во втором поколении межвидовых гибридов ещё нет типично рецессивных форм. Они появляются в процессе дальнейшего расщепления в третьем и четвертом поколениях.

Представляет интерес сравнение не только общей фенотипической изменчивости признаков, но и оценка значения в ее возникновении генотипа вида и условий произрастания растений (различные годы). В табл. 3.2.3 приводятся результаты дисперсионного анализа взаимодействия этих двух факторов на относительно стабильный признак – количество узлов на главном стебле.

Таблица 3.2.3

**Результаты дисперсионного анализа влияния
генотипа вида сои (фактор А), условий года (фактор В) и их сочетания (АВ) на ре-
зультативный признак: количество узлов на главном стебле**

	А	В	АВ	Х	У	Z
Дисперсия (C_i)	3,8	57,1	133,1	193,0	861	1054
Показатель силы влияния (η_i^2)	0,003	0,054	0,126	0,183	0,817	1,000
Критерий Фишера F и его достоверность	0,34	2,58	6,00 **	3,48 **	-	-

Примечание: $p < 0,05$ *; $p < 0,01$ **; $p < 0,001$ ***; С – дисперсия: C_A – обусловленная фактором А (генотип вида), C_B – обусловленная фактором В (условия среды), C_{AB} – дисперсия, обусловленная сочетанием градаций двух факторов, C_X общая факториальная дисперсия, C_Z случайная дисперсия, C_Y общая дисперсия; η_i^2 – показатель силы влияния каждого из факторов. $\eta_i^2 = C_i / v_i$, где v_i – число степеней свободы.

Дисперсионный анализ (табл. 3.2.3) показал, что достоверным оказалось лишь влияние сочетания градаций двух факторов: генотип вида и условий года на количество узлов на главном стебле. Оказалось, что для представителей культурной и дикой уссурийской сои одни и те же условия понижают данный результативный признак, другие повышают его, хотя и в разной степени, но однонаправленно. Таким образом, реакция дикорастущих и культурных представителей на изменение количества узлов (и междоузлий) на главном стебле в зависимости от внешних условий совпадает. Количество узлов на главном стебле достоверно изменяет только сочетание градаций обоих факторов. Для представителей обоих видов (сорт Амурская бурая 57 и дикая уссурийская) одни и те же условия года понижают результативный признак, другие – повышают его, хотя и в разной степени, но однонаправленно.

Таблица 3.2.4

**Результаты дисперсионного анализа влияния генотипа вида
(фактор А), условий года (фактор В) и их сочетания (АВ)
на количество продуктивных кистей на одно растение**

	А	В	АВ	Х	У	Z
Дисперсия (C_i)	3779,5	808,0	1252,5	5840	5220	11060
Показатель Силы влияния (η_i^2)	0,342	0,073	0,113	0,528	0,472	1,000
Критерий Фишера F и его достоверность	34,0 ***	7,3 **	11,3 ***	17,5 ***	-	-

Роль генотипа и условий среды в реализации признаков, сильно варьирующих – количество бобов и плодовых кистей на одно растение, составляющих главные элементы продуктивности, у культурных и диких растений сои оказалась несколько иной (табл.3.2.4 и 3.2.5).

Несмотря на высокую вариабельность признака: количество продуктивных кистей на одно растение, влияние генотипа вида на фенотипическую изменчивость этого признака оказалось достоверным (при $p < 0,001$), показатель силы влияния $\eta^2_A = 0,342$ (34,2 %). Влияние условий года: $\eta^2_B = 0,073$ (7,3 %) на изменчивость этого признака также достоверно (при $p < 0,01$). Влияние сочетания градаций этих факторов (AB) также достоверно при $p < 0,001$. Суммарное факториальное влияние ($\eta^2_x = \eta^2_A + \eta^2_B + \eta^2_{AB}$) составило 52,8 %. Влияние каждого фактора в значительной степени определяется действием другого фактора.

При оптимальных условиях развития у дикой уссурийской сои количество продуктивных кистей в среднем на одно растение резко увеличивается, у культурной сои этот признак изменяется меньше. Генотипическая обусловленность разнообразия признака количество бобов на одно растение (таблица 3.2.5) примерно такая же. Показатель силы влияния генотипа вида на фенотипическое разнообразие признака $\eta^2_A = 0,276$ (при $p < 0,001$). Влияние условий года на развитие этого признака несколько выше по сравнению с предыдущим признаком $\eta^2_B = 0,123$ при $p < 0,001$. Сила влияния сочетания градаций обоих факторов (AB) $\eta^2_{AB} = 0,133$ достоверна при $p < 0,001$.

Таблица 3.2.5

Результаты дисперсионного анализа влияния генотипа вида (фактор А), условий года (фактор В) и их сочетания (AB) на результативный признак: количество бобов на одно растение

	A	B	AB	X	Z	Y
Дисперсия (C_i)	11707,6	5328,0	5588,1	22623,7	19916,7	42540,4
Показатель силы влияния (η^2_i)	0,276	0,133	0,133	0,532	0,468	1,000
Критерий Фишера F и его достоверность	27,8***	12,6 ***	13,3 ***	17,8 ***	-	-

У растений дикого вида при оптимальных условиях развития количество бобов на одно растение резко увеличивается. У растений культурного вида оно почти не изменяется. Таким образом, различия по этим признакам между диким и культурным видом генотипически обусловлены. Дикий вид сои обладает более высокой способностью к образованию плодов (табл. 3.2). Весьма перспективно перенести эту способность на культурные сорта. Таким образом, сильно варьирующие признаки – количество продуктивных кистей и количество бобов на 1 растение – в значительной степени обусловлены генотипически. Для менее варьирующего признака - количество междоузлий на главном побеге – сила влияния генотипа вида на фенотипическое разнообразие оказалась меньшей и недостоверной. Коэффициент вариации является показателем общей изменчивости признака, определяемой генотипически и фенотипически.

3.3. Фенотипические корреляции признаков в зависимости от степени их изменчивости

Большинство изученных признаков у дикого и культурного видов сои, а также у их гибридов находятся между собой в положительной корреляционной зависимости (табл. 3.3.1), за исключением двух пар признаков:

- количество продуктивных кистей на одно растение и количество бобов в них;
- количество междоузлий на главном побеге и их длина.

Эти признаки проявляют отрицательную корреляционную зависимость. Принципиальных отличий в направлении и степени корреляционных взаимосвязей признаков у дикого и культурного видов сои не обнаружено. Одноименные признаки проявляют сходные корреляционные зависимости у обоих видов. Различия же в деталях существуют даже у двух сравниваемых сортов культурной сои. Например, длина стебла у сорта Амурская 41 в большей степени определяется растяжением междоузлий, а у сорта Амурская 57, прежде всего, увеличением их количества.

Если сравнить степень изменчивости признаков (табл. 3.2.1) и их корреляцию (табл. 3.3.1), обнаруживается закономерность в согласованности показателей более низкой изменчивости признаков с их более низкой корреляцией у сортов культурной, а также у дикой сои. Несколько более высокая изменчивость признаков у дикой сои и у сорта Амурская бурая 57 соответствует более высоким значениям коэффициентов корреляции (по сравнению с сортом Амурская 41). Таким образом, чем шире размах изменчивости признаков в онтогенезе, тем сильнее корреляционная взаимосвязь между ними.

Таблица 3.3.1

**Корреляция признаков у представителей *Glycine max.*,
дикой уссурийской сои и межвидовых гибридов**

Форма, вид, сорт	Коэффициент корреляции между							
	Длиной стебля и		Количеством					
	кол-вом междоузлий	длиной междоузлий	ветвей и бобов	узлов и бобов	узлов и кистей	кистей и бобов в кисти	кистей и бобов общ.	колич. и дли- ноймеждо- узлий
<i>Glycine max.</i> , сорт Амурская желтая 41	0,12	0,42*	0,45*	0,45*	0,52 **	-0,40*	0,90 ***	-0,56**
<i>Glycine max.</i> , сорт Амур- ская бурая 57	0,59 **	0,38*	0,76 ***	0,54 **	0,65 ***	-0,42*	0,89 ***	-0,52**
<i>Glycine soja</i>	0,56 **	0,15	0,68 ***	0,58 **	0,67 ***	-0,04	0,90 ***	-0,72 ***
популяция МВГ F ₄	0,59 **	0,47*	0,40*	0,62 **	0,72 ***	0,11	0,88 ***	-0,06
линия МВГ F ₄	0,46*	0,41*	0,36*	0,56	0,59 **	-0,09	0,62**	-0,62 **

При гибридизации изучаемых видов сои нами отмечен факт изменения степени фенотипических корреляций признаков, в основном, в сторону их увеличения. Эта тенденция особенно заметна во втором поколении гибридов (по сравнению с F₂-F₃) и, вероятно, является следствием проявления эффекта гетерозиса. При этом для пары признаков – количество плодовых кистей на одно растение/количество бобов в кисти в гибридной популяции отмечено изменение направления корреляции с отрицательной (у исходных форм) на положительную взаимосвязь. Индивидуальный отбор из гибридной популяции приводит к снижению степени варьирования признаков и фенотипических корреляций между ними.

На величину корреляционных зависимостей признаков существенное влияние оказывает комплекс условий произрастания растений разных лет (табл. 3.3.1). В засушливых условиях произошло изменение направления фенотипических корреляций некоторых признаков (у дикого и культурного видов одновременно). Это касается пары признаков – количества узлов на главном побеге и количества продуктивных кистей на одно растение. В засушливых условиях бобы завязывались только в нижних цветочных кистях. У растений с большим количеством цветочных кистей бобов завязывалось мало. Следовательно, оптимальные условия развития растений способствуют не только максимальной реализации признаков, но

и максимальному проявлению фенотипических корреляций между ними.

Таким образом:

1. Все изучавшиеся признаки представителей дикого и культурного вида и гибридов между ними в значительной степени варьируют.
2. Наименее изменчивыми из изучавшихся признаков оказались: длина главного побега, количество узлов и междоузлий на главном побеге, средняя длина междоузлий. Наибольшему варьированию подвержены признаки: количество продуктивных кистей и количество бобов на одно растение.
3. Коэффициент вариации признака является показателем его генотипического и фенотипического разнообразия.
4. Более высокая изменчивость признаков у дикого и культурного видов сои сопровождается более высокой их корреляцией.
5. Наряду с существованием стабильности корреляционной зависимости признаков, возможно изменение направления их взаимосвязи при гибридизации и изменении условий произрастания растений.
6. Фенотипические корреляции признаков у межвидовых гибридов выше, чем у представителей исходных видов.
7. Оптимальные условия произрастания растений способствуют максимальному проявлению фенотипических корреляций признаков.
8. Потенциальная урожайность у представителей исходных родительских форм и гибридов огромна. Данные биометрического анализа не учитывают долю abortивных цветков (завязей) в период цветения сои, но доказывают актуальность исследования цитологии и эмбриологии зародышевого мешка сои, анализа причин abortивности и поиск механизмов предотвращения этих процессов.

ГЛАВА 4. НАСЛЕДОВАНИЕ ОКРАСКИ СЕМЯН У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ СОИ

Представители рода *Glycine L.* отличаются большим разнообразием типов окраски кожуры семян, рубчика. Окраска семян мало зависит от условий внешней среды и может являться модельным признаком при анализе расщеплений. Согласно классификации В.Б. Енкена [30], выделяется четыре основные окраски семенной кожуры: желтая, зеленая, коричневая, черная. Каждая из перечисленных групп включает несколько оттенков соответствующей окраски. В группе желтых семян встречаются следующие оттенки: светло-желтый, темно-кремовый, зеленовато-желтый.

В группе зеленых семян различают два основных оттенка – зеленый и ярко-зеленый. Последний тип окраски характерен для форм сои с зелеными семядолями. Коричневые семена отличаются темно-каштановым, коричневым и красновато-каштановым оттенками.

Доказано, что филогенетически «старым» формам сои свойственна темная окраска семенной кожуры, «молодым» – светлая [11, 35 71–73, 132 и др.]. Черная окраска семян доминирует над всеми остальными [35, 79, 130, 148, 150, 170, 178, 179 и др.]. Выявлено несколько генетических локусов, детерминирующих синтез соответствующих пигментов [159], определяющих окраску семенной кожуры (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Генетическая детерминация окраски кожуры семян сои

Гены	Окраска семенной кожуры	Литература
$B_1-B_2-B_3$	При комплементарном действии проявляется темная окраска	180
$b_1-b_2-b_3$	При совместном и независимом действии – светлая окраска	180
$T-R-(t-R-)$	Черная окраска	157, 180
$t-r-$	Тускло-желтая окраска	157, 180
$T-r-$	Коричневая окраска	157, 179
$O-o, W-w$	Плейотропные гены-модификаторы черной и коричневой окраски	148
G (при отсутствии T и R)	Зеленая	171
g -	Желтая (или светло-желтая)	171
(G_1-G_2)	При комплементарном действии – ярко-зеленая окраска	150
(g_1-g_2)	Светло-коричневая	150
$Ci-$	Контролируют действие гена G , вызывая светло-коричневую	150

Ci-	или светло-бронзовую окраску
-----	------------------------------

Установлено, что блеск семенной кожуры [150] определяется серией аллелей $G1-gl$, $G1_1-gl_1$, $G1_2-gl_2$, при этом возможны комбинации скрещиваний с различным характером наследования блеска кожуры семян от доминантного типа до типично рецессивного. Различными авторами описано большое число аллелей, определяющих мозаичность окраски семенной кожуры.

В нашей работе ставилась задача получить дополнительные сведения о генетической детерминации окраски семенной кожуры у сои на основе изучения формообразовательного процесса у межвидовых гибридов между культурной и дикой уссурийской соей.

Наследование окраски семенной кожуры изучалось у гибридов $F_1 - F_6$, полученных при скрещивании сорта Бельцкая 636 с дикорастущей уссурийской соей. Вегетационный период используемой для скрещивания формы дикой сои составлял 100–140 дней. Растения уссурийской сои имели мелкие, плоские бобы, черную матовую (с неясной мозаичностью) окраску семенной кожуры, вьющийся стебель. Бельцкая 636 – сорт культурной сои, использованный для скрещивания, в качестве материнской формы, имеет желтую окраску семян, рубчик черный с белой полоской. Форма семян округлая, выпуклая. Вес 1000 семян 100–120 г. По классификации В.Б. Енкена [35], этот сорт относится к славянскому подвиду культурной сои. Он далек от дикой уссурийской сои в генетическом и географическом отношении. В плодовой кисти образуется от 3 до 6 бобов. Вегетационный период 103–118 дней.

4.1. Наследование окраски семенной кожуры в F_1-F_2

Поскольку признак черной окраски семян сои является доминантным по отношению ко всем другим типам окраски, предполагалось, что растения F_1 будут иметь черные семена. Однако все семена первого поколения по изучаемой комбинации оказались коричневыми.

Межвидовые гибриды первого поколения, полученные нами по другой комбинации (♀ Амурская бурая 57 \times ♂ дикая уссурийская), имели черную окраску семян с мозаичным рисунком, характерную для дикого вида. Поскольку многими исследователями установлен доминантный характер наследования признака черной окраски семян, остается предположить наличие в генотипе форм культурной сои доминантного гена-ингибитора (супрессора), который мы обозначили Ss. Начиная с F_2 , гибридная популяция расчленялась на фенотипические группы, различающиеся по окраске семян.

Наличие в генотипе Бельцкая 636 сои локуса S препятствует выработке антоциановых пигментов у межвидовых гибридов и проявлению черной окраски (ген R) семенной кожуры. Если верно это предположение, то основные различия по окраске семян скрещиваемых форм будут опре-

деляться следующим образом: черная семенная кожура дикой сои – TTRRssGG (G, — ген зеленой окраски семенной кожуры), желтая окраска семян сорта Бельцкая 636 – генами ttrSSgg.

Таблица 4.1.1

**Расщепление по окраске семян в F₂ у гибридов сои
(♀ Бельцкая 636 X ♂ дикая уссурийская)**

Фенотип F ₂	Предполагаемый генотип	Расщепление по парам признаков		Достоверность, p
		фактическое	теоретическое	
1. Коричневые 2. Черные	T-R-S-G- (T-r-S-G-) T-R-s-G-(T-R-s-g)	276:208	9:7	***
3. Зеленые 4. Желтые	l-r-S-G(t-r-s-G) t-r-S-g(t-r-s-g)	197:58	3:1	
В том числе: матовые глянцевые	Gl-glgl	474:165	3:1	*

Поскольку ген-ингибитор S эпистатичен по отношению к фактору R, гибриды F₁ с генотипом TrRrSsGg имеют коричневую окраску.

В F₂ произошло расщепление на четыре основные фенотипические группы (табл. 4.1.1): растения с черными, коричневыми, зелеными и желтыми семенами. Появление в F₂ растений с зелеными семенами указывает на наличие в генотипе дикой уссурийской сои локуса G, проявляющего свое действие при отсутствии генов T-R-.

Доминантная черная окраска семян во втором поколении появляется вновь в потомстве растений с коричневой окраской семенной кожуры в результате выщепления растений с генотипом T-R-ss. В этом случае доминантный ген R выходит из-под контроля гена-ингибитора.

Доминантных форм с черной окраской семян во втором поколении оказалось меньше, чем с коричневой. По этой паре признаков в F₂ и следующих поколениях наблюдалось четкое расщепление в отношении: 9 коричневых : 7 черных (табл. 4.1.1). Подтвердился моногенный характер наследования зеленой и желтой окрасок семян.

Изучение наследования окраски семенной кожуры выявило расщепление по другой паре альтернативных признаков – наличию блеска семян (глянцевые) и его отсутствию (матовые). По этой паре признаков нами обнаружено четкое моногенное расщепление во втором и последующих поколениях. Аналогичные результаты получены ранее Кавахарой по одной из комбинаций F₂ межвидовых гибридов [150].

4.2. Наследование окраски семенной кожуры в третьем и четвертом поколениях

Каждая выявленная нами в F_2 фенотипическая группа в третьем поколении вновь дала значительное расщепление по изучаемому признаку (табл. 4.2.1). Анализ расщепления показал, что в генотипе растений с черной окраской кожуры семян, кроме факторов T-R-, содержатся гены: G-g, Ci-ci, Gl-gl, комплементарные гены G_1 и G_2 , определяющие ярко-зеленую окраску семян, W_1w_1 и другие, модифицирующие действие генов пигментации семенной кожуры.

В генотипе растений с черными семенами присутствует всегда рецессивная аллель гена-ингибитора ss, в генотипе растений с коричневой окраской – доминантный аллель этого гена T-R-S-. Коричневая окраска может определяться и генами Trs. Оливковая (ярко-зеленая) окраска семян определяется, по-видимому, действием комплементарных генов G_1 - G_2 - [150], модифицирующих проявление пары G-g.

В гомозиготном состоянии рецессивные аллели g_1g_2 определяют слегка коричневую окраску желтых семян. Светло-коричневая окраска семенной кожуры является, по нашему мнению, результатом одновременного присутствия в генотипе факторов G- и Ci-. Принимая участие в контроле над действием гена G, фактор Ci дает светло-коричневую или бронзовую (ci) окраску семенной кожуры.

Хотя локус G(g) всегда присутствует в генотипе вместе с одной из аллелей Ci-ci, зеленые семена не всегда имеют желтоватый оттенок, так как факторы Ci-ci проявляют свое действие лишь в присутствии комплементарных факторов окрашенности кожуры семян ($B_1 B_2 B_3$) [150].

Совершенно неожиданным оказалось появление среди потомков растений со светлой окраской семян форм с черной окраской семенной кожуры. В F_3 это явление обнаружено лишь при анализе расщепления группы растений, полученных из семян с зеленой окраской (табл. 4.2.1), в четвертом поколении при расщеплении растений с зелеными и желтыми семенами. Частота таких растений составила в F_4 0,09 %. Появление этой фенотипической группы закономерно вследствие продолжения процесса расщепления по паре аллелей S-s гена-ингибитора и выщепления растений с генотипом: t-R-s-G-(t-R-s-g-), где ген R выходит из-под контроля гена-ингибитора S.

**Спектр расщепления по окраске семян в F₃ у гибридов сои
(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)**

Фенотип в F ₂	Спектр расщепления в F ₃	Предполагаемый генотип
Черные матовые	Черные матовые Черные глянцевые Коричневые матовые Зеленые глянцевые	T-R-ssG-Ci-(Gl) T-R-ssG-Ci-(gl) T-R-S-G-Ci-(Gl) ttrS-G-cici(gl)
Черные глянцевые	Черные глянцевые Коричневые глянцевые Ярко-зеленые глянцевые Желто-зеленые глянцевые Желтые глянцевые (слегка коричневые)	T-R-ssG-Ci-(gl) T-R-S-G-Ci-(gl) ttrS-G-cici(G ₁ G ₂) ttrS-GgCi-(B ₁ -B ₂ -B ₃) ttrS-ggci(g ₁ -g ₂)
Коричневые матовые	Черные матовые Черные глянцевые Коричневые матовые Ярко-зеленые матовые Зеленые глянцевые Желтые глянцевые Светло-коричневые	T-R-ssG-Ci-(Gl) T-R-ssG-Ci-(gl) T-R-S-G-Ci-(Gl) ttrS-G-cici(G ₁ -G ₂ -) ttrS-G-cici(gl) ttrS-ggci(gl) ttrS-ggCi-(B ₁ -B ₂ -B ₃ -)
Светло-зеленые глянцевые	Светло-зеленые глянцевые Желтые глянцевые Светло-коричневые Ярко-зеленые глянцевые Черные Бронзовые	ttrS-G-cici(gl) ttrS-gg-cici(gl) ttrS-ggCi-(B ₁ -B ₂ -B ₃ -) ttrS-G-cici (G ₁ -G ₂ -) ttR-ss-G-Ci- ttrS-g-cici(B ₁ B ₂ B ₃)

Примечание. В скобках отмечены гены, определяющие фенотип лишь данной группы, но не играющие роли для других групп.

Таким образом, в F₃ нами выделено 7–8 групп гибридов по окраске семенной кожуры, однако число пар аллелей, участвующих в детерминации этого признака, значительно больше. Расщепление по отдельным парам альтернативных признаков достоверно соответствует теоретически ожидаемым формулам (табл. 4.2.2). Исключение составляет расщепление по паре зеленые/желтые семена вследствие сильного модифицирования признака зеленой окраски влиянием генов других аллельных пар. Однако объединение всех семян с различными оттенками зеленой окраски в одну группу дает отношение 497 зеленых : 143 желтых, которое достоверно соответствует отношению 3:1.

**Количественное соотношение основных фенотипических групп
по окраске семян в F₃ межвидовых гибридов сои**

Фенотип в F ₄	Классы расщепления в F ₃ , число растений (по парам альтернативных признаков)	Ожидаемое расщепление	p
Черные матовые	Коричневые (198) : черные (126)	9 : 7	*
	Светло-зеленые (17) : светло желтые (0)	-	
Коричневые матовые, в том числе	Коричневые (330) : черные (289)	9 : 7	*
	Светло-зеленые (120) : светло-желтые (32)	3 : 1	***
	Матовые (589) : блестящие (182)	3 : 1	*
Светло-зеленые глянцево-зеленые	Светло-зеленые (294) : светло-желтые 143	3 : 1	
	Желто-зеленые (60) : ярко зеленые (51)	1 : 1	*
- в том числе	Матовые (0) : блестящие (547)		-

Примечание. * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001.

В F₄ (табл. 4.2.3) спектр расщепления межвидовых гибридов остался широким, что свидетельствует о высокой степени их гетерозиготности. Однако новых фенотипических групп в F₄ по сравнению с F₃ не получено. Гибриды третьего поколения с черными семенами в F₄ дали сравнительно ограниченное расщепление, что может свидетельствовать о возрастании степени гомозиготности этой группы растений.

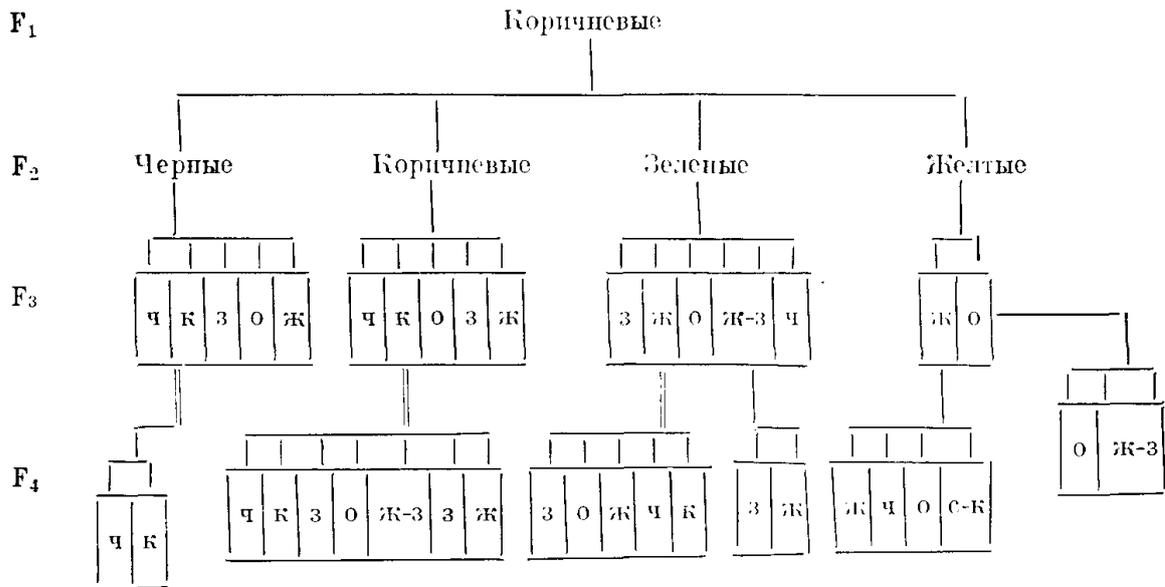
Наиболее широким оказался спектр расщепления по окраске семян среди гибридных форм, полученных из коричневых семян. Здесь обнаружили все описанные ранее типы окрасок. Как в F₃, так и в F₄ из растений с коричневой окраской семян получены потомки с черными семенами. Появление этого признака также в потомстве растений, полученных из семян желтой и зеленой окрасок, является еще одним убедительным доказательством существования гена-ингибитора S, эпистатичного гену R, определяющему черную окраску.

На основе анализа расщепления в F₁-F₄ межвидовых гибридов мы предлагаем следующую схему наследования окраски семенной кожуры у сои по данной комбинации скрещивания.

СХЕМА НАСЛЕДОВАНИЯ ОКРАСКИ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ СОИ

(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)

P: ♀ желтые семена × ♂ черные семена



Условные обозначения основных групп по окраске семенной кожуры:

ч – черная; к – коричневая; з – зеленая; о – оливковая (ярко-зеленая).

ж-з – желто-зеленая; с-к – светло-коричневая; ж – желтая

В результате анализа наследования окраски семян выявился четкий доминантно-рецессивный характер наследования окраски еще одной пары признаков – наличие и отсутствие блеска семенной кожуры (при доминировании гена матовой поверхности Gl-). Как в F₂, так и в F₃ получено достоверное расщепление по этой паре альтернативных признаков в отношении 3 : 1.

Растения с глянцевыми семенами дают в последующих поколениях только глянцевые. Матовая поверхность семян наследуется доминантно, при этом почти всегда сцепленно с филогенетически «старыми» признаками – черной и коричневой окрасками семян.

Филогенетически «молодые» признаки зеленой и желтой окрасок семян наследуются, как правило, сцепленно с глянцевой их поверхностью, что является свидетельством сцепления генов, детерминирующих эти признаки. Частота их перекреста составляет 3–4 %.

Анализ полученных данных доказывает весьма сложную наследственную обусловленность признака окраски семенной кожуры. Обнаружена значимость учета окраски семян при отборе из популяции межвидовых гибридов форм с определенным фенотипом, по общему габитусу растений. Как

правило, растения с черными семенами были близки к дикому типу.

Таблица 4.2.3

**Расщепление по окраске кожуры семян в F₄ межвидовых гибридов сои
(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)**

Фенотип в F ₃	Спектр расщепления в F ₄	Предполагаемый генотип
Черные матовые мозаичные	Черные мозаичные матовые	T-R-ssG-Ci(Gl)
	Черные мозаичные глянцевые	T-R-ssG-Ci(gl)
	Коричневые матовые	T-R-S-G-Ci-(Gl)
Черные глянцевые	Черные мозаичные глянцевые	T-R-ss G-Ci-(gl)
	Коричневые глянцевые	T-R-S-G-Ci-(gl)
Коричневые матовые (потомство растений с коричневыми семенами)	Черные матовые и глянцевые	T-R-ss-G-Ci-(Gl-gl)
	Коричневые различных оттенков (матовые и глянцевые)	T-R-S-G-Ci-(Gl-gl)
	Зеленые глянцевые	ttrS-G-cici(gl)
	Оливковые, матовые и глянцевые	ttrS-G-cici(G ₁ G ₂)
	Желто-зеленые, глянцевые и матовые	ttrS-G-Ci-(Gl-gl)
	Желтые матовые и глянцевые	ttr S-ggcici(Gl-gl)
Коричневые матовые (потомство черных)	Светло-коричневые	ttrS-Gcici-
	Черные матовые и глянцевые	T-R-ssG-Ci-(Gl-gl)
	Коричневые разных оттенков (матовые и глянцевые)	T-R-S-G-Ci-(Gl-gl)
	Оливковые	T-R-S-G-cici (G ₁ G ₂)
	Желтые	ttr-S-ggcici
Зеленые	Зеленые	ttr S-G-cici
	Черные	T-R-ssG-Ci-
	Зеленые разных оттенков	ttrS-G-Ci-(b ₁ -b ₂ -b ₃)
	Оливковые	ttr S-G-cici(G ₁ -G ₂)
	Желтые	ttr S-gg-cici
Желтые глянцевые	Светло-коричневые	ttrS-Gcici-(B ₁ -B ₂ -B ₃)
	Черные	T-R-ss G-Ci-
	Желтые	ttr S-ggcici
	Оливковые (ярко-зеленые)	ttr S-G-cici (G ₁ -G ₂)
Оливковые	Светло-коричневые	ttr S- ggCi- (B ₁ -B ₂ -B ₃)
	Оливковые (ярко-зеленые)	ttrS-G-cici(G ₁ -G ₂)
Желто-зеленые	Желто-зеленые	ttrS-Ci-(B ₁ -B ₂ -B ₃)
	Зеленые разных оттенков	ttrS-G-cici-(B ₁ -B ₂ -B ₃)
	Желтые разных оттенков	(ttrS-ggCi-(b ₁ -b ₂ -b ₃))

Группа растений с коричневыми семенами состояла из различных (по габитусу) форм. Она включала:

- растения, близкие к дикому виду;
- растения с всевозможными комбинациями признаков дикого и культурного родителей;
- растения, близкие по фенотипу к культурному виду.

Растения с прямостоячей формой стебля были обнаружены нами лишь в четвертом поколении среди гибридов, имеющих желтую и светло-зеленую окраску кожуры семян. Таким образом, окраску семян можно использовать в качестве диагностического признака при отборе форм с прямостоячим стеблем в четвертом, пятом и последующих поколениях гибридов.

Полученные результаты и анализ работ других исследователей позволяют сделать заключение о том, что окраска семян сои находится под контролем, по крайней мере, семи пар аллелей основного действия (Т-t, R-r, S-s, G₁-g₁, G-g, G₂-g₂, Сi-ci). Кроме того, на этот признак влияют нескольких генов-модификаторов и комплементарные гены В₁-, В₂-, В₃-.

В результате генетического анализа выявлено присутствие в генотипе культурного вида сои, сорта Бельцкая 636, гена-ингибитора SS. Этот ген в доминантном состоянии препятствует проявлению гена черной окраски семенной кожуры (гена R-). Наличие локуса S- препятствует проявлению гена черной окраски семенной кожуры у сорта Бельцкая 636 и гибридов с определенным генотипом гена черной окраски семян. Обнаружена значимость учета признака окраски семян при отборе форм с прямостоячей формой стебля, что позволяет говорить о наличии сцепления генов этих признаков.

4.3. Наследование окраски семян в F₄-F₆ межвидовых гибридов

Данные о наследовании окраски семенной кожуры сои, полученные нами и другими исследователями, свидетельствует о весьма сложной генетической детерминации этого признака. Представляет интерес анализ расщепления межвидовых гибридов в последующих поколениях, так как обнаруживающийся здесь процесс расщепления и постепенной гомозиготации дает дополнительные сведения о генетике этого признака для рода *Glycine L.*

Формообразовательный процесс при расщеплении межвидовых гибридов в последующих поколениях по большинству морфо-биологических признаков необычайно широк. В окраске семян гибридов обнаружено фенотипическое проявление практически всех пар аллелей, контролирующих этот признак, описанных ранее различными авторами для рода *Glycine L.*: Т-R- – черная [157, 179]; Т-rr- – коричневая [157, 179]; G – зеленая (при отсутствии Т и R) [143]; gg – желтая (или светло-желтая) [166]; G₁-G₂ – при комплементарном действии ярко-зеленая [150]; g₁ g₂ – светло-коричневая [130]; Сi – контролирует действие гена G, вызывая зеленовато-коричневую окраску; ci – светло-бронзовую. Кроме того, в процессе расщепления гибридов нами обнаружено в генотипе сорта Бельцкая 636 присутствие гена-ингибитора SS, эпистатичного к фактору R. Наличие этого локуса препятствует проявлению черной окраски семенной кожуры и сохраняет (скрывает) фактор R в генотипе гибридов с рецессивной (зеленой и желтой) окраской.

В процессе расщепления фактор R выходит из-под контроля гена-ингибитора S, и доминантный признак черной окраски семенной кожуры проявляется в F₂-F₈ в потомстве гибридных растений с рецессивными типами окраски семян. По этой же причине в F₁ вместо ожидаемой черной окраски у гибридов комбинации ♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская проявилась коричневая окраска семян:



Из доминантных генов окраски в этом случае фенотипический эффект имеет лишь ген T (коричневой окраски), так как находится под контролем ингибитора S, а зеленая (и желтая) окраска семян проявляется лишь тогда, когда в кожуре семян отсутствует черный и коричневый пигменты.

В F₄ появилось значительное число линий, не давших расщепления по окраске семян: среди гибридов, полученных из черных семян, – 54,1 %, из коричневых – 45 %, из зеленых – 47 %. Гибриды, полученные из семян с желтым рецессивным типом окраски, вновь дали значительное расщепление на формы доминантные и рецессивные. Гомозиготных линий растений с желтой окраской семян оказалось менее 10 %. Спектр расщепления растений, гетерозиготных по генам окраски, столь же широк, что и в F₃ (табл. 4.3.1). Каждая фенотипическая группа F₃ в следующем поколении дала расщепление на 5–7 типов. Исключение составили линии, полученные из черных семян, давших расщепление лишь на две фенотипические группы (черная и коричневая).

Изменилось количественное соотношение основных фенотипических групп. В F₂ и F₃ они укладывались в рамки отношений 3:1 (зеленая и желтая окраска) и 9:7 (коричневая и черная окраска). В F₄ значительно уменьшилась доля семян с коричневой и зеленой окраской, наиболее распространенными у гибридов F₂-F₃. В F₄ наиболее распространенными типами окраски становятся: черная и различные модификации желтой (признаки исходных родительских форм). Увеличение доли семян с черной окраской является, очевидно, следствием выхода фактора черной окраски в процессе расщепления из-под контроля гена-ингибитора S и частичная замена генотипов T-R-Ss генотипами T-R-ss. По этой же причине в потомстве растений с рецессивной желтой и желто-зеленой окрасками появился доминантный, «старый» в филогенетическом отношении признак черной окраски семян.

С четвертого поколения начался процесс быстрой элиминации ги-

бридов с зеленой окраской семян. Если в F₂-F₃ соотношение фенотипических групп с зеленой и желтой окрасками семян среди гетерозигот достоверно составляло 3:1, то в F₄ оно не сохранилось ни в одной из полученных групп гибридов (табл. 4.3.1). При этом заметно возросла доля гибридов с желто-зеленой, ярко-зеленой (оливковой), зеленовато-коричневой, светло-коричневой окрасками. Соотношение общей численности семян с желтой окраской (3928) и всех типов с зеленым оттенком (4699) составляет 1,00:1,19.

Представляет интерес анализ расщепления внутри одной какой-либо конкретной семьи (табл. 4.3.2). Линия 9, имевшая в F₃ светло-зеленую окраску семян, в F₄ дала расщепление на пять фенотипических групп, доля каждой из которых является достоверной. В этом случае не прослеживается моногенной (Gg) детерминации признака желтой и зеленой окрасок семян. Очевидно, она является более сложной. По другим семьям этой группы расщепление среди гетерозигот произошло на 3–7 фенотипических групп. Таким образом, гибриды F₄ светло-зеленой окраски имеют различные генотипы.

То же можно отметить в отношении других групп гибридов. Так, гибридные растения F₃ с типично рецессивным фенотипом (желтые семена) в F₄ дали расщепление на шесть фенотипических групп (табл. 4.3.2), включающие в том числе доминантные типы с черной окраской семян (генотип T-R -ssggcici), ранее скрытые действием гена-ингибитора S зеленой окраски семян. Очевидно, зеленая окраска семян определяется действием не одного гена G, а несколькими комплементарными генами (P-H-), в отдельности детерминирующими желтую окраску (генотипы P-hh и ppHH), а при их совместном действии – зеленую.

Таблица 4.3.1

Расщепление по окраске кожуры семян в F₄
(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)

Окраска семян у гибридов F ₃	Спектр расщепления гетерозигот в F ₄	Количество семян в F ₄ , n	Доля, p	Генеральные параметры, P
Черные	Коричневые	396	0,166	0,148–0,186
	Черные	2046	0,834	0,814–0,853
Всего:		2442		
Коричневые	Коричневые	2008	0,445	0,425–0,465
	Черные	1048	0,233	0,217–0,250
	Светло-коричневые	241	0,053	0,045–0,062
	Желтые	454	0,100	0,089–0,112
	Зеленые	499	0,110	0,098–0,122
	Оливковые	223	0,049	0,041–0,058
	Зеленовато-коричневые	44	0,010	0,007–0,014
Всего:		4517		

Желтые	Желтые	1714	0,511	0,489–0,534
	Оливковые	468	0,139	0,121–0,152
	Зеленые	637	0,189	0,168–0,203
	Желто-зеленые	312	0,092	0,079–0,105
	Черные	167	0,049	0,040–0,059
	Светло-коричневые	69	0,020	0,014–0,027
Всего:		3367		
Светло-зеленые	Зеленые	292	0,102	0,088–0,117
	Желтые	623	0,218	0,199–0,239
	Оливковые	685	0,239	0,219–0,260
	Зеленовато-коричневые	248	0,087	0,074–0,101
	Светло-коричневые	179	0,062	0,051–0,074
	Черные	223	0,078	0,066–0,091
Всего:		2864		
Желто-зеленые	Желтые	1137	0,847	0,821–0,872
	Оливковые	207	0,153	0,128–0,179
Всего:		1342		
Оливковые	Оливковые	291	0,616	0,557–0,673
	Желто-зеленые	181	0,384	0,283–0,443
Всего:		n=472		
В целом по комбинации:	Черные	3484	0,225	0,222–0,228
	Коричневые	2404	0,162	0,159–0,164
	Желтые	3928	0,263	0,260–0,266
	Зеленые	1328	0,095	0,093–0,097
	Желто-зеленые	1107	0,076	0,074–0,078
	Оливковые	1872	0,126	0,124–0,128
	Зеленовато-коричневые	292	0,019	0,018–0,020
	Светло-коричневые	489	0,034	0,033–0,036
Всего:		15004		

Ограниченный спектр расщепления по всем линиям в F_4 дали гибриды, полученные из семян черного типа окраски (табл. 4.3.2): черные ($p = 0,834$) + коричневые ($p = 0,166$) (табл. 4.3.1). Однако, в целом по линии (17/1) получено расщепление на четыре фенотипические группы (табл. 4.3.2) : черные (476) + светло-коричневые (241) + коричневые (187) + желтые (547). Таким образом, и эта группа гибридов в F_4 в генетическом отношении не является однородной. Данные табл. 4.3.1 не содержат сведений о количестве растений с тем или иным типом окраски семян, так как в очень многих случаях расщепление шло не только внутри отдельной линии (семьи), но и на отдельных растениях. В результате семена с одного гибридного растения имели различную окраску (табл. 4.3.2), например, растения 17/1, 17/2 и другие.

**Расщепление внутри отдельных линий
в F₄ межвидовых гибридов сои**

Линии в F ₃	Окраска семян F ₃	Линии в F ₄	Окраска семян в F ₄	Кол-во семян, шт.	Доля, р	Генеральные параметры	
7/4	Светло-зеленые	9/1	Желто-зеленые	37			
		9/2	Желто-зеленые	47			
		9/3	Желто-зеленые	138			
		9/4	Черные	36			
		9/5	Желтые	79			
		9/6	Черные	187			
		9/7	Зеленые	79			
		9/8	Зеленовато-коричневые	138			
		9/9	Желтые	40			
		9/10	Желтые	65			
В целом по линии: n=846			Зеленые	79	0,093	0,090–0,096	
			Желтые	184	0,218	0,214–0,0222	
			Желтовато-зеленые	222	0,262	0,258–0,266	
			Черные	223	0,263	0,259–0,267	
			Зеленовато-коричневые	138	0,164	0,161–0,167	
52/1	Черные	17/1	Черные + светло-коричневые + коричневые	190 3 5			
			17/2	Черные + светло-коричневые	27 102		
			17/3	Светло-коричневые	136		
		17/4	Желтые	151			
		17/5	Черные	137			
		17/6	Черные	122			
		17/7	Желтые	185			
		17/8	Коричневые	182			
		17/9	Желтые	129			
		17/10	Желтые	82	6	7	
В целом по линии: n=1451			Черные	476	0,328	0,325–0,331	
			Светло-коричневые	241	0,166	0,163–0,169	
			Коричневые	187	0,129	0,127–0,132	
			Желтые	547	0,377	0,374–0,380	

Итого:

- F_4 (из желтых F_3) – 22 желтых + 16 черных;
 F_5 (из желтых F_4) – 128 желтых + 21 черных;
 F_5 (из желтых F_4) – 12 оливковых + 70 черных;
 F_5 (из оливковых F_4) – 31 желтых + 7 оливковых;
 F_5 (из зеленых F_4) – 52 зеленых + 6 черных.

В пятом поколении межвидовых гибридов спектр расщепления в основных группах (коричневые, желтые, зеленые, желто-зеленые) значительно сократился. Вместо 6–7 фенотипов, отмечавшихся в F_4 , в каждой из групп пятого поколения, оказалось по 3–5 типов окраски. Продолжался начавшийся в F_4 процесс элиминации фенотипов с зеленой окраской семян. Эта группа исчезла полностью в потомстве линий с желтой и зеленой окрасками семян. Это является еще одним доказательством детерминации зеленой окраски семенной кожуры не одним локусом G-, а по крайней мере двумя комплементарными факторами. Постепенная элиминация в четвертом и пятом поколениях фенотипов с зеленой окраской семян может происходить прекращением совместного действия этих факторов вследствие процесса расщепления. При этом возрастает доля растений с желтой окраской семян в силу индивидуального проявления в фенотипе каждого из этих комплементарных генов. Около 33 % линий с зеленой окраской семян в пятом поколении оказались гомозиготными, не дав дальнейшего расщепления и воспроизведя в шестом поколении тот же фенотип.

Таблица 4.3.3

Расщепление по окраске кожуры семян в пятом поколении**(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)**

Окраска семян в F_4	Спектр расщепления гетерозигот в F_5	Количество семян, n	Доля, p	Объем выборочной совокупности, n
Черные	Черные	4517	0,621	7273
	Коричневые	1624	0,223	
	Светло-коричневые	400	0,055	
	Желтые	732	0,101	
Коричневые	Коричневые	1973	0,483	4084
	Светлокориичневые	409	0,100	
	Зеленые	604	0,148	
	Желтые	1098	0,269	
Желтые	Желтые	1209	0,483	2503
	Желто-зеленые	895	0,359	
	Светло-коричневые	17	0,006	
	Черные	212	0,084	
	Коричневые	170	0,068	

Зеленые	Желтые	107	0,087	1224
	Желто-зеленые	558	0,456	
	Черные	559	0,457	
Желто-зеленые	Желтые	310	0,176	1764
	Коричневые	578	0,328	
	Светло-коричневые	674	0,382	
	Оливковые	202	0,114	
Оливковые	Оливковые	197	0,336	585
	Черные	326	0,557	
	Желтые	62	0,107	
Светло-коричневые	Светло-коричневые	161	0,571	282
	Желтые	121	0,429	
В целом по комбинации:				17715
В том числе:	Черные	5614	0,319	
	Коричневые	4345	0,245	
	Светло-коричневые	1661	0,094	
	Зеленые	604	0,034	
	Желтые	3639	0,205	
	Желто-зеленые	1453	0,082	
	Оливковые	399	0,021	

В шестом поколении из светло-зеленых семян были получены растения только с желтыми семенами – конечным в данном процессе расщепления рецессивным признаком (табл. 4.3.4).

Желтая окраска кожуры семян определяется, очевидно, рецессивными аллелями нескольких генов (*prhh* и, возможно, другими). Эта фенотипическая группа составляет значительную долю при расщеплении гибридов со всеми исходными окрасками семян, а в шестом поколении становится наиболее многочисленной. Несмотря на рецессивный (конечный) характер желтой окраски, в четвертом и пятом поколениях появляются, кроме уже рассмотренных черной и зеленой окрасок, типы с коричневой, (F_5), светло-коричневой (F_4 - F_5), оливковой (F_4), желто-зеленой окрасками (F_4 - F_5).

Коричневая окраска определяется, вероятно, в данном случае аллелями *rr* [156], светло-коричневая – генами *CiCi* [150], находящимися в генотипе вместе с факторами желтой окраски. Однако проявление в фенотипе перечисленных аллельных пар зависит от комплементарных генов V_1 - V_2 - V_3 - [180, 181], контролирующей окрашенность кожуры семян. Доминантные аллели детерминируют темную (коричневую, светло-коричневую) окраску, рецессивные b_1 , b_2 , b_3 - светлую (желтую, светло-желтую) окраску. На зависимость проявления генов *CiCi* от действия локусов V_1 -, V_2 -, V_3 - было указано Е. Кавахарой [150]. Растения со светло-коричневой окраской содержат в гено-

типе гены желтой окраски, так как в процессе расщепления таких гибридов возникает две фенотипические группы: со светло-коричневыми семенами ($p = 0,571$) и желтыми семенами ($p = 0,429$).

Оливковая окраска возникает (F_4) и исчезает (F_5) в потомстве гибридов с желтой окраской в зависимости от наличия или отсутствия комплементарности локусов G_1-G_2 . Гибриды с оливковой окраской семян также постепенно элиминируются в процессе расщепления (в F_4 $p = 0,126$, в F_5 $p = 0,021$, в F_6 – не встречаются). Гибриды с оливковыми семенами при расщеплении дают в потомстве оливковые, черные и желтые или желто-зеленые. Желто-зеленая окраска, вероятно, возникает вследствие модифицирования проявления факторов G_1-G_2 - аллельными парами C_1c_1 (светло-коричневой) и rr (коричневой окраски), так как при расщеплении гибридов с желто-зеленой окраской возникает не более четырех фенотипических групп потомков: оливковые, коричневые, светло-коричневые и желтые, которые появляются из-за наличия рецессивных аллелей желтой окраски под прикрытием других.

Гибриды с черной окраской семян в F_5 имели ограниченный спектр расщепления. Здесь проявилась лишь наметившаяся в F_4 тенденция к расщеплению на четыре группы: черные (62,1 %), коричневые (22,3 %), светло-коричневые (5,5 %), желтые (10,0 %). В F_6 продолжался процесс расщепления в этой группе, при этом сохранились те же классы расщепления, что и в F_5 , кроме гибридов со светло-коричневой окраской семян.

Таблица 4.3.4

Окраска семян в шестом поколении (в F_6) межвидовых гибридов сои (♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)

Окраска семян		Количество семян	
в F_5	в F_6	шт.	%
Светло-зеленые	Желтые	1655	100,00
Желтые	Желтые	4509	100,00
Черные	Черные (гомозиготы)	6526	87,00
	Гетерозиготы:	1501	23,00
	Коричневые	143	9,52
	Черные	968	64,50
	Желтые	390	25,98

Эта фенотипическая группа исчезла в F_6 . В F_5-F_6 при расщеплении гибридов с черной окраской семян продолжалось уменьшение доли гибридов с коричневой окраской. В F_6 расщепление части растений (23 %) с черной окраской семян продолжалось на три группы, но доля семян с коричневой окраской еще сократилась. Уменьшение доли семян с коричневой окраской (с четвертого поколения) свидетельствует о выходе гена черной окраски (R) из-под контроля гена ингибитора (S), переход его в гомозиготное состояние. Элиминация этого и многих других признаков

(зеленой, светло-коричневой, оливковой и других окрасок семян) в F_6 констатирует уменьшение числа гетерозигот и возврат к исходным родительским типам.

Параллельно с анализом расщепления межвидовых гибридов по окраске семян проведено изучение наследования наличия и отсутствия блеска семян (альтернативные признаки: глянцевая и матовая поверхность семенной кожуры), наследование мозаичности (рисунка) семян, их формы, наличие и отсутствие сцепления генов. Как уже говорилось ранее, обнаружена значимость учета окраски семян при отборе из популяции межвидовых гибридов сои форм с определенным фенотипом по общему габитусу. Желтая окраска семян в 85 % случаев наследуется вместе с прямостоячей формой стебля у гибридов F_5 - F_6 . Вместе с этими признаками весьма часто наследуется карликовость. Растения с черными семенами примерно с такой же вероятностью близки к дикому типу: имеют вьющуюся форму стебля, сильно ветвятся. Остальные 8–15 % гибридов с черными семенами близки к культурному типу, имеют крупные семена. Группа растений с коричневыми семенами в F_5 - F_6 состояла из различных по габитусу форм с широким спектром расщепления, в основном уклоняющихся в сторону фенотипа дикого вида сои.

Таким образом, межвидовая гибридизация сои позволяет глубже вскрыть генетический потенциал детерминации признаков скрещиваемых видов. Спектр расщепления по окраске семенной кожуры межвидовых гибридов сои по комбинации ♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская оказался необычайно широким. В F_1 - F_6 межвидовых гибридов проявились в фенотипе практически все известные ранее для рода *Glucine L.* генетические локусы, определяющие разнообразие типов окраски семян. Кроме того, с F_1 до F_6 четко проявилось действие фактора *Ss*, эпистатического гену черной окраски. Носителем доминантной аллели этого гена в рассматриваемой комбинации оказался сорт культурной сои Бельцкая 636.

Обнаружилась более сложная, чем предполагалось ранее, детерминация зеленой окраски кожуры семян. Особенности процесса расщепления гибридов показывают, что пара признаков: зеленая и желтая окраски наследуются не моногенно, а определяются, по крайней мере, двумя комплементарными генами Р- Н-.

В F_6 имела место постепенная элиминация многих типов окрасок семенной кожуры и возврат к двум основным исходным фенотипам окраски семян представителей родительских форм в комбинациях с другими признаками.

Обнаружена значимость учета окраски семян при отборе форм с определенным фенотипом по общему габитусу: близких к дикому виду, к культурному виду, прямостоячих, вьющихся [157, 179]. Установлено, что отбор гомозиготных форм с желаемыми признаками в целях практической селекции для бекроссирования целесообразно проводить в четвертом и

пятом поколениях межвидовых гибридов. Эти гибриды, тем не менее, еще содержат отдельные нежелательные гены, определяющие вытянутый тип верхушки стебля, выступающей над основной массой листьев, склонной к завиванию. Хотя такой тип верхушки характерен для многих сортов сои, все же он характеризует малокультурный тип и требует большой дальнейшей работы по проведению возвратного скрещивания. Поэтому отбор высокопродуктивных гибридных форм более целесообразно проводить в F_7 - F_8 , когда появляются рекомбинантные формы, сочетающие любые признаки дикой уссурийской сои вместе со сжатой и полусжатой формой куста (рис. 2.1.1) и многоцветковой (рис. 2.1.2) верхушкой стебля.

ГЛАВА 5. ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ СОИ

Для успешного проведения скрещиваний для исследовательской и селекционной работы необходимо детальное изучение всех аспектов цветения сои. Успех получения гибридов (особенно при отдаленном скрещивании) зависит от глубины изученности биологии цветения сои. Многие селекционеры отмечают низкий процент удачных скрещиваний даже при внутривидовой гибридизации. Основная причина низкой результативности скрещиваний заключается в отсутствии учета состояния генеративных элементов цветка в зависимости от региональных метеоусловий. Известно, что время цветения сои, его начало, продолжительность зависят от соотношения темного и светлого времени суток. Растения многих сортов зацветают при условии, если они находятся ежедневно по 10 и более часов в темноте. По данным Н.А. Bortwick, M.W. Parker [168, 173], при наличии от 14 до 16 часов темноты ежедневно все сорта зацветают быстрее, чем при малой продолжительности темного периода суток. Поскольку продолжительность темного периода суток в естественных условиях зависит от географической широты, очевидна необходимость учета особенностей развития женской и мужской генеративных сфер цветка сои в зависимости от региональных условий и фотопериодической реакции исходного материала для скрещивания. Исследования Картера и Хартвига показали, что скорость развития растений сои на более поздних фазах (от завязывания семян до созревания плодов) слабо зависит от изменения естественной длины дня в зависимости от географической широты [по 148]. Некоторые вопросы биологии цветения сои изучались в связи с возможностью ее естественной гибридизации [161]. В вопросе о том, является ли соя строгим самоопылителем или все же существует вероятность самоопыления, мнения исследователей этого вопроса и селекционеров расходятся.

Так, С. V. Piper, W. J. Morse [161] отмечают, что наблюдали расщепление в чистых линиях сои по цвету семян, опушения и цветка. На основании этого они приводят вероятность естественной гибридизации сои в Америке – от 0,16 до 1–2 %. По данным G. M. Woodvord и др., естественное перекрестное опыление у сои не имеет места на равнинах Индии [по 11]. По наблюдениям Вудворса перекрестное опыление имеет место менее, чем в 0,08 % случаев. Н. А. Базилевская и В. К. Дагаева на основании своих наблюдений и материалов ряда опытных станций делают вывод о том, что в некоторых районах случаи перекрестного опыления сои – явление очень редкое, в других – достаточно частое [11]. Вероятность перекрестного опыления зависит как от внешних условий, так и от сорта. В. А. Золотницкий отмечает случаи спонтанной гибридизации дикой уссурийской сои с культурной [45]. Тем не менее, С. R. Weber, W. D. Hanson [177] считают, что соя является самофертильным растением, и число естественных гибридов не превышает 0,5 % от числа растений в смежных рядках и

1 % растений, растущих в тесном контакте. Поиски растений с мужской стерильностью и фертильно-женских у сои оказались безуспешными.

Вопросы естественной гибридизации сои освещаются также в работе Б.В. Скворцова [105]. Однако он не показал, в какой момент суток наступает половой процесс и какова связь между началом полового процесса в цветке и фазой разворачивания венчика. И.Н. Савич отмечает, что рыльце пестика цветка сои созревает раньше тычинок и поверхность его покрыта клейкой жидкостью до созревания пыльцы [94]. В это время лепестки венчика плотно сомкнуты, как отмечает И.Н. Симаков, и в сомкнутом состоянии находятся до растрескивания пыльников. По наблюдениям многих авторов, растрескивание пыльников ускоряется в сухую погоду и сдерживается во влажную. По некоторым данным, растрескивание пыльников при высокой температуре в Краснодаре начиналось в 4–6 ч утра, а близ Владикавказа во влажных условиях началось в 7 ч 30 мин и закончилось к 10 ч утра. В условиях недостаточного увлажнения Краснодарского края массовое созревание генеративных элементов цветка и растрескивание пыльников у различных сортов сои наступало в 5–7 ч при температуре 19–21° С и относительной влажности воздуха 75–80 %.

Для установления наиболее оптимального времени кастрации цветка необходимо в конкретных условиях определить момент растрескивания пыльников. Наблюдения многих исследователей показали, что кастрировать цветки нужно в тот момент, когда пыльники близки к созреванию, но еще не начали растрескиваться. Наши исследования проводились в разные годы на агробиологической станции Хабаровского пединститута с районированным сортом Амурская 41 и с тем же сортом на областном биолого-экологическом центре города Астрахани.

Вопросы исследования:

1. Динамика растрескивания пыльников в цветках сои в зависимости от времени дня.
2. Жизнеспособность пыльцы в определенный период времени.
3. Возможность сохранения жизнеспособности пыльцы при хранении.
4. Скорость прорастания пыльцы сои.

Для изучения динамики развития генеративных элементов цветка и определения начальной фазы полового процесса на агробиологической станции Хабаровского пединститута было зафиксировано около 1000 цветков сои сорта Амурская 41. Фиксация проводилась ацетоалкоголем на месте сбора с 6 до 20 ч через каждые 30 мин. Фиксированный материал в дальнейшем подвергался микроскопическому анализу.

Растрескивание пыльников в цветках сои в зависимости от времени суток и метеорологических условий г. Хабаровска

Время суток	Температура воздуха, °С	Относ. влажн. воздуха, %	Колич. цветков с растрескавшимися пыльниками, %	Время суток	Температура воздуха, °С	Относ. влажн. воздуха, %	Колич. цветков с растрескавшимися пыльниками, %
6:00	16,5	98	29	14:00	22,6	71	100
7:00	17,1	98	40	15:00	23,0	68	100
8:00	17,5	98	50	16:00	23,1	66	100
8:30	17,6	98	60	17:00	24,2	63	95
9:00	17,7	98	90	17:30	24,2	57	90
9:30	17,8	98	95	18:00	24,2	57	90
10:00	17,9	98	100	18:30	24,3	59	80
11:00	17,7	98	100	19:00	24,5	63	70
12:00	20,9	86	100	19:30	24,1	66	60
13:00	22,0	77	100	20:00	23,8	68	50

Через каждые 30 мин производился подсчет цветков с растрескавшимися и цельными пыльниками (в выборке 25 цветков). Через такие же промежутки времени проводилось определение фертильности пыльцы методом проращивания (в процентах).

Фертильность пыльцы для сравнения определяли двумя методами.

Метод 1. Проращивание пыльцы по Д.А. Транковскому [84]. Для проращивания пыльцы использовали 1 % раствор агар-агара на дистиллированной воде с добавлением химически чистой сахарозы (можно тростникового сахара). Концентрацию сахара определяли экспериментально, исследуя растворы от 5 до 40 %. В раствор добавляли борную кислоту в концентрации 0,001 %, поскольку исследованиями установлено положительное значение присутствия бора для развития репродуктивных органов. Перед посевом пыльцы среду подогревали на водяной бане. Предметные стекла с высеянной пыльцой помещали во влажную камеру. Фертильность пыльцы устанавливали под микроскопом отношением проросших пыльцевых зерен к общему количеству. Время, необходимое для проращивания пыльцы, устанавливали экспериментально. Пыльцевые клетки считались проросшими при появлении пыльцевых трубок.

Метод 2. Определение фертильности пыльцы методом окрашивания [84]. Исследуемую пыльцу помещали на предметное стекло в каплю ацетокармина, накрывали покровным стеклом и через 3–5 мин исследовали под микроскопом. Ядра фертильных пыльцевых зерен окрашиваются в темно-красный цвет, а цитоплазма – в розовый. Стерильные

пыльцевые зерна часто не имеют ядер, а цитоплазма почти не окрашивается. Стерильные пыльцевые зерна отличаются также неправильной формой и меньшими размерами. Фертильность пыльцы определяется по отношению числа окрашенных пыльцевых зерен к общему количеству просмотренных во всех полях зрения микроскопа

Наблюдения показали, что на ранней стадии развития цветка лепестки венчика сои плотно сомкнуты и почти не выходят за пределы чашечки. На этой стадии пыльники светло-зеленые с желтым оттенком, сидят на коротких нитях, ниже рыльца. Перед растрескиванием пыльники приобретают желтую окраску, тычиночная нить вытягивается, и пыльники достигают рыльца пестика. Пыльца имеет округлую форму с отверстиями в экзине, через которые при прорастании выходят пыльцевые трубки. Процесс растрескивания пыльников начинается в Хабаровске в 5–7 ч утра и темп его нарастает в цветках очень быстро (табл. 5.1).

Данные табл. 5.1 свидетельствуют о том, что к 10–11 ч все пыльники в цветках сои растрескались, и пыльца высыпалась на рыльце пестика. Это подтверждают результаты микроскопического анализа, проводившегося с целью установления наличия или отсутствия пыльцы на рыльце пестика (табл. 5.2). В период с 8 до 12 ч даже в условиях высокой влажности воздуха большая часть цветков сои (от 56 до 96 %) уже имеет пыльцу на рыльце пестика.

Приспособленность сои к самоопылению обеспечивается строением цветка и всем ходом процесса опыления. С момента появления бутона и до момента формирования семян в завязи В.Б. Енкен [35] предлагает различать восемь фаз (рис 5.1), другие авторы – девять фаз до момента полного цветения [144].

В течение *первой и второй фаз*, когда венчик закрыт и расположен ниже зубцов чашечки, заканчивается подготовка рыльца к опылению.

Во время *третьей и четвертой фаз* (рис. 5.1.3 и 5.1.4), когда венчик цветка плотно сомкнут и находится на уровне зубчиков чашечки или чуть ниже, наступает созревание пыльников. Позднейшая стадия бутона. Чашечка и лепестки становятся длиннее.



Рис. 5.1. Стадии развития цветка сои (по В.Б. Енкену [35])

Пятая стадия. Начало выброса лепестков. Лепестки еще не раскрылись, но их верхняя часть начинает набухать и увеличиваться. Чашечка раскрывается и приобретает форму колокола. Пыльца из зрелых пыльников высыпается на рыльце, покрытое клейкой массой. Верхний край венчика возвышается над зубцами чашечки. Лепестки венчика вытягиваются.

Шестая стадия. Начало цветения. Лепестки полураскрыты. По наблюдениям И.Н. Симакова, проведенным на Северном Кавказе, раскрытие венчика наступает через 15–20 мин после прорастания пыльцы [103]. Таким образом, венчик открывается после того, как опыление закончено.

Седьмая стадия. Полное цветение. Ко времени полного открытия венчика и даже чуть ранее рыльце пестика начинает деформироваться.

Восьмая стадия. Период увядания венчика цветка и быстрое разрастание завязи цветка сои.

**Наличие пыльцы на рыльце цветков сои в различное время суток
(на 25 анализируемых цветков) (г. Хабаровск)**

Время суток	Количество цветков с пыльцой на рыльце пестика		Самоопыленных цветков, %	Время суток	Количество цветков с пыльцой на рыльце пестика		Самоопыленных цветков, %
	Есть пыльца	Нет пыльцы			Есть пыльца	Нет пыльцы	
6:00	6	17	35	13:00	24	1	96
7:00	10	15	40	14:00	25	0	100
7:30	11	14	44	14:30	25	0	100
8:00	14	11	56	15:00	25	0	100
8:30	17	8	68	15:30	25	0	100
9:00	16	9	64	16:00	20	5	80
9:30	18	6	72	17:00	20	5	80
10:00	19	6	76	18:00	17	8	68
10:30	18	7	72	18:30	14	11	56
11:00	19	6	76	19:00	12	13	48
11:30	22	3	88	20:00	10	15	40
12:00	24	1	96				

Особенности строения цветка сои, динамика его развития предотвращает возможность перекрестного опыления или, по крайней мере, делает его маловероятным. Наши наблюдения показали, что венчик большинства цветков к 10–11 ч утра, то есть к моменту полного растрескивания пыльников, полностью распускается и начинается постепенное увядание венчика.

Таким образом, кастрация и опыление цветков в ранние утренние часы (с 6 до 8 ч) могут быть основой успешной работы по гибридизации сои в условиях города Хабаровска, где высокая относительная влажность воздуха создает благоприятные условия для прорастания пыльцы на рыльце пестика.

Необходимость проведения скрещиваний в указанные выше утренние часы подтверждается данными о жизнеспособности пыльцы цветков сои в зависимости от времени суток (табл. 5.3).

Данные табл. 5.3 показывают, что наибольшей жизнеспособностью отличается пыльца, собранная с цветков с 6 до 10 и с 17 до 20 ч, то есть в те периоды, когда имеется наибольшее количество цветков с не растрескавшимися пыльниками. До 17 ч новые цветки не распускаются. С 17 до 20 ч происходит постепенное нарастание количества цветков с не растрескавшимися пыльниками и свободными от пыльцы рыльцами, то есть цветков, не подвергшихся самоопылению.

Таблица 5.3

Жизнеспособность пыльцы сои в зависимости от времени суток, метеоусловий и состояния венчика (г. Хабаровск)

Время суток	7:30	8:00	8:30	9:00	9:30	10:00	10:30	11:00	11:30	12:00
Состояние венчика:	Едва вышел за пределы чашечки		Вышел за пределы чашечки, но не распустился			Развернулся полностью		Начало увядания венчика		
Жизнеспособность пыльцы*, %	60,5	60,4	42,5	41,7	32,5	24,6	23,8	13,4	8,8	6,2
Температура воздуха, °С	18,4	18,5	18,7	19,4	20,2	20,8	21,7	22,6	22,7	22,8
Относительная влажность воздуха, %	95	93	91	89	85	83	82	81	79	78
Время суток	14:00	14:30	15:30	16:00	17:00	18:00	18:30	19:00	19:30	20:00
Состояние венчика	Увядание. Новые цветки не распускаются.					Начало и продолжение распускания новых цветков				
Жизнеспособность пыльцы*, %	12,1	14,2	15,8	18,8	47	55,7	50,0	53,5	51,8	48,6
Температура воздуха, °С	25,0	25,7	25,5	25,1	22,6	23,1	22,9	22,7	22,3	22,0
Относительная влажн. воздуха, %	69	67	67	67	79	77	78	79	79	79

Примечание. * жизнеспособность – доля (%) клеток с пыльцевыми трубками.

Процесс растрескивания пыльников находится в определенной зависимости от температуры и относительной влажности воздуха, но все же полного соответствия между ними нет. Так, с 7 до 11 ч метеорологические условия почти не изменялись, процесс же растрескивания пыльников нарастал очень быстро. Это объясняется не только метеорологическими условиями, но и внутренними, генетически детерминированными особенностями начала и необратимости развития полового процесса у большинства цветков данного сорта. Аналогично, распускание новых цветков после 17 ч вначале происходит в условиях продолжающегося нарастания температуры и относительной влажности воздуха. Полученные данные показывают, что наибольшее количество цветков с не растрескавшимися пыльниками и свободными от пыльцы рыльцами у сои наблюдается до 8:00–8:30 и после 17–18 ч. Эти не успевшие опылиться цветки могут быть использованы для проведения кастрации и последующего скрещивания. Следовательно, утренний (и при необходимости) вечерний периоды наиболее удобны

для проведения скрещивания не только с точки зрения предупреждения самоопыления при кастрации, но и для опыления цветков наиболее жизнеспособной пылью. Наблюдения показали, что пыльца, собранная утром до 9 и вечером после 17 ч, отличается более высокой скоростью роста пыльцевых трубок, чем собранная в другое время суток.

Данные табл. 5.3 показывают, что жизнеспособность пыльцы находится в значительно большей зависимости от температуры и относительной влажности воздуха, чем процесс растрескивания пыльников. Однако полной зависимости жизнеспособности пыльцы от указанных условий все же не наблюдается. Так, после 11 ч отмечено резкое падение жизнеспособности пыльцы, хотя температура и относительная влажность воздуха в это время почти не изменились. Возможно, что подобное падение жизнеспособности пыльцы в этот период связано с воздействием прямых солнечных лучей.

Данные наблюдений указали на связь процессов растрескивания пыльников, изменения жизнеспособности пыльцы и состояния венчика. Наибольшей жизнеспособностью обладает пыльца в тот момент, когда пыльники еще не растрескались, имеют желто-зеленую окраску, венчик вышел за пределы чашечки, окраска венчика уже различима. Это состояние венчика можно принять в качестве основного критерия при сборе и использовании наиболее жизненной пыльцы для опыления.

Данные табл. 5.4 показывают, что метеорологические условия г. Астрахани в момент цветения сои (5–12 июля) характеризуются весьма низкой относительной влажностью воздуха в дневные часы (15–30 %) и высокой температурой воздуха в любое время дня (с 8 утра до 18:30 ч температура воздуха свыше 30° С). В этих условиях интенсивный рост пыльцевых трубок отмечен лишь ранним утром с 4 до 6 ч. В дальнейшем, по мере уменьшения относительной влажности воздуха, этот процесс резко замедляется, хотя пыльцевые клетки продолжают ярко окрашиваться ацетокармином.

Таблица 5.4

**Жизнеспособность пыльцы сои в зависимости от времени суток,
метеоусловий и состояния венчика цветка
(г. Астрахань, 11-13 июля 2002 г.)**

Время суток	4:00–5:00	6:00	7:00	8:00	9:30	10:00	10:30	11:00	11:00–12:00	
Состояние венчика:	Венчик едва вышел за пределы чашечки	Венчик раскрыт полностью		Начало увядания венчика					Увядание цветков	
Жизнеспособность пыльцы*, %	70,5	70,4	52,5	34,7	22,5	14,6	13,8	3,4	2,8	2,2
Температура воздуха, °С	25,4	26,5	28,0	29,9	32,8	35	36,1	36,6	37,7	38,0
Относительная влажн. воздуха, %	44	42	31	29	25	21	20	18	16	15
Время суток	14:00	14:30	15:30	16:00	17:00	18:00	18:30	19:00	20:00	21:00
Состояние венчика цветка	Новые цветки не распускаются							Начало распускания венчика новых цветков		
Жизнеспособность пыльцы*, %	12,1	11,2	10,8	10,8	10,5	5,7	5,0	5,5	21,8	38,6
Температура воздуха, °С	39	37,9	36,8	34,6	33,4	32	31,9	29,0	28,5	28,1
Относительная влажн. воздуха, %	15	17	17	18	19	21	22	25	31	36

Примечание. * жизнеспособность – доля (%) клеток с пыльцевыми трубками.

Таблица 5.5

Время прорастания пыльцы сои

Время от начала проращивания, мин	Количество проросших клеток пыльцы, %	Состояние пыльцевых зерен
10	Нет	Образование выпячивания в экзине
20	25,0	Появление пыльцевых трубок (ПТ)
30	43,1	Энергичный рост ПТ
40	64,3	Энергичный рост ПТ
60	64,3	Энергичный рост ПТ
80	64,3	Энергичный рост ПТ

Следовательно, пыльца остается жизнеспособной, но способность ее к прорастанию на рыльце пестика падает после 10 ч утра до 0,5–5,0 %. В течение всего светового дня в условиях высокой температуры воздуха и сильной воздушной засухи пыльца сои почти не способна прорасти на рыльце пестика (табл. 5.4). И лишь после 19 ч (после заката солнца) медленно возрастает доля пыльцы, способной к прорастанию на рыльце пестика. Следовательно, процесс искусственного опыления может быть успешным в условиях г. Астрахани лишь очень рано – с 4 до 6 ч утра.

Параллельно с определением жизнеспособности пыльцы сои в ранние утренние часы изучалась скорость ее прорастания (табл. 5.5).

Приведенные данные показывают, что для прорастания максимального количества клеток жизнеспособной пыльцы сои необходимо 40 мин. Более длительное проращивание в растворе сахарозы со следами бора не увеличивает количества проросшей пыльцы.

При проведении скрещиваний серьезное значение приобретает вопрос жизнеспособности пыльцы сои при хранении. Для определения сроков возможного хранения проводилось изучение жизнеспособности пыльцы сои, находившейся различное время в тени, непосредственно в цветках, сорванных с растений (табл. 5.6). Нами установлено, что при хранении пыльцы сои в цветках она по-прежнему ярко окрашивается ацетокармином [73], но способность ее к прорастанию (образованию пыльцевых трубок) быстро снижается.

Таблица 5.6

**Способность к прорастанию пыльцы сои на агаре
в зависимости от времени хранения**
(температура +24° С, относительная влажность воздуха 89–93 %)

Время хранения пыльцы, мин.	00	15	25	35	50	60	80	180	300
Жизнеспособность пыльцы, %	60,5	49,4	48,4	40,2	32,1	28,9	8,2	6,8	6,8

Данные табл. 5.6 показывают, что хранение пыльцы сопровождается быстрым снижением ее жизнеспособности, особенно после 30 мин хранения, несмотря на высокую относительную влажность воздуха. И все же хранение пыльцы возможно при этих условиях в течение часа при сравнительно высоком уровне жизнеспособности. Полученные данные, казалось бы, позволяют сделать заключение о том, что жизнеспособность пыльцы, хотя и очень низкая, может сохраняться на протяжении нескольких часов. Наши наблюдения показали, что часть пыльцы у сои прорастает еще на растении, внутри не растрескавшихся пыльников. Этому способствует высокая относительная влажность воздуха. Такая пыльца и остается проросшей в том же количестве, независимо от времени ее хранения. Следовательно, после часа хранения жизнеспособность пыльцы в действительности равна нулю.

Изменение состояния генеративных элементов цветка сои происхо-

дит в соответствии с изменением состояния венчика и в зависимости от температуры и относительной влажности воздуха. В условиях Хабаровска растрескивание пыльников в цветках сои начинается с 5–7 ч утра и заканчивается к 10 ч. С 10–11 до 17 ч все цветки сои оказываются самоопыленными. После 17 ч начинается постепенное распускание новых цветков.

Таким образом, кастрацию цветков сои для скрещивания целесообразно проводить лишь рано утром с 5–6 до 8:30 ч и вечером после 17 ч, когда венчик цветка едва вышел за пределы чашечки. Указанное время необходимо использовать и для проведения опыления, так как пыльца сои в эти периоды наиболее жизнеспособна. Время прорастания пыльцы сои составляет около 40 мин. Пыльца сои способна сохранять сравнительно высокую жизнеспособность при хранении ее в условиях высокой относительной влажности воздуха.

ГЛАВА 6. ИССЛЕДОВАНИЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДВУХ ВИДОВ СОИ

Изучение эмбриологических признаков у культурных растений весьма актуально, так как позволяет углубить изучение биологии цветения и размножения их и сделать более быстрый и правильный выбор методики генетико-селекционных работ. До настоящего времени эмбриологические исследования культурных (и дикорастущих) растений применяются мало и непланомерно. Вопросы биологии цветения и размножения растений – первого и главного этапа селекционной работы – недостаточно разработаны в отношении даже традиционных культурных растений (тем более новых). Эти вопросы лишены конкретности в существующих учебниках ботаники, частной и общей селекции. Для углубления и развития генетико-селекционных работ совершенно необходимо проведение исследовательских работ по анализу формирования женской и мужской генеративных сфер, развитию зародыша конкретных культурных растений в различных природно-климатических условиях. Цитоэмбриологические исследования показывают, что успех работы по скрещиванию нередко зависит не только от количественных и качественных соответствий наборов хромосом, но и от генетических, физиологических, биохимических и анатомо-морфологических особенностей скрещиваемых форм. Большую ценность для теории и селекционной практики представляют немногочисленные труды, основанные на применении эмбриологического метода исследования культурных растений: «Цитоэмбриология хлебных злаков» под редакцией Я.С. Модилевского (1958); «История индивидуального развития ржи» Р.А. Бейлис-Выровой (1962); а также атлас «Хлебное зерно» Т.Б. Батыгиной (1987). Немногочисленные работы касаются отдельных вопросов эмбриологии сои.

Для сравнительного исследования строения и развития репродук-

тивных элементов цветка нами использовались сорта Амурская 41, Амурская бурая 57, Бельцкая 636 культурной сои и дикорастущая уссурийская соя. Начиная с момента закладки бутонов, проводили темпоральную фиксацию цветков на разных стадиях развития на месте их сбора через 3, 6, 9, 12, 24 и 48 часов. Для фиксации использовались фиксаторы Навашина и Карнуа (6:3:1). Во время фиксации цветка чашечку удаляли по причине её сильной опушенности. Исследование динамики развития зародышевого мешка (ЗМ) у растений трех сортов сои проведено на парафинированных микротомных срезах толщиной 10–12 мкм. Окраска срезов проводилась, в основном, железным гематоксилином по Гейденгайну с подкраской лихтгрюном [93]. Для установления момента оплодотворения в условиях Астрахани фиксация бутонов сортов Амурская бурая 57 и Бельцкая 636 и Амурская 41 проведена темпорально через каждые 2–3 ч фиксатором Карнуа (6:3:1). Количество дней от посева до начала цветения у перечисленных сортов составило за годы исследований от 50 до 56 дней.

Микроскопический анализ микропрепаратов проводился при увеличении $\times 280$, $\times 320$ и $\times 700$. Рисунки, отражающие строение репродуктивных органов дикой и культурной сои, выполнены с помощью рисовального аппарата «РА-4».

6.1. Строение, развитие элементов цветка представителей дикого и культурного видов сои и приспособления к самоопылению

Характерными особенностями цветка дикого и культурного видов сои являются циклическое расположение частей цветка, зигоморфия (билатеральная симметрия). Околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик. Чашечка цветка (рис. 6.1.1 а) трубчатая, длиной 5–6 мм, сростнолистная, состоит из пяти неравных чашелистиков, опушённая на поверхности. Два верхних зубца чашечки срастаются, три нижних значительно длиннее верхних. Чашечка неоппадающая, сохраняется на спелом бобе. В нижней части чашечки находятся два прицветника. Цветок сои обоеполый, с верхней завязью, в нем присутствуют гинецей и андроцей. Длина цветка сои 7–8 мм до 10–11 (у сортов из США), у некоторых дальневосточных сортов цветков еще более мелкий (3–4 мм).

Венчик цветка культурной сои белый или лиловый. Парус (длина 7–8 мм) окрашен более интенсивно. Венчик цветка мотылькового типа, состоит из 5 лепестков. Парус (считается задним лепестком) округлый, с выемкой на вершине, охватывает остальные четыре лепестка. Крылья удлиненные, лодочка состоит из двух сросшихся лепестков. Десять тычинок сои вначале разделены и образуют два отдельно развивающихся кольца, внутреннее и наружное, затем нити девяти из них срастаются и образуют одно сплошное кольцо вокруг пестика. Десятая (задняя) тычинка остается свободной. На трубке, состоящей из сросшихся тычиночных нитей, пыльники располагают-

ся на коротких нитях (рис. 6.2.1.10). В свою очередь, эти нити представлены двумя типами: укороченные и удлиненные. Благодаря этому крупные пыльники компактно и плотно располагаются сплошным непрерывным кольцом вокруг рыльца пестика. При созревании пыльцы тычиночные нити быстро вытягиваются, и пыльники соприкасаются с рыльцем пестика. В это время пыльца начинает активно прорастать внутри пыльников. При этом происходит вскрытие (растрескивание) пыльников. В условиях высокой влажности воздуха (г. Хабаровск) в утренние часы поверхность пыльников покрыта пыльцевыми трубками. Этот феномен выявляется при микроскопировании пыльников. В условиях жаркой погоды и низкой относительной влажности воздуха (г. Астрахань) этого не происходит. Пыльники четырехгнездные, вскрываются продольными швами. «Молодая» пыльца сои липкая, округло-треугольной формы, шиповатая, не рассыпчатая. При созревании пыльца сои приобретает округлую форму. В центре тычиночного кольца располагается пестик. Столбик пестика слегка изогнут, и рыльце находится на одном уровне с тычинками, плотным кольцом окружающими пестик. Рыльце пестика имеет уплощенную форму, близкую к шаровидной. Зрелое рыльце пестика клейкое, желтое, покрыто железистыми сосочками, удерживающими пыльцу. Завязь покрыта прижатыми волосками (рис. 6.1.1.8). Процесс прорастания пыльцы начинается до начала цветения, и опыление часто происходит в закрытом цветке. Завязь одногнездная, содержит две или три (до 6) семязпочки (рис. 6.2.1.9, 6.4.1). После завершения процесса опыления столбик пестика вытягивается и рыльце поднимается над кольцом тычинок. В это время цветок сои раскрывается. Цветки культурной сои в ранние утренние часы имеют едва уловимый тонкий аромат.

Цветки дикой уссурийской сои также зигоморфные, очень мелкие – 3–5 мм, на коротких цветоножках длиной 1–10 мм и более. У основания цветоножки имеется ланцетовидный прицветник. Парус (3–4 мм длины и такой ширины) почти округлый, с выемкой в верхней части и клювообразным заострением на противоположном конце, красно-фиолетовый с темным малиновым пятном у основания. Крылья (весла) и лодочка светло-фиолетовые. Парус охватывает оба боковых лепестка (весла), которые, в свою очередь, покрывают оба срастающиеся передних лепестка – лодочку. Лодочка состоит из двух сросшихся лепестков. Чашечка также сростнолистная (2–4 мм) из пяти чашелистиков, зеленая или чаще красно-фиолетовая, сильно опушенная. Чашелистики дикой уссурийской сои. В нижней части чашечки два ланцетных прицветника. Венчик цветка дикой уссурийской сои на поперечном срезе (рис. 6.1.4) по структуре клеток мезофилла не отличается от чашечки и больше напоминает листоподобную структуру, чем венчик представителей культурного вида сои. Вокруг пестика находятся 10 тычинок (9+1), расположенных в разных уровнях, пестик из одного плодолистика. Тычинки плотным кольцом окружают пестик. Такое же плотное кольцо образуют лепестки венчика. Опыление в

условиях жаркой погоды часто происходит клейстогамно в закрытом цветке. Пыльца прорастает в закрытом цветке внутри пыльников. При раскрывании пыльников рыльце пестика приобретает ярко-желтую окраску от обилия покрывшей его пыльцы. Рыльце пестика в момент самоопыления покрыто клейкой жидкостью, выделяемой железистой тканью. В строении и расположении частей цветка дикой уссурийской и культурной сои не обнаружено принципиальных отличий, хотя обе формы значительно отличаются по многим признакам анатомо-морфологической организации.

6.2. Заложение и развитие основных элементов цветка сои

После заложения репродуктивных органов апикальная меристема цветка сои прекращает свою деятельность, что является проявлением детерминированного типа роста. Когда бутоны сои достигают 1–1,5 мм (у дикой уссурийской еще менее), дифференцируются ткани с обособлением тычиночных бугорков.

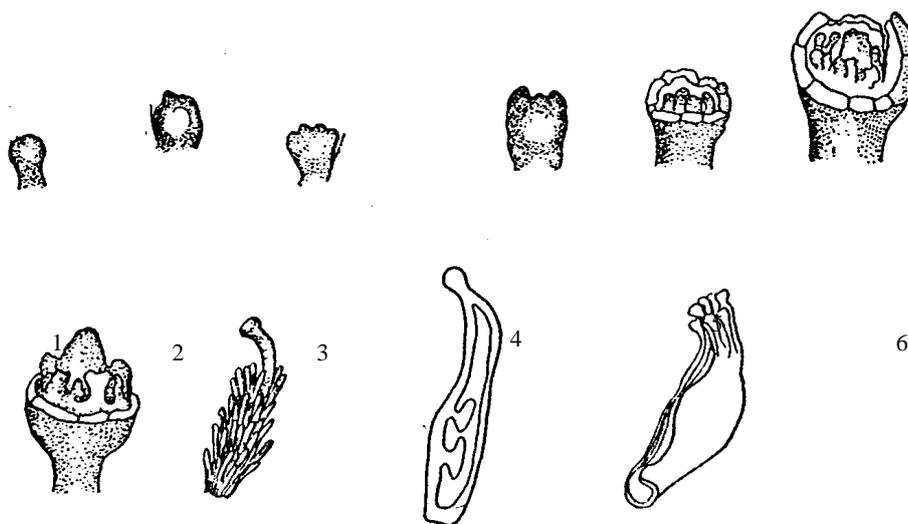


Рис. 6.2.1. Последовательность заложения и развития органов цветка сои:

- 1–3 – последовательные фазы начала дифференциации конуса нарастания цветка сои;
 4 – заложение примордиев наружного круга околоцветника; 5 – бугорки лепестков (чашечка по краю уже удалена); 6 – появление пестика в центральной части;
 7 – следующая фаза развития пестика и верхнее кольцо тычинок, затем нижнее;
 8 – сформировавшийся гинецей (видны столбик и рыльце), завязь покрыта густыми волосками; 9 – гинецей на продольном разрезе: семяпочки в структуре завязи;
 10 – сформировавшийся андроцей

Позже, когда бутоны увеличиваются до 2 мм, можно обнаружить прямостоячие бугорки семяпочек, которые в процессе своего развития из-

гибаются и уже на стадии двуядерного зародышевого мешка становятся типично кампилотропными [77, 87].

Последовательность заложения и развития элементов цветка сои представлена на рис. 6.2.1. Органы цветка закладываются в виде экзогенных выростов на апексе. Развитие цветка сои происходит в акропетальной последовательности. На ранних этапах онтогенеза цветка сои закладывается околоцветник – сначала примордии чашелистиков (рис. 6.2.2–6.2.4), затем лепестков (рис. 6.2.5). Вслед за этим в виде бугорка в центральной части закладывается пестик и почти одновременно с этим обозначаются примордии верхнего (наружного), а затем нижнего (внутреннего) кольца тычинок. Таким образом, акропетальная последовательность возникновения органов цветка сои, возможно, несколько нарушается лишь в андрогее. В дальнейшем два круга тычинок срастаются, образуя одно сплошное кольцо из девяти тычинок вокруг пестика (рис. 6.2.1.10), десятая тычинка остается свободной.

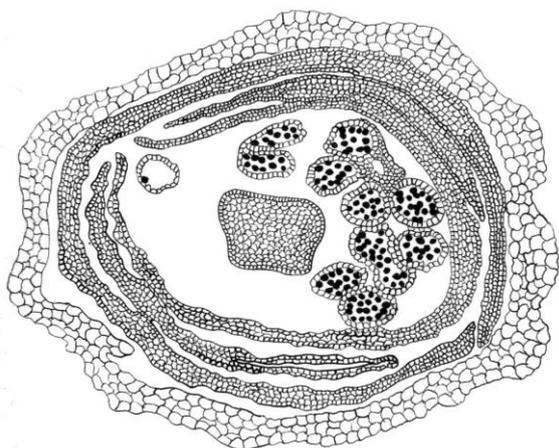


Рис. 6.2.3. Анатомическое строение цветка культурной сои на поперечном разрезе. Ув. $\times 60$

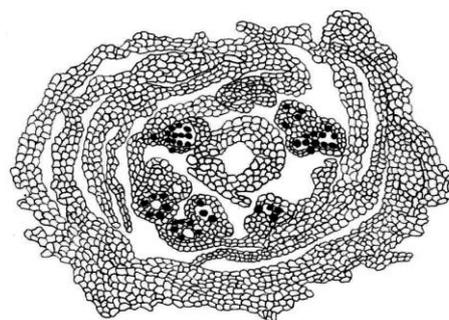


Рис. 6.2.4. Анатомическое строение цветка дикой уссурийской сои на поперечном разрезе. Ув. $\times 60$

На первых этапах развития тычиночный бугорок состоит из меристематических клеток (рис. 6.8.1). Расчленение на тычиночную нить и пыльник происходит позже. Тычиночная нить обособляется позже пыльника, причём некоторые из них удлиняются на поздних этапах развития цветка вследствие интеркалярного роста. Одновременно с обособлением проводящего пучка на поперечном срезе пыльника можно наблюдать процесс образования четырех его гнезд. Каждое гнездо преобразуется в микроспорангий, два латеральных гнезда составляют теку. Теки соединены между собою связником (рис. 6.7.1). Центральное положение в цветке занимает завязь, состоящая из одного плодолистика [96]. В одногнездной завязи сои последовательно вдоль ее оси расположены две или три (ино-

гда 4–6) семяпочки (рис. 6.2.1.9, 6.4.1).

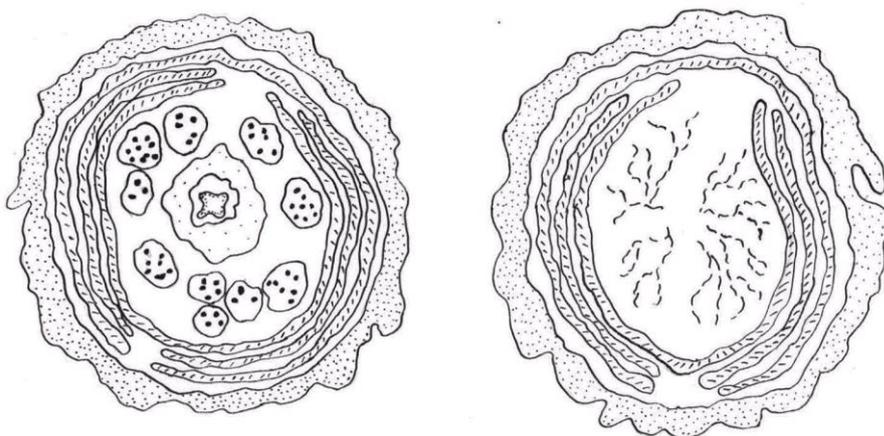


Рис. 6.2.5. Расположение частей цветка сои и проводящих элементов на плоскости

Наиболее интенсивное развитие цветков сои, как дикой уссурийской, так и культурной, по нашим наблюдениям, начинается вечером и происходит в течение всей ночи. Оптимальная готовность к процессу опыления и дальнейшему оплодотворению пыльца, рыльце пестика и зародышевый мешок сои в г. Хабаровске в условиях высокой относительной влажности воздуха достигают рано утром с 6 до 8 часов. В Астрахани в условиях воздушной засухи и жаркой погоды (30–36° С) эти процессы происходят с 4 до 6 ч утра. Таким образом, время оптимальной готовности к опылению и оплодотворению генеративных элементов цветка сои в значительной степени зависит от условий произрастания растений.

Рис. 6.2.3 и 6.2.4 отражают топографию и соотношение размеров цветка культурной и дикой уссурийской сои на поперечном срезе. Их сравнение показывает, что в строении цветка дикая уссурийская соя принципиальных отличий от культурной сои не имеет. Основные различия в морфологии цветка касаются, прежде всего, малых размеров цветка дикой сои (2–3 мм) и иной окраски венчика. Как уже отмечалось, парус венчика цветка дикой уссурийской сои красно-фиолетового (скорее малинового) цвета. Малиновую окраску нередко имеет и чашечка цветка дикой сои. Кроме того, сравниваемые виды отличаются количеством слоев клеток, образующих чашелистики, степенью опушения чашечки, а также структурой лепестков и чашелистиков (рис. 6.2.3, 6.2.4). В цветке представителей культурной и дикой уссурийской сои кольцо тычинок плотно окружает пестик. Такое же плотное кольцо образуют и лепестки. В связи с этим опыление очень часто происходит до цветения. Таким образом, соя относится к группе строго самоопыляющихся растений. По данным многих авторов, вероятность перекрестного опыления у сои составляет 0,04 %.

6.3. Чашелистики и лепестки цветков дикого и культурного видов сои

Чашелистики и лепестки по своей форме и анатомическому строению представляют собой части цветка, сходные с листьями, но они проще по деталям строения, чем вегетативный лист. Чашелистики и лепестки сои состоят из основной паренхимы (мезофилла), проводящей системы, пронизывающей основную ткань, и слоев эпидермиса, расположенных на адаксиальной и абаксиальной сторонах. Мезофилл чашелистиков состоит из более или менее изодиаметрических клеток, неплотно сомкнутых, образующих рыхлую ткань. Проводящая система напоминает таковую листьев.

Чашелистики дикой уссурийской сои, как и культурной, образуют сростнолистную чашечку. Эпидермис чашелистиков сои покрыт многочисленными настоящими волосками, образующими опушение (многочисленные волоски на поверхности эпидермиса чашечки, хорошо различимы на поперечном срезе). Чашечка дикой уссурийской сои отличается многослойностью образующих ее клеток. Чашелистики культурной сои более тонкие, трехслойные, одинаковой толщины. Клетки мезофилла лепестков культурной сои тонкостенные, целлюлозные. Толщина слоя клеток мезофилла лепестков незначительна. Эта паренхиматическая ткань составлена из плотно сомкнутых клеток. Проводящая система лепестков сильно редуцирована (по сравнению с листьями). Лепестки цветков культурной сои более тонкие, плотные по структуре и ровные по толщине.

Пластинки лепестков дикой сои не одинаковой толщины. Наибольшую толщину лепестки имеют у основания в местах их соединения с цветоложем. Кроме того, утолщение лепестков дикой сои наблюдается в местах прохождения жилок и базальной части лепестков. Мезофилл лепестков дикой сои более рыхлый.

6.4. Столбик и рыльце пестика

Развитие столбика происходит в связи со стерилизацией верхушечной части плодолистика. На рыльце протодерма дифференцируется в железистый эпидермис с богатыми цитоплазмой клетками, имеющих вид сопочков и покрытых кутикулой. Этот эпидермис выделяет сахаристую клейкую жидкость, так как клетки под эпидермисом составляют часть железистой ткани. Клетки эпидермиса рыльца имеют выросты в виде коротких густых переплетённых волосков, функцией которых является удержание пыльцы на рыльце. Рыльце связано с внутренней частью завязи стигматоидной тканью, напоминающей железистую рыльцевую ткань. Эта ткань облегчает продвижение пыльцевой трубки через столбик и ее питание. Стигматоидная ткань и проводящие пучки составляют наиболее специализированные части столбика. Основной тканью является паренхима-

тическая ткань.

6.5. Плодолистик и семяпочка

Для цветка сои характерно наличие апокарпного гинецея, представленного одним плодолистиком, имеющим вид листоподобно сложенной структуры. Сложенный плодолистик имеет завернутые внутрь края, несущие плаценты, на которых возникают семяпочки. Последовательные стадии развития плодолистика в процессе филогенеза включают его смыкание, уменьшение числа семяпочек и их приуроченность к нижней части плодолистика (завязи), а также дифференциацию верхней части плодолистика на столбик и рыльце. Смыкание плодолистика осуществляется благодаря совместному срастанию вентральных поверхностей плодолистика вдоль его сомкнутых краев. Срастание происходит в процессе онтогенеза и оставляет шов.

Семяпочка, возникающая на плаценте завязи, представляет структуру, где образуются мегаспоры, из одной из них развивается зародышевый мешок. Семяпочка сои состоит из следующих морфологически различных частей:

- нуцеллуса – центральной ее части, содержащей вегетативные и спорогенные клетки;
- двух интегументов, окружающих нуцеллус;
- фуникулуса – ножки, прикрепляющей семяпочку к плаценте.

По мере развития зародыша из оплодотворенной яйцеклетки и эндосперма, возникшего в результате слияния двух полярных ядер и ядра спермия, семяпочка превращается в семя.

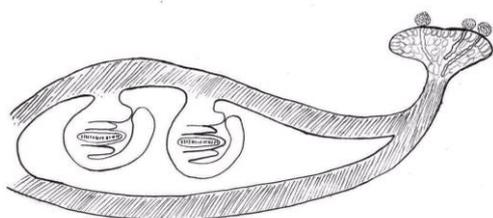


Рис. 6.4.1.
Схема расположения
семяпочек в завязи сои

Примордий семяпочки возникает на плаценте как конический выступ с округлой верхушкой. Когда молодые зеленые бутоны сои достигают величины 2 мм, бугорки семяпочек по мере развития изгибаются и становятся кампилотропными. Первая археспориальная клетка становится различимой еще в недифференцированном выступе.

Ниже верхушки за счет периклиналильных делений клеток закладывается внутренний интегумент. Он возникает как валик и растет вверх. С появлением интегумента можно разграничить нуцеллус как часть семяпочки, ограниченную этим интегументом. Интегумент растет быстрее нуцеллуса и окружает его. На верхушке интегумента остаётся микропиле.

Интегументы в семяпочке сои закладываются начале профазы мейо-

за материнской клетки мегаспоры. Разрастание ткани интегумента и смыкание ее с образованием микропиле завершается ко времени образования двух-четырёхклеточного зародышевого мешка. В каждой завязи может закладываться от 1 до 6 семязпочек (чаще 2–3). К моменту созревания зародышевого мешка клетки нуцеллуса начинают разрастаться. Зрелая семязпочка может быть определена как изогнутая, кампилотропная.

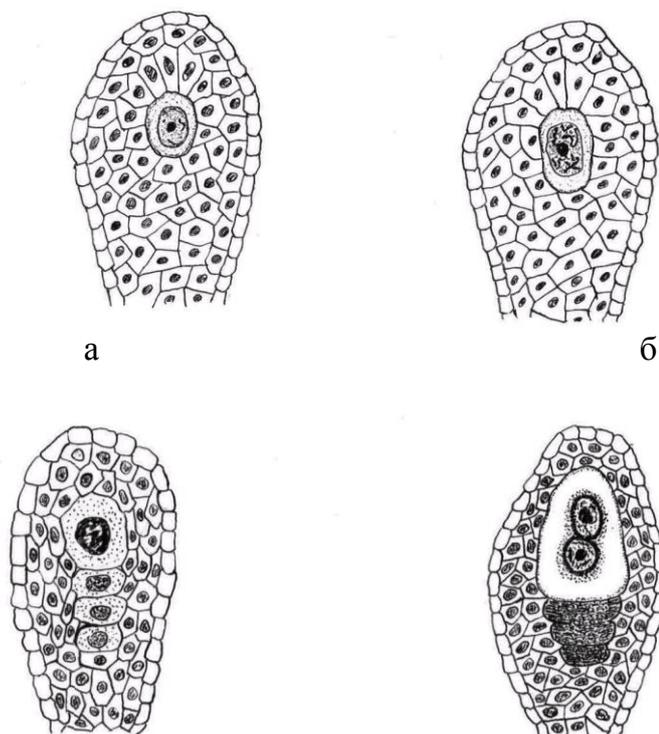
6.6. Макроспорогенез и развитие зародышевого мешка сои

Семязпочка сои возникает в виде меристематического бугорка на вентральной стенке завязи. После его разрастания (в период, предшествующий созреванию пыльцы) в гипоэпидермальном слое клеток бугорка обособляется археспориальная клетка, размеры которой в 7–8 раз превосходят величину окружающих клеток (рис. 6.6.1. а, б). Размеры клетки свидетельствуют о том, что она вышла из общего ритма клеточных делений окружающей ее ткани. Археспориальная клетка превращается в материнскую клетку мегаспор.

Рис. 6.6 Основные этапы макроспорогенеза и макрогаметогенеза у сои:

а, б – обособление археспориальной клетки и первое деление мейоза в мегаспороците сои; *в, г* – образование тетрады мегаспор и первый митоз в халазальной мегаспоре; *д, е* – поляризация ЗМ, образование центральной вакуоли, восьмиядерный ЗМ; *ж* – момент слияния полярных ядер; *з* – вторичное центральное ядро ЗМ, антиподы, синергиды, яйцеклетка; *и* – дезинтеграция антипод; *к* – завершение формирования семязпочки.

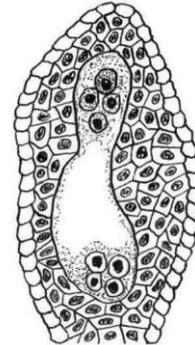
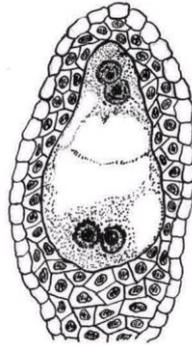
Ув. ×400



В

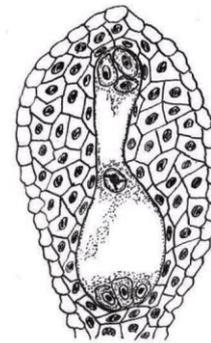
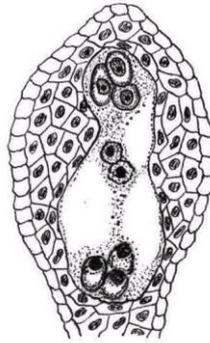
Г

Продолжение Рис. 6.6



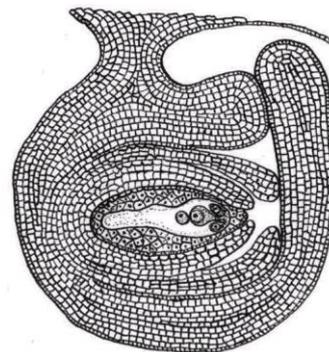
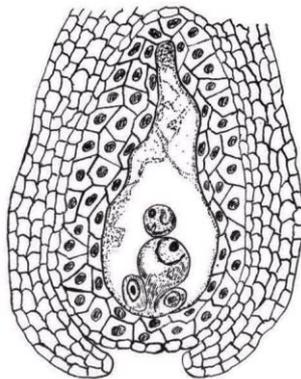
Д

е



Ж

з



И

К

Среди однородных меристематических клеток у сои может закладываться 1–3 археспориальные клетки, отличающиеся от окружающих клеток более крупными ядрами и ядрышками. В процессе развития лишь одна из них становится материнской клеткой мегаспор.

В результате двух делений мейоза образуется тетрада гаплоидных мегаспор, которые образуют линейную последовательность (рис. 6.6.1 в). Этот

процесс сопровождается цитокинезом. Во время первого деления мейоза образуется диада гаплоидных мегаспор, при этом семязпочка разрастается в длину. После второго деления мейоза и образования тетрад гаплоидных мегаспор, халазальная мегаспора развивается в зародышевый мешок. Остальные мегаспоры быстро дегенерируют, и на срезах видны в виде смятых колпачков (рис. 6.6.1 г). Дальнейшее развитие и дифференцировка мегаспоры происходит при постепенной элиминации трех верхних мегаспор. Это говорит о моноспорическом характере развития зародышевого мешка сои.

Ядро оставшейся халазальной мегаспоры делится эквационно, и дочерние ядра расходятся к полюсам (рис. 6.6 д). В центре зародышевого мешка возникает большая вакуоль (рис. 6.6 е), которая, увеличиваясь, раздвигает ядра к полюсам зародышевого мешка (ЗМ). Фигуры деления ядер в двуядерном зародышевом мешке располагаются вдоль его продольной оси. При этом фигура следующего деления микропиллярного ядра располагается поперек продольной оси зародышевого мешка. Фигура деления халазального ядра может изменять свое положение.

Дочерние клетки претерпевают два последовательных эквационных деления, в результате чего у каждого полюса образуются две, затем четыре клетки. В микропиллярной части ЗМ из четырех ядер образуются две крупные синергиды, яйцеклетка и полярное ядро. Синергиды имеют грушевидную форму. Яйцеклетка (рис. 6.6. ж, з, и) более крупная имеет удлинённую грушевидную форму и располагается между синергидами. Своим зауженным основанием она соединяется с микропиле. Противоположная широкая сторона яйцеклетки обращена в полость зародышевого мешка. Ее ядро имеет светлую кариоплазму и крупное, интенсивно окрашивающееся ядрышко, располагающееся в верхней части яйцеклетки. Нижнюю, базальную часть ее занимает крупная вакуоль.

Формирование структуры зрелого зародышевого мешка у сои происходит обычным для *Polygonum* типа способом развития [77, 87]. Дальнейшее развитие зародышевого мешка происходит быстро. Поэтому фазу восьмиядерного гаметофита сои трудно наблюдать

Зрелый зародышевый мешок сои семиклеточный, восьмиядерный, овально-вытянутой формы с заостренным халазальным концом (рис. 6.6 и). В микропиллярном конце ЗМ содержится яйцеклетка, две синергиды и полярное ядро. В халазальном конце в момент его формирования – 3 антиподы, которые у сои вскоре исчезают и в дальнейшем едва просматриваются, и полярное ядро. В центре зародышевого мешка еще до момента оплодотворения яйцеклетки образуется большое вторичное центральное ядро, значительно превосходящее по своему объему другие ядра. Наружный интегумент у сои развит сильнее внутреннего, состоит из нескольких слоев (3–5) относительно однородных клеток (рис 6.6. к). Внутренний интегумент состоит из двух слоёв клеток по всей длине зародышевого мешка. Края этого интегумента смыкаются неплотно в области микропиле.

В условиях Астрахани в зеленых, «молодых» бутонах зародышевый мешок уже сформирован и включает: яйцеклетку, две синергиды, два полярных ядра в центре и три разрушающиеся антиподы. Момент оплодотворения у сои в условиях Астрахани может происходить в разное время во второй половине дня. Темпоральная фиксация показывает, что период от момента опыления до оплодотворения в условиях Астрахани составляет от 8 до 9 ч. Процесс оплодотворения происходит в день опыления около 16–18 ч, когда летний зной спадает. Оплодотворенная яйцеклетка через 20–24 ч многократно делится митотически с образованием многоклеточного зародыша, который хорошо просматривается на срезах уже на 9–10-е сутки. Одновременно с этим происходит оплодотворение вторичного центрального ядра и дальнейшее эквационное деление его с образованием эндосперма нуклеарного типа. Цитокинез в эндосперме сои происходит позже – на 6–7-е сутки и эндосперм становится клеточным. Подвесок зародыша состоит из малого количества (от 2 до 4) клеток. На 10–11 сутки дифференцируются семядоли. На 21–22-е сутки зародыш дифференцируется на стебель, зачатки первой пары настоящих листьев, зародышевый корешок.

Таким образом, зародышевый мешок сои образуется из халазальной клетки тетрады макроспор. Процесс развития зародышевого мешка у сои соответствует обычному для двудольных растений типу восьмиядерного зародышевого мешка с некоторыми специфическими особенностями. Антиподы зародышевого мешка исчезают непосредственно после оплодотворения яйцеклетки. Период от момента опыления до оплодотворения в условиях Астрахани составляет от 8 до 9 ч. Процесс оплодотворения происходит в день опыления около 16–17 ч, когда летний зной спадает. Одновременно с оплодотворением яйцеклетки происходит оплодотворение вторичного центрального ядра и его эквационное деление с образованием эндосперма нуклеарного типа (синцитий). Цитокинез в эндосперме сои происходит позже – на 6–7-е сутки и эндосперм из нуклеарного типа становится клеточным.

6.7. Особенности строения и развития тычинок сои

Тычинки сои относятся к хорошо известному типу с однопучковой тычиночной нитью, несущей на верхнем конце четырехгнездный пыльник, состоящий из двух половинок. Этот тип характеризует собой продвинутую в эволюционном отношении структуру. Для пыльника сои характерно наличие одного проводящего пучка (рис. 6.7). Пучок проходит через тычиночную нить и продолжается в ткань, разделяющую пары спорангиев, связник, заканчиваясь слепо вблизи верхушки. Проводящий пучок не связан со спорогенной тканью какими-либо проводящими элементами.

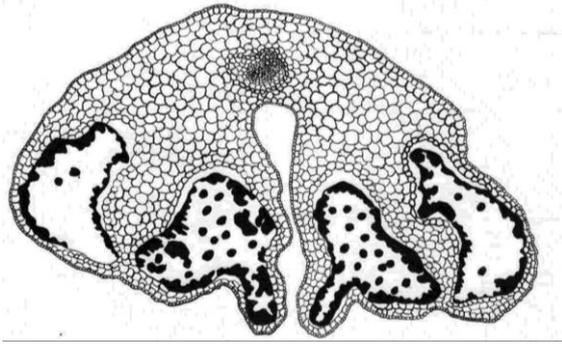


Рис. 6.7. Анатомическое строение пыльника и пыльцевых мешков культурной сои (на поперечном разрезе). Ув. $\times 60$

Основная ткань тычиночной нити представляет собой вакуолизованную паренхиму без заметной системы межклетников. Основная ткань пыльника и связника является паренхиматической, однако по соседству со спорогенными клетками она высоко специализирована. Эта специализированная ткань образует слои стенки, или париетальные слои микроспорангиев (гнезд пыльника или пыльцевых мешков). Внешний слой стенки – эндотеций расположен под эпидермисом. Самый внутренний из париетальных слоев представляет собой тапетум, который характеризуется крупными ядрами. Тапетальный слой достигает своего максимального развития ко времени формирования тетрад микроспор и вскоре резорбируется. Париетальные слои, расположенные между эндотецием и тапетумом часто сдавливаются и разрушаются так, что после созревания пыльцы и разрушения тапетума гнездо пыльника оказывается окруженным снаружи лишь эпидермисом и эндотецием. Освобождение пыльцы происходит через стоммиум, благодаря растрескиванию пыльника.

6.8. Развитие тычинки

Формирование тычинки и пыльника – единый процесс развития. В развитии пыльника различают три основных периода: премейотический, мейотический и постмейотический. В первый период формируется стенка пыльника и пыльцевые гнезда. В мейотический период происходит дальнейшая дифференциация клеток стенки пыльника и мейоз в микроспороцитах материнских клетках микроспор, в результате чего образуются тетрады микроспор. В постмейотический период созревает пыльца и происходит дегенерация некоторых слоев стенки пыльника. На первых этапах образования и развития тычиночный бугорок сои состоит из однородных меристематических клеток (рис. 6.8 а, б), окруженных эпидермисом (экзотецией). В дальнейшем одновременно с обособлением проводящего пучка на поперечном срезе можно наблюдать одновременную закладку археспориальных клеток четырех гнезд пыльника в субэпидермальном слое меристемы (рис. 6.8 в). Археспориальные клетки отличаются от остальных большей величиной, вытянутой в радиальном направлении формой, более крупным ядром и структурой (рис. 6.8 г). Цитоплазма первичных археспориальных клеток мелко-

зернистая, невакуолизованная. Каждое гнездо преобразуется в микроспорангий. Каждый пыльник сои содержит 4 неодинаковых микроспорангия, соединенных попарно в 2 теки (рис. 6.7). Теки соединяются между собой связником. В результате деления археспориальных клеток образуется наружный слой первичных париетальных (постенных) клеток и внутренний слой спорогенных клеток микроспорангия (рис. 6.8 г, д, е). Клетки париетального (постенного) слоя делятся, в результате чего образуются три concentрически расположенных слоя клеток, составляющих стенку микроспорангиев. Спорогенная ткань представлена в это время массой клеток эллипсоидальной формы, не упорядоченных по отдельным слоям и отличных по форме и деталям строения от клеток первичного париетального слоя.

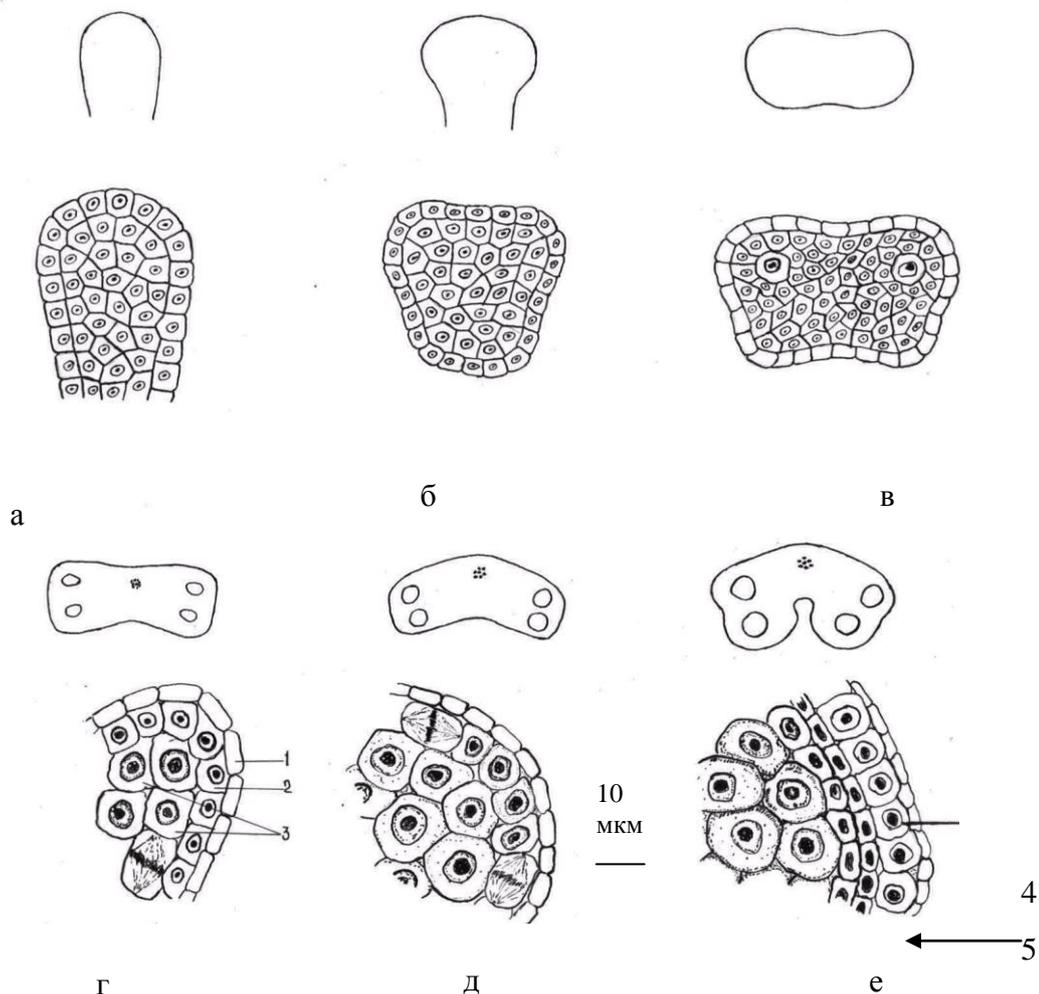


Рис.6.8. Оновные этапы развития пыльника:

а, б, в – образование и развитие первичного бугорка, заложение археспориальных клеток, г, д, е – образование микроспорангия и париетального слоя клеток и тапетума. Ув. ×400

Клетки спорогенной ткани в период формирования наружной стенки спорангия довольно активно делятся митотически. Слой клеток, расположенных непосредственно под эпидермисом (рис.6.8. е), возникающих в ре-

зультате деления париетальных клеток, образует эндотеций (фиброзный слой), достигающий наибольшего развития перед созреванием пыльцы. Клетки эндотеция сои перед растрескиванием пыльника теряют содержимое и содействуют растрескиванию пыльника, так как при высыхании сильно сокращаются. При этом образуется трещина, открывающая сразу оба гнезда. Под эндотецием находятся 1–2 ряда мелких клеток среднего слоя, исчезающих во время мейоза в материнских клетках микроспор. Внутренний слой клеток микроспорангия, тапетум (выстилающий слой), выполняет важную трофическую роль.

6.9. Развитие стенки микроспорангия

В отличие от спорогенной ткани деление клеток первичного париетального слоя строго ориентировано. В результате первой волны периклиналильных делений из первичного париетального слоя образуются тапетум и второй париетальный слой. Вторая волна периклиналильных делений в клетках вторичного париетального слоя приводит к образованию среднего слоя и эндотеция. Сформированная стенка спорангия состоит из четырех клеточных слоев: эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума.

Тапетум состоит из одного слоя клеток, образующихся на внешней стороне спорангия. Образуется в результате периклиналильных делений клеток первичного париетального слоя. Клетки тапетума примыкают непосредственно к спорогенным клеткам, а в дальнейшем – к пыльце. Известно, что функции тапетума разнообразны: он обеспечивает поступление веществ к формирующимся микроспороцитам, микроспорам, а затем пыльцевым клеткам. Тапетум формируется под определенным воздействием спорогенной ткани. В клетках тапетума в мейотический период развития пыльника представителей рода *Glycine* L. достаточно часто встречается явление многоядерности (2–4 ядра), что, вероятно, связано с высокой метаболической активностью этих клеток. После образования тапетума клетки его значительно увеличиваются в объеме. Синхронности в развитии клеток тапетума и спорогенной ткани не наблюдается. Лизис клеток тапетума происходит, главным образом, во время развития пыльцевых зерен и особенно быстро после первого деления микрогаметогенеза, и завершается ко времени полного созревания пыльцевых зерен. Средний слой клеток является одним из конечных продуктов формирования стенки спорангия. Его клетки приобретают характерную вытянутую форму на поперечном разрезе. Ядра в клетках среднего слоя сохраняют отчетливую структуру до момента завершения мейоза. В дальнейшем клетки и их ядра деформируются и удлиняются. Разрушение клеток среднего слоя идет одновременно с развитием микроспор. Эндотеций является одним из конечных продуктов формирования стенки спорангия. После завершения формирования стенки спорангия клетки эндотеция энергично разрастаются.

6.10. Микроспорогенез, формирование пыльцы сои

На ранних стадиях развития спорогенная ткань представлена массой клеток с крупными ядрами. До момента завершения формирования наружной стенки микроспорангия характерны неориентированные деления клеток спорогенной ткани.

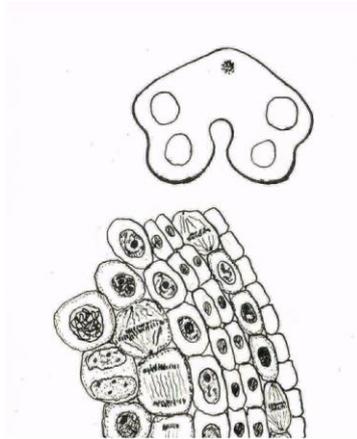


Рис. 6.10.1. Мейоз в микроспорогенезе в материнских клетках микроспор

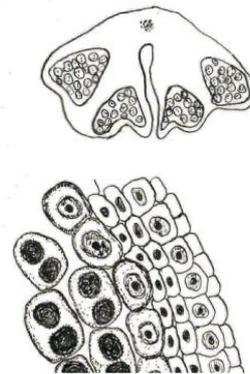


Рис. 6.10.2. Завершение редукционного деления
Ув. $\times 400$

Материнские клетки пыльцы (МКП) на ранних стадиях развития плотно сомкнуты. Во время мейоза они обособляются одна от другой. Форма их округляется, и клетки оказываются окруженными толстой студенистой оболочкой. Начало микроспорогенеза у сои происходит на очень ранних этапах развития молодого зелёного пыльника. Во время мейоза пыльник сои быстро увеличивается в размерах. Профаза I – наиболее длительная фаза мейоза у сои. В это время микроспороциты сои достигают максимального размера. Цитологические картины мейоза в микроспороцитах сои более детально приводятся в гл. 7.

У представителей культурной и дикой уссурийской сои в диакинезе мейоза формируются 20 палочкообразных (стержнеобразных) коротких бивалентов с одной терминальной хиазмой. Длина бивалентов от 1,43 до 2,88 мкм. В клетках на стадии анафазы I у представителей культурной и дикой уссурийской сои к полюсам перемещалось по 20 хромосом. Телофаза I у представителей рода *Glucine* заканчивается образованием диады клеток (рис. 6.10.2, 6.10.3).

Второе деление мейоза у представителей культурной и дикой уссурийской сои проходило без заметных отклонений. В четырех сестринских ядрах содержалось по 20 хромосом. Но в первом и во втором делениях мейоза у представителей культурной и дикой уссурийской сои нередко (3–5 % анафаз) наблюдается отставание хромосом при их расхождении в анафазе I и анафазе

II, что, вероятно, связано с их полиплоидным происхождением. Это не отражается заметно на жизнеспособности пыльцы, которая остаётся высокой (табл. 6.11.1), особенно у дикой уссурийской сои. Деление материнских клеток микроспор и процесс мейоза происходит у сои по симультанному (одновременному, рис. 6.10.3) типу, считающемуся более древним, чем сукцессивный, и характерному для большинства двудольных растений [77]. Для сои характерно тетраэдрическое расположение микроспор в тетрадах (рис. 6.10.5).

При симультанном способе деления после первого деления мейоза клеточная перегородка не образуется, и материнская клетка микроспоры делится сразу на четыре клетки после двух делений мейоза (рис. 6.10.4). Исследования Фарра еще в 1916 г. показали [77], что в механизме деления клеток существует еще другое различие. При симультанном способе деления клеток происходит благодаря возникновению направленных центростремительно борозд, которые соединяются в центре и делят материнскую клетку микроспоры на четыре части. Эти особенности деления материнских клеток микроспор присутствуют при образовании тетрады микроспор у сои (рис. 6.10.4) .

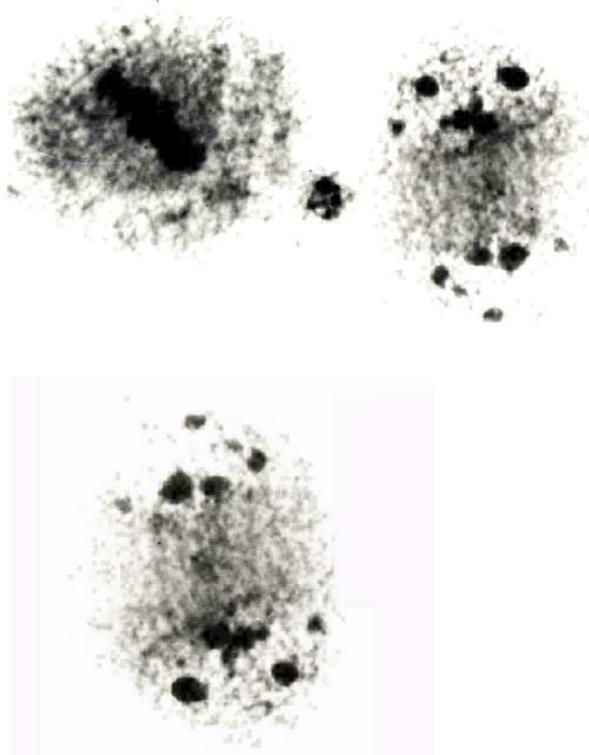


Рис. 6.10.3
Образование диады
 И тетрады клеток в
 результате редукцион-
 ного деления мейоза в
 микроспорогенезе.
 Ув. ×900

Уже во время первого деления мейоза вокруг материнских клеток микроспор наблюдается характерная утолщенная коллозная оболочка. Эта оболочка сохраняется некоторое время и после образования ранних микроспор (рис. 6.11.1). Тетрады микроспор, образующиеся в процессе микроспорогенеза у представителей культурного вида и дикой уссурийской сои, вскоре после образования распадаются на отдельные микроспоры. Будущая пыльца некоторое время (довольно продолжительное) остается

одной ядерной. Ядра клеток тетрады вначале несколько уменьшены (рис. 6.10.5), затем перед началом микрогаметогенеза объем их быстро увеличивается.

С момента исчезновения оболочки материнской клетки микроспор вокруг каждой микроспоры формируется собственная оболочка, и микроспора превращается в пыльцевое зерно. Ядро пыльцевой клетки, располагающееся в микроспоре в центре, после увеличения его объема переходит к профазе первого деления гаметогенеза и оттесняется вакуолью к периферии пыльцевой клетки.

6.11. Микрогаметогенез. Морфология пыльцы

Молодые пыльцевые зерна в гнезде пыльника, окруженные тканью тапетума, вначале быстро увеличиваются в объеме. Первое эквационное деление ядра пыльцевых клеток происходит в момент образования фибрильных утолщений в клетках эндотеция.



Рис. 6.10.4.
Завершение мейоза в микроспорогенезе и начало формирования тетрады микроспор. Ув. $\times 400$



Рис. 6.10.5. Тетрада микроспор сои. Ув. $\times 400$

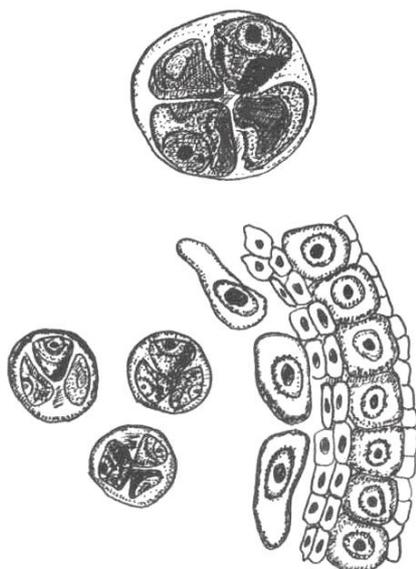


Рис. 6.11. 1. Изменения стенки микроспорангия в момент формирования тетрад микроспор. Вверху – отдельная тетрада с каллозной оболочкой.
Ув. $\times 400$

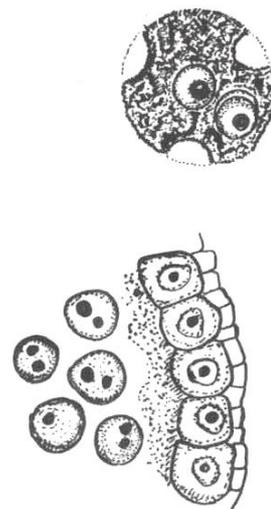


Рис. 6.11.2. Дегенерация тапетума. Начало микрогаметогенеза. Образование двухядерной пыльцы. Вверху – отдельная двухядерная клетка пыльцы. Ув. $\times 400$

Первое деление в пыльцевых клетках микроспорангиев сои происходит относительно синхронно. Во всех пыльцевых клетках пыльника почти одновременно возникают вегетативная и генеративная клетки. Согласно терминологии, предложенной Е.Н. Герасимовой-Навашиной в 1951 г., [по 87] этот момент микрогаметогенеза есть начало формирования мужского гаметофита. Таким образом, первый этап микрогаметогенеза у сои происходит вслед за образованием изолированных одноядерных «пыльцевых зерен» одновременно с дезинтеграцией тапетума (рис. 6.11.2). Генеративная клетка сои имеет форму ярко окрашивающейся линзы (или, точнее, узкого полумесяца), примыкающей к периферии тонкой, прозрачной оболочки клетки пыльцы. Особенно ярко окрашивается ядро с ядрышком. Зрелые пыльцевые зерна одиночные двухядерные, трехпоровые.

Пыльцевые зерна в пыльниках сои, как правило, в момент скрещивания находятся на двухядерной (двухклеточной) стадии (рис. 6.11.2). На очень ранней стадии развития «молодого» зеленого бутона, когда белые или слегка фиолетовые лепестки еще скрыты в бутоне, пыльцевые зерна сои уже являются морфологически зрелыми, 3-поровыми (иногда 4-поровыми), двухклеточными (вегетативная и генеративная клетки). Такая пыльца ярко окрашивается ацетокармином, а также, по Фельгену, но не прорастает на поверхно-

сти агар-агаровой капли 20 % раствора тростникового сахара со следами бора. Двуклеточная пыльца (рис. 6.11.3, 6.11.4) в пыльцевом мешке по размерам морфологически стандартна. Способность к интенсивному прорастанию в 20 %-ом агар-агаре пыльца сои приобретает на более поздней стадии развития бутона, в момент «выхода» лепестков венчика за пределы чашечки перед раскрытием цветка. Пыльники в это время приобретают желтоватый оттенок, начинается процесс их растрескивания.

Зрелые пыльцевые зерна (рис. 6.11.3) снабжены тремя аперттурами (проростковыми порами или бороздами) – это места, где экзина очень тонкая, а интина хорошо развита. Во время образования тетрад апертурпы пыльцевых клеток еще не обнаруживаются. Во время прорастания пыльцы пыльцевые трубки проходят через апертурпы. Число апертурпы у дикого и культурного видов сои одинаково.

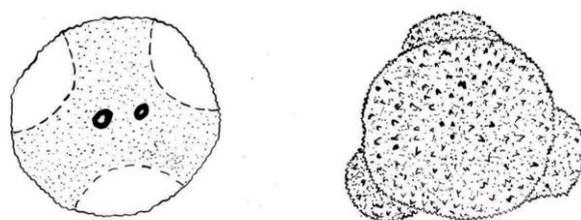


Рис. 6.11.3. Схема внутреннего (слева) и внешнего вида(справа) двуйдерной пыльцы сои

Деление генеративной клетки у сои происходит уже в пыльцевой трубке при прорастании пыльцы в пыльнике или на рыльце пестика. При делении генеративной клетки у сои образуется веретено и настоящая метафазная пластинка. Оболочка спермиев и самой генеративной клетки тонкая и прозрачная. В том случае, если второе деление микрогаметогенеза происходит непосредственно в пыльниках (чаще у уссурийской сои), наряду с двуйдерной пыльцой, в пыльниках имеется трехядерная пыльца, имеющая высокую жизнеспособность.

Зрелая жизнеспособная пыльца сои округлой формы, на своей поверхности имеет многочисленные выросты, поэтому все зерно выглядит шероховатым (рис. 6.11.3). Однако в процессе онтогенеза форма пыльцевого зерна несколько варьирует в зависимости от возраста, физиологического состояния и стадии развития пыльцевого зерна от треугольной к овальной и далее – округлой. Через 6–7 ч после опыления пыльцевые трубки достигают семяпочек сои. Средний размер зрелой двуйдерной пыльцы (табл. 6.11.1) сорта Амурская бурая 57, в родословной которого присутствовала дикая уссурийская соя, 20,02 мкм, дикой уссурийской сои

– 20,51 мкм [37]. Средний диаметр пыльцы гибридов второго поколения составляет 18,63 мкм при коэффициенте вариации 21,5 %. Диаметр пыльцы большинства желтосемянных сортов сои 23,0–24,5 мкм. Жизнеспособность пыльцы растений исходных форм, при определении в утренние часы, составила: Амурской бурой 57–98,3 %, дикой уссурийской сои – 100 %.

Таблица 6.11.1

Анализ варьирования пыльцы сои
(окрашивание: квасцы + кармин)

Вариации диаметра одноядерн. пыльцы, мкм	Частота встречаемости пыльцевых зерен разного диаметра, %				
	А.Б. 57	Уссурийская	Межвидовой гибрид F ₂	Амурская 41	Бельцкая 636
9,6	–	–	0,6	–	–
11,1	–	–	–	–	–
12,0	–	–	3,4	–	–
14,4	–	–	21,2	–	–
15,1	2,4	2,9	–	–	–
16,8	–	7,1	23,2	–	–
17,5	32,6	10,5	–	–	1,4
19,2	–	–	21,4	3,2	1,5
20,5	46,0	–	42,0	3,7	–
21,6	–	–	17,4	4,6	7,1
22,5	–	25,5	–	–	–
23,1	10,5	–	–	48,2	30,0
24,1	6	7,0	4,9	27,1	41,1
25,1	2,5	5,0	–	13,2	18,9
26,4	–	–	3,9	–	–
28,0			3,3	–	–
31,2			0,7	–	–
Лимиты	15,0–25,0	15,0–25,0	9,6–31,2	19,2–25,1	17,5–26,4
Сумма клеток	1000	1000	596	788	932
Среднее	20,02±0,26	20,51±0,24	18,63±0,40	23,3±0,11	24,5±0,12
Коэфф. вариации, %	13,24	11,7	21,5	2,79	4,73
Жизнеспособн. пыльцы, %	98,3	100,0	77,3–89,5	97,9	98,1

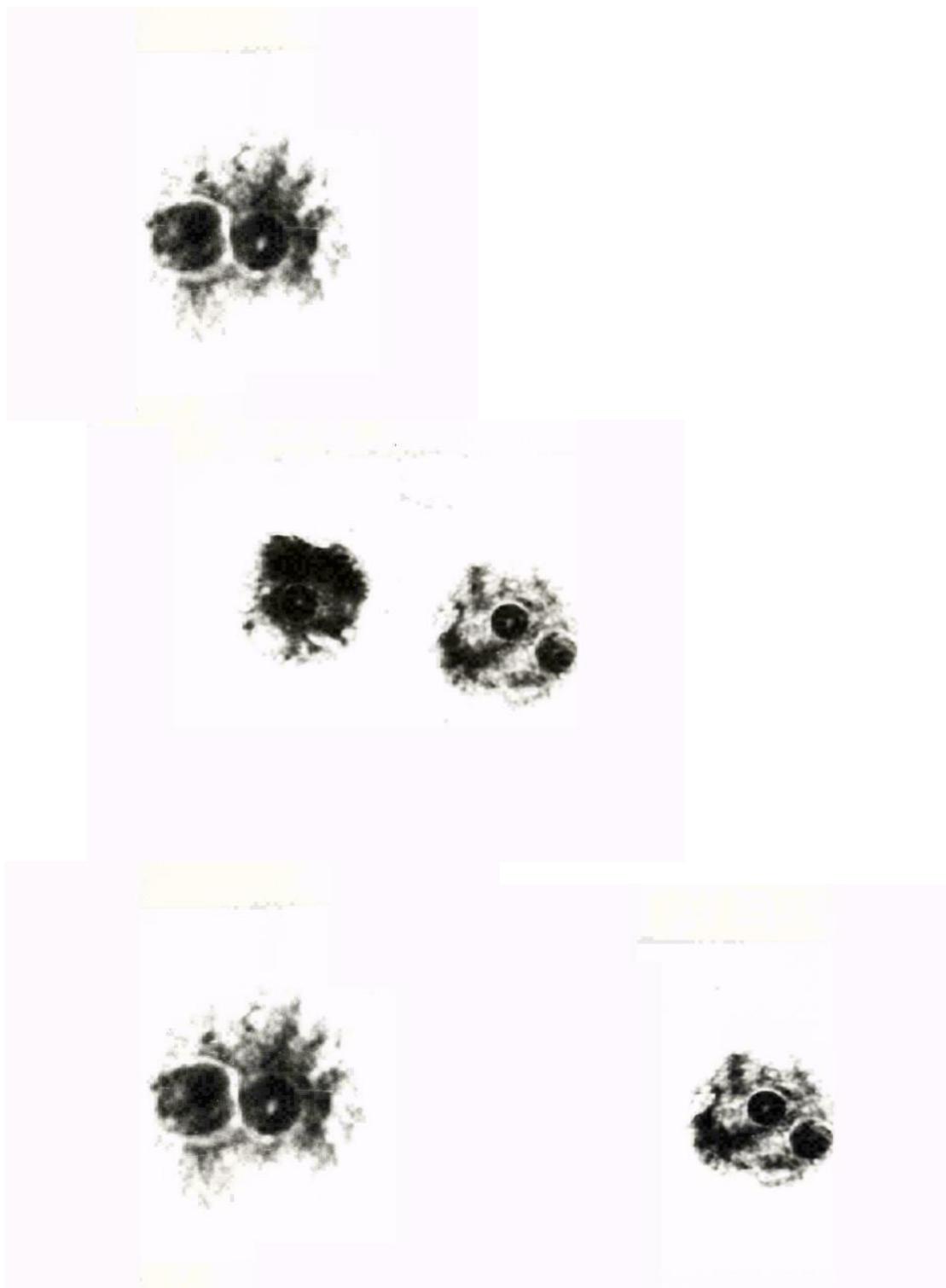


Рис. 6.1.4. Формирование двуядерной (двухклеточной) пыльцы сои

Пыльца межвидовых гибридов первого поколения до 48,5 % клеток была стерильной: не окрашивалась ацетокаином, была деформированной, диаметр клеток сильно варьировал от 3 до 39,5 мкм. Во втором поколении количество жизнеспособной пыльцы варьировало в пределах 77,3–89,5 %.

Таким образом, во втором поколении произошла некоторая стабилизация процессов распределения хромосом в мейозе, но значительное варьирование пыльцы по диаметру сохранилось в пределах от 9,6 до 31,2 мкм при коэффициенте варьирования диаметра одноядерной пыльцы 21,5 % межвидовых гибридов. Пыльца представителей исходных видов мало отличалась по морфологии и размерам пыльцевых клеток (табл. 6.11.1). Пыльца дикой уссурийской сои оказалась на 0,5 мкм крупнее, чем у сорта Амурская бурая 57. Пыльца МВГ F₂ оказалась, в среднем, более мелкой, чем пыльца исходных родительских форм.

Кривые распределения пыльцевых клеток по диаметру приводятся в главе 7 (рис. 7.2). Пределы изменчивости диаметра пыльцы сорта Амурская бурая 57 и дикой уссурийской сои идентичны и составили: 15,1–25,1 мкм, однако в целом средний диаметр пыльцы сорта Амурская бурая 57 на 0,5 мкм оказался мельче, чем у дикой уссурийской сои. Пыльца межвидовых гибридов варьировала в пределах 9,6–31,2 мкм и разница между её максимумом и минимумом составили 21,6 мкм. При этом в выборке преобладала пыльца диаметром 15,1–17,5 мкм. Коэффициент вариации диаметра пыльцы межвидовых гибридов составил 21,5 %. Следовательно, пыльца гибридов и во втором поколении оказалась невыравненной. Около 25,5 % пыльцевых клеток гибридов имели диаметр меньше минимального диаметра исходных форм и 7,9 % пыльцевых клеток имели диаметр, превышающий максимальные размеры пыльцы представителей исходных видов, что свидетельствует о наличии нарушений мейоза в процессе микроспорогенеза у гибридов F₂. Диаметр пыльцы сортов Амурская 41 и Бельцкая 636 составил, соответственно, 23,3 и 24,5 мкм. При этом пыльца этих сортов сои характеризуется высокой выравненностью. Эта пыльца слабо варьировала по размеру и имела высокую жизнеспособность (окрашивание ацетокармином). Доля «мелкой» пыльцы у дикой уссурийской сои составила 10,0 %, у сортов: Амурская бурая 57 – 2,4 %, Амурская желтая 41 – 0 %, Бельцкая 636 2,9 %, у межвидовых гибридов F₂ – от 25,2–48,4 %. Образованию «мелкой» пыльцы межвидовых гибридов в F₁-F₂ предшествовало образование (наряду с тетрадами) пентад, гексад, октад и других полиад микроспор. Среди «очень крупной» пыльцы межвидовых гибридов, диаметр которой варьировал от 26,4 до 31,2 мкм, на первых этапах ее образования встречается микроядерная пыльца с количеством мелких ядер от 2 до 6, кроме одного основного. Среди макроядер встречаются очень крупные (менее 1 %) с большим числом хромосом, вероятно реституционные ядра. Общее количество пыльцевых зерен в одном микроспорангии сои определялось с помощью гемометра в зрелых (желтых), но не раскрывшихся пыльниках цветков нижнего яруса. Среднее число клеток зрелой пыльцы в одном микроспорангии находится в определенной зависимости от сорта: Амурская бурая 57 – 533, Амурская желтая 41 – 492, Бельцкая 636 – 487. Вероятно, количество пыльцевых зерен в микроспорангии об-

ратно пропорционально величине клеток пыльцы. Дикая уссурийская соя содержит в одном микроспорангии в среднем 372 клетки пыльцы. Хотя размеры пыльцевых клеток дикой уссурийской сои и пыльцы сорта Амурская бурая 57 близки по диаметру, но размеры пыльников уссурийской сои меньше, чем у сорта Амурская бурая 57.

Несмотря на наличие в пыльцевом зерне сои трех пор, при прорастании они образуют одну пыльцевую трубку, которая не дает боковых ветвей. При проращивании пыльцы на искусственной питательной среде можно заметить, что кончик пыльцевой трубки имеет слегка утолщенную оболочку и, вероятно, является в физиологическом отношении наиболее активной ее частью. Рост пыльцевых трубок происходит наиболее активно, если в каплю питательной среды добавить кусочек рыльца пестика. Кроме того, интенсивность роста пыльцевых трубок усиливается при густом посеве пыльцы на питательной среде.

Развитие стенки пыльника у межвидовых гибридов сои происходит относительно нормально, аномалий в ее развитии не обнаружено. Основные нарушения, являющиеся причиной полиморфизма и снижения жизнеспособности пыльцы касаются деления клеток спорогенной ткани. Нарушения выявляются в мейозе и связаны с отклонениями от обычного механизма его протекания (глава 7).

И все же сопоставление характера нарушений эмбриональных процессов с нормальным ходом развития позволяют считать, что в целом они носят у межвидовых гибридов сои обратимый характер. Эти отклонения не нарушают резко гомеостаза в системе «пыльца – пыльцевая трубка – яйцеклетка – зигота», а также окружающие материнские ткани семяпочки, завязи. В процессе роста пыльцы на рыльце пестика при большом количестве образующейся пыльцы в процессе микроспорогенеза происходит селективный отбор пыльцевых клеток по степени жизнеспособности, скорости роста.

В отличие от развития мужской генеративной сферы формирование женских репродуктивных структур происходит без явных аномалий.

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ГОМОЛОГИИ ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GLYCINE* L. МЕЙОЗ В МИКРОСПО- РОГЕНЕЗЕ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ СОИ

Исследование мейоза у межвидовых гибридов сои представляет значительный интерес в связи с гипотезой полиплоидного происхождения представителей этого *Glycine* L., на что указал К. Раманатан [162]. Ссылаясь на предшествующие работы других цитологов, он приводит гаплоидное число хромосом для одного из древнейших представителей этого рода – *Glycine javanica* L.: $n=10$. В хромосомном атласе Дарлингтона [118–120] основным числом для рода *Glycine* L. указано $n=10$ хромосом.

В связи с различными гипотезами о путях происхождения культурной и дикорастущей уссурийской сои необходимы дополнительные сведения о поведении хромосом в мейозе у межвидовых гибридов, о взаимодействии геномов при межвидовой гибридизации. Критерием сходства и различий геномов является их гомология и гомеология [105–107 и др.]. Гомологичными хромосомами в цитогенетике считают такие, которые в профазе I мейоза нормально конъюгируют между собой (синdez) и образуют биваленты. Парная гомологичная конъюгация хромосом (эусинdez) скрещиваемых форм характеризует полную гомологию их геномов. Гомологичные хромосомы одного вида, как правило, дают в профазе I мейоза эусинdez, то есть каждая хромосома одного генома имеет гомологичную хромосому в другом геноме. Нарушение хода мейоза наблюдается у отдаленных гибридов. Неполная (частичная) конъюгация хромосом характеризует частичную гомологию хромосом. Отсутствие конъюгации хромосом в профазе I мейоза (асинdez) может свидетельствовать об отсутствии гомологии хромосом.

Наиболее общей характеристикой отдаленных гибридов является измененный процесс мейоза, в том числе нарушение характера конъюгации хромосом. В этих случаях нарушения конъюгации обусловлены отсутствием гомологии хромосом разных видов или только их частичной гомологией. Гибриды, имеющие гомеологичные геномы, жизнеспособны, но бесплодны без последующего удвоения геномов.

Одним из методов геномного анализа является отдаленная гибридизация. Этот метод со времени открытия Г.Д. Карпеченко в 1935 г. природы искусственных амфидиплоидов был и остается одним из основных методов геномного анализа [46]. Использование этого метода позволило установить видовой состав для родов *Triticum* L., *Aegilops* L., *Fragaria* L., *Nicotiana* L., *Gossypium* L., *Avena* L., *Lolium* L. и др. При отдаленной гибридизации довольно широко распространено явление автосиндеза (аутосинdez) [41, 81, 82 и др.]. В случаях скрещивания полиплоидных видов многими авторами отмечена конъюгация между собою хромосом гаплоидных наборов каждого из родителей. Так, G. Staudt (1952) объясняет аутосиндезом отсутствие нарушений в мейозе у 28-хромосомных гибридов между *Fragaria orientalis* и

F. vesca [115]. В опытах на гибридах *Fragaria grandiflora* × *F. orientalis* также получены прямые и косвенные доказательства аутосиндеза у гибридов первого поколения, образующих нормальную пыльцу и жизнеспособные гаметы [115]. От типа конъюгации зависит также характер наследования признаков – частоты рекомбинаций и комбинаций признаков в потомстве гибридов. Геномные нарушения конъюгации, сцепление хромосом в цепочки и кольца приводят к отклонениям от менделевских формул расщепления у межвидовых гибридов [97]. При кольцевом типе конъюгации хромосом рекомбинации иногда почти отсутствуют или присутствуют частично [122, 123]. В процессе эволюции гомологичные хромосомы могут дивергировать в такой степени, что утрачивают способность к конъюгации, в таком случае степень родства геномов определяется термином гомеология.

Объектами исследования гомологии геномов и характера мейоза в микроспорогенезе были гибриды первого и второго поколения, полученные нами от скрещивания культурной сои сорта Амурская бурая 57 (материнская форма) с дикорастущей уссурийской соей. Гибридный материал и исследуемые исходные формы высевались в сравнимых условиях. Цветки гибридов на разных стадиях развития фиксировали ацетоалкоголем. Изучение процесса мейоза у гибридов проводили в сравнении с исходными родительскими формами на препаратах, окрашенных по Фельгену с подкраской лихтерюном. Жизнеспособность пыльцы определяли в утренние часы ацетокарминовым методом с предварительным протравливанием материала в водном растворе железосаммиачных квасцов.

Полученные нами гибриды первого поколения от скрещивания ♀ *G. max.* × ♂ *G. ussuriensis* имели диплоидное число хромосом $2n=40$ и признаки обеих родительских форм. Исследование процессов конъюгации хромосом в профазе I мейоза у сои затруднено вследствие мелких размеров хромосом (0,650–1,038 мкм). В пахине–диплоне профазы I ядра клеток четко структурированы, в них хорошо видны 1–2 ядрышка. Материнские клетки микроспор к моменту диплономы – диакинеза приобретают округлую форму. В диплономе – диакинезе нами обнаружено 18 четких бивалентов, различающихся по своей длине, и 4 унивалента. В период пахиномы униваленты наблюдать не приходилось. Есть основания полагать, что они возникают позже, в период диакинеза–метафазы I вследствие преждевременного разрыва хиазм, и образующиеся униваленты являются псевдоунивалентами. Уменьшение числа ассоциаций гомологичных хромосом от пахиномы к метафазе I свидетельствует о том, что генетическая информация их различается. В данном случае имеет место генетически индуцированный десинаптический эффект, причиной которого, очевидно, является наличие у скрещиваемых видов неаллельных генных мутаций, возникших в процессе филогенеза и проявление в мейозе частичной гомеологии геномов.

В метафазе I гибридов обращает на себя внимание факт циклического

(кругового) расположения хромосом (рис. 7.1 в). В этой же фазе, но в положении «вид с полюса» (рис. 7.1 г) видно, что хромосомы расположены в двух группах или цепочках, в которых по 8 бивалентов, кроме того 2 бивалента расположены обособленно. Объединение хромосом в две ассоциации сохраняется и в ранней анафазе I (рис. 7.1 д). В этот момент на препаратах просматриваются три линии раздела хромосом: главная – между двумя ассоциациями и по одной – между парами гомологов в каждой из них.

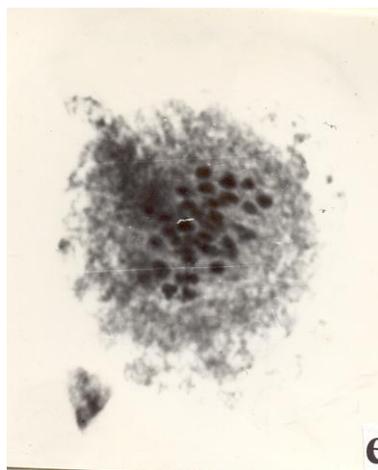
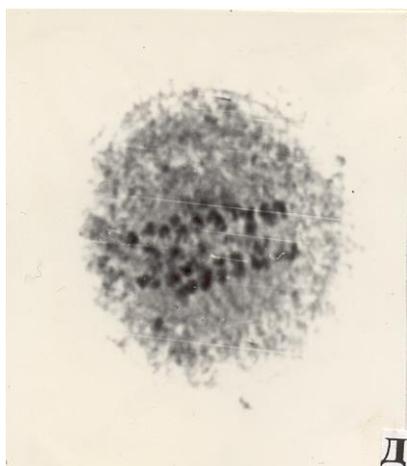
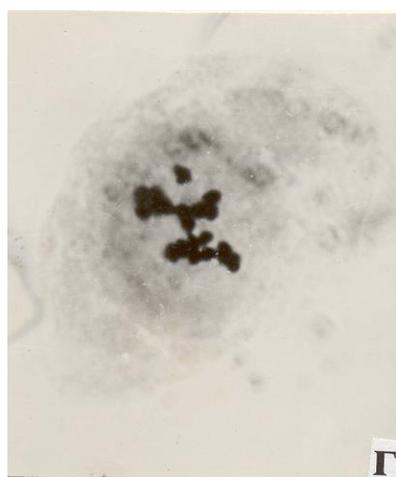
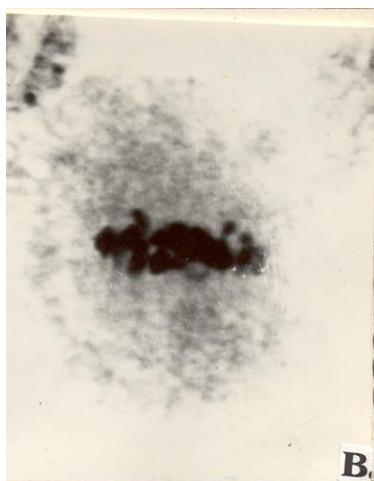
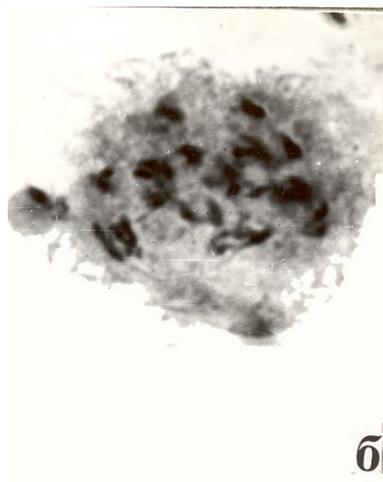
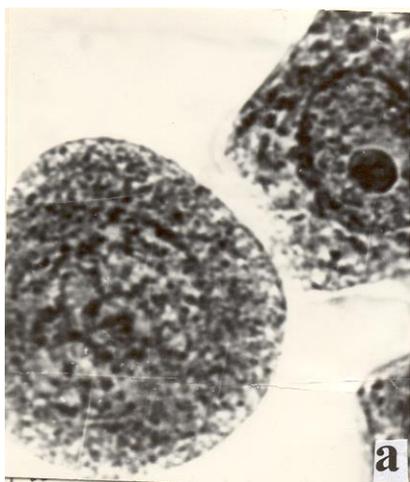
Кроме разделившихся бивалентов, в анафазе I видны униваленты (рис. 7.1 д): 3 (или 4) – в экваториальной плоскости и один – за пределами веретена. Как правило, униваленты в ранней анафазе у гибридов первого поколения встречались в количестве четырех.

У исходных родительских форм в диакинезе нами, а также другими исследователями [146] обнаружено 20 четких бивалентов. Известно, что у автополиплоидов (в том числе естественных) возможны нарушения в распределении хромосом в мейозе из-за образования мультивалентов. В связи с этим полиплоиды могут иметь пониженную фертильность [115, 116, 162]. Со временем в процессе эволюции, у естественных полиплоидов вырабатываются механизмы оптимизации процесса мейоза, контролирующие образование бивалентов в профазе I мейоза. Примером этого являются как дикая уссурийская, так и культурная соя, оба вида имеют в диплоидном наборе по 40 хромосом и являющиеся в эволюционном отношении стабильными диплоидизованными тетраплоидами [146].

Объединение хромосом в цепочки и кольца, отмеченное нами в первом (редукционном) делении мейоза, повторяется у гибридов и во втором, эквационном, делении. В метафазе II (рис. 7.1 ж) видно соединение каждой из двух цепочек хромосом своими терминальными участками. В метафазе II (вид метафазы с полюса, рис. 7.1 з) наблюдаются картины сегрегации хромосом, аналогичные расположению двух ассоциаций в метафазе первого деления мейоза. Очевидно, снова происходит обособление в группы хромосом каждого из скрещиваемых видов.

Объединение хромосом в обособленные ассоциации в первом и втором делениях мейоза свидетельствует о том, что они входят в состав наблюдаемых групп целыми отдельными геномами, что нередко наблюдается в мейозе представителей видов, имеющих полиплоидное происхождение.

Наблюдаемые картины дают основание полагать, что конъюгация хромосом у межвидовых гибридов сои идет по типу автосиндеза путем образования бивалентов отдельно каждым родительским видом (или путем сочетания автосиндеза с аллосиндезом). При этом среди хромосом генома каждого вида находятся более гомологичные хромосомы, чем хромосомы партнера по скрещиванию. Этот факт является аргументом, подтверждающим гипотезу полиплоидного происхождения каждого из скрещиваемых видов и, кроме того, значительной дивергенции геномного состава скрещиваемых видов.



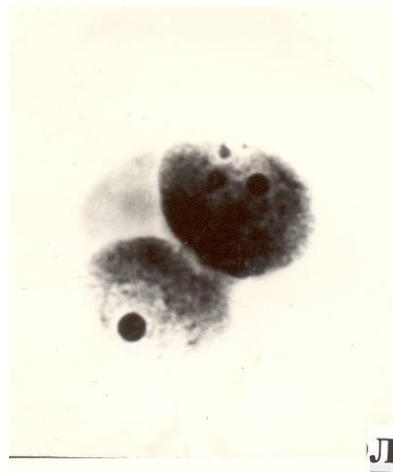
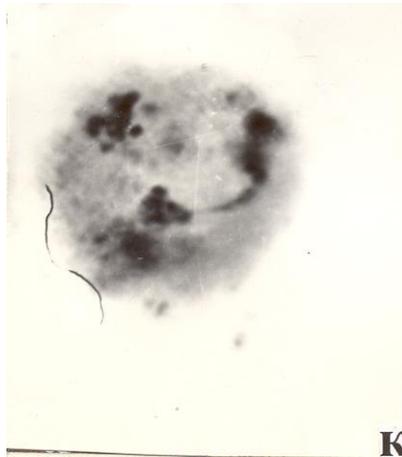
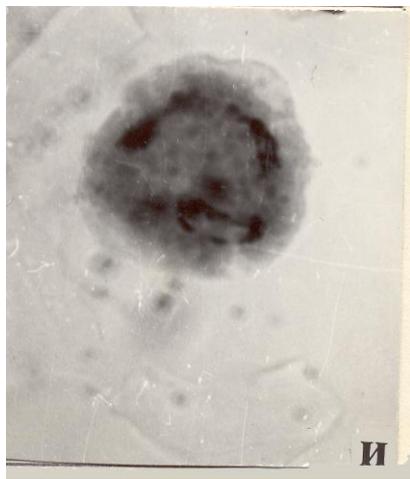


Рис. 7.1. Мейоз в микроспорогенезе у межвидовых гибридов сои:
*а – ранняя профаза; б – момент конъюгации хромосом и образования хиазм;
в – метафаза I (с экватора); г – метафаза I (с полюса); д, е – анафаза I
(момент отталкивания гомологов); ж, з – метафаза II (с экватора и полюса);
и, к – анафаза II; л – микроспоры. Ув. ×900*

Исследования А.О. Сапегина [97] на межвидовых гибридах пшеницы, а затем и других авторов, обобщение литературных данных привели к заключению, что сцепление хромосом в цепочки или кольца лежит в основе механизмов, ограничивающих свободное комбинирование хромосом в мейозе и независимое наследование пар альтернативных признаков у межвидовых гибридов. Аналогичное явление происходит и в потомстве гибридов между дикой уссурийской и культурной соей, которое неоднократно отмечалось нами.

Явление образования ассоциаций хромосом в мейозе в виде цепочек и колец у видов, имеющих полиплоидное происхождение, и цитологические механизмы этого явления обсуждаются в работах различных авторов на различных объектах [101, 113 и др.]. Конъюгация хромосом у межвидовых гибридов сои по типу аутосиндеза путем образования бивалентов каждым родительским видом не только подтверждает гипотезу полиплоидного происхождения скрещиваемых видов, но и отсутствие гомологии хромосом этих видов, что не позволяет считать их вполне генетически близкими видами.

В анафазе второго деления в большинстве микроспороцитов межвидовых гибридов сои расхождение хромосом к полюсам происходит достаточно равномерно. Однако в ряде случаев мейоз сопровождается образованием хромосомных «мостов» (рис.7.1 и, к). В результате этого образуются анеуплоидные пыльцевые зерна.

В целом в ходе первого деления мейоза у гибридов первого поколения обнаружены следующие отклонения от нормального процесса мейоза: преждевременное расхождение хромосом в метафазе (9,4 % клеток), преждевременное и неравномерное расхождение хромосом в анафазе I (21,5 % анафаз). Мейоз в микроспорогенезе у межвидовых гибридов сои во втором делении не всегда приводит к равномерному распределению хромосом. В результате этого в анафазе–телофазе второго деления возникает многополюсный мейоз, образуются хромосомные «шлейфы» и «мосты».

В итоге у межвидовых гибридов первого поколения до 48,5 % одно-двухядерной пыльцы были стерильными: не окрашивались ацетокаминном, были деформированными, диаметр клеток двухядерной пыльцы сильно варьировал от 3 до 39,5 мкм. Во втором поколении (табл. 6.11.1) количество жизнеспособной пыльцы у гибридов увеличилось до 77,3–89,5 % (против 99–100 % фертильности пыльцы у исходных родительских форм). Таким образом, во втором поколении произошла некоторая стабилизация процессов распределения хромосом в мейозе, но значительное варьирование пыльцы по диаметру сохранилось в пределах от 9,6 до 31,2 мкм при коэффициенте варьирования диаметра одноядерной пыльцы межвидовых гибридов 21,5 % (табл. 6.11.1). Это свидетельствует об отсутствии полной стабилизации мейоза и во втором поколении межвидовых гибридов сои.

Пыльца представителей исходных видов мало отличалась по мор-

фологии и размерам пыльцевых клеток (табл. 6.11.1). Пыльца дикой уссурийской сои оказалась в среднем на 0,5 мкм крупнее, чем у сорта Амурская бурая 57. Одноядерная пыльца МВГ F₂ оказалась, в среднем, более мелкой (18,63 мкм), чем пыльца исходных родительских форм (29,02 мкм у сорт Амурской бурой 57 и 20,57 мкм у дикой уссурийской сои).

Ранее Уильямс также сообщал о 50 % абортивности пыльцы и яйцеклеток у растений F₁ от большинства из 15 гибридов ♀ *G. max.* × ♂ *G. ussuriensis* [178]. По данным других авторов [142], растения первого поколения таких гибридов имели нормальную фертильность пыльцы.

Значительная часть пыльцевых клеток межвидовых гибридов F₂ в наших опытах оказалась нестандартной (табл. 7.1). Так, диаметр гибридной пыльцы изменялся в пределах 9,6 ÷ 31,2 мкм, коэффициент вариации диаметра пыльцы составил 21,5 %. Диаметр зрелой пыльцы исходных родительских форм изменялся в пределах 15 ÷ 25 мкм, коэффициент вариации размеров пыльцы составил: у дикой уссурийской сои – 11,7 %, у растений сорта Амурская бурая 57–13,2 % (табл. 7.1) Характер варьирования диаметра пыльцы представлен на рис. 7.1.

Левая и правая части графика варьирования гибридной пыльцы представляет микро- и макроядерную («гигантскую») пыльцу, образующуюся в результате аномального хода мейоза. Пыльца первого и второго поколений гибридов оказалась невыравненной.

Около 25,5 % пыльцевых клеток второго поколения гибридов имели диаметр меньше минимального исходных форм и 7,9 % превышал максимальные размеры пыльцы представителей исходных видов, что также свидетельствует о наличии значительных нарушений мейоза в процессе микроспорогенеза. Как правило, стерильной оказывалась пыльца мелкая, деформированная, макроядерная.

Таблица 7.1

Статистические показатели варьирования зрелой пыльцы сои

Исследуемая форма	Диаметр пыльцы, мкм, μ	Коэффициент вариации, %	Пределы варьирования, lim , мкм
МВГ F ₂	18,6±0,4	21,5	9,6÷31,2
<i>G. max.</i> , сорт Амурская бурая 57	20,0±0,3	13,2	15,0÷25,0
<i>G. soja</i>	20,5±0,2	11,7	15,0÷25,0

В последующих поколениях гибридов (F₄-F₈) пыльца становилась почти однородной, жизнеспособность ее повышалась до 97–98 %. Очевидно, происходил отбор нормальных гамет при оплодотворении вследствие их более высокой селективной ценности.

Снижение фертильности и значительная вариация размеров

пыльцы, а также отклонения от нормального хода мейоза у гибридов между представителями культурной и дикорастущей уссурийской сои, доказывает отсутствие идентичности геномов представителей скрещиваемых видов, их значительную генетическую разобщенность. Обособление хромосомных наборов скрещиваемых видов в изолированные группы и кольца в процессе мейоза, конъюгация хромосом внутри каждой из ассоциаций подтверждает гипотезу о ведущей роли полиплоидии в филогенезе каждого из исходных видов.

В связи с этим гипотеза происхождения дикой уссурийской сои в связи с геномным анализом представляется следующим образом. Дикая уссурийская соя как носитель генов «старых» в филогенетическом отношении признаков является более древним видом. Ее геном, как исходный, можно обозначить через А, таким образом, существовавший диплоидный предковый вид дикой уссурийской сои был АА ($2n = 20$).

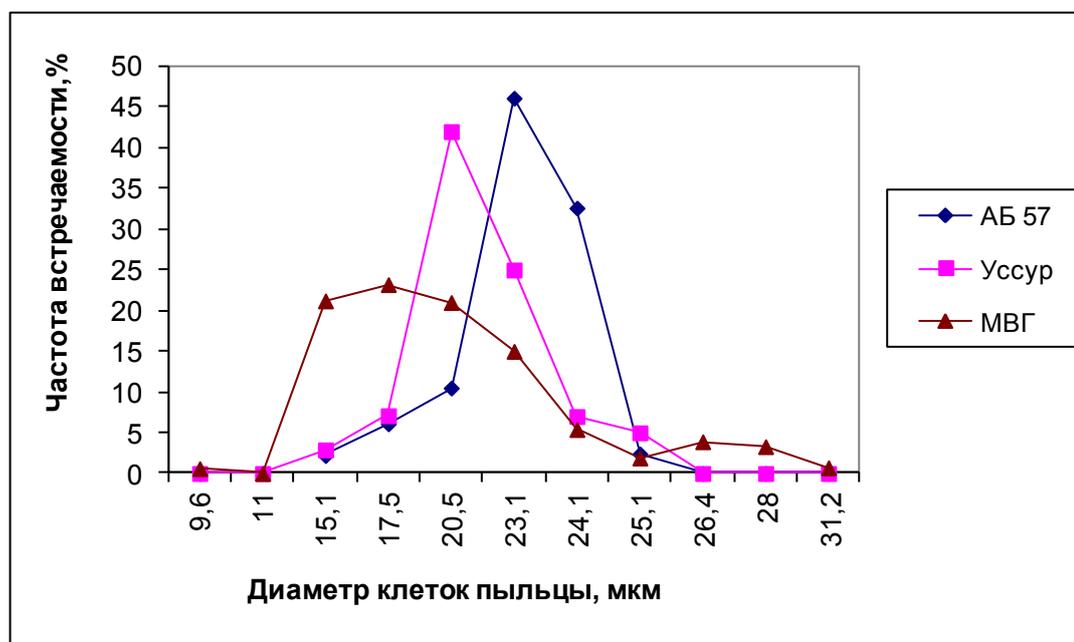


Рис. 7.2. Распределение пыльцевых клеток по диаметру растений межвидовых гибридов сои и исходных родительских форм:
 АБ-57 – культурная соя, сорт Амурская бурая 57, Уссур – дикорастущая уссурийская соя, МВГ – межвидовой гибрид (F_2 МВГ)

Тетраплоиды могли возникнуть путем слияния нередуцированных гамет при самоопылении. Автотетраплоидные формы дикой предковой формы сои были типа АААА ($2n = 40$). Потомки этой предковой формы естественного тетраплоида в процессе дивергенции дали начало близкому и частично гомологичному геному A_1 . Исходя из приведённых морфобиологических данных, можно предположить, что автотетраплоиды типа $A_1A_1A_1A_1$ возникли сравнительно недавно, но именно от них произошли многочисленные и разнообразные формы *G. max.*, явившиеся исходным

материалом для разнообразных современных культурных сортов сои. Гибридизация в происхождении представителей *G. max.* с предковыми формами маловероятна, но полностью не исключена, учитывая клейстогамность цветков дикой уссурийской сои.

Сам факт возможности осуществления в настоящее время гибридизации между представителями *G. max.* (L.) Merr. и дикорастущей уссурийской сои различными исследователями доказывает филогенетическую близость исследуемых видов. Вместе с тем результаты межвидовой гибридизации и анализ мейоза в микроспорогенезе свидетельствуют о значительном генетическом обособлении исследуемых видов рода *Glycine* L. друг от друга, а также доказывают ведущую роль автополиплоидии в их эволюции.

Наряду с отдаленной гибридизацией, в геномном анализе могут быть использованы другие методы, способствующие исследованию степени дивергенции геномов родственных в филогенетическом отношении видов сои и путей их эволюции. В настоящее время в качестве основных методов геномного анализа [123] рассматриваются:

- 1) отдаленная гибридизация;
- 2) метод полиплоидии, в том числе гаплоидия, автополиплоидия, аллополиплоидия, имеющий целью синтез и ресинтез видов;
- 3) кариологический метод;
- 4) методы онтогенетики;
- 5) методы биохимии (и, конечно, молекулярной генетики).

Исследуя вопросы эволюции рода *Glycine* L., С.В. Зеленцов [44] рассматривает автополиплоидию как форму квантовой эволюции в роде *Glycine* L., приводя этому определенные экспериментальные доказательства. По мнению П.М. Жуковского [41] и S.R. Sharma, [166], спонтанные полиплоиды, возникнув, немедленно образуют барьер для скрещивания с диплоидными предками из-за различий в количестве хромосом. В дальнейшем они эволюционируют независимо друг от друга. Наиболее вероятный механизм спонтанной автополиплоидизации – это образование нередуцированных гамет в результате внешнего воздействия – термического шока (жара, мороз), повреждения тканей [166], воздействия иных факторов. Статистическая частота образования спонтанных полиплоидов нуждается в дополнительном исследовании.

У автополиплоидов нередко развиваются нарушения в распределении хромосом в мейозе из-за образования мультивалентов. В связи с этим полиплоиды часто имеют пониженную фертильность. Со временем у полиплоидных растений вырабатываются механизмы оптимизации мейоза, контролирующие образование бивалентов в профазе I мейоза I. Примером этого может служить соя, имеющая 40 хромосом и считающаяся стабильным диплоидизованным тетраплоидом [147].

Некоторые исследователи, в частности H.G. Baker [по 44], считают,

что появление с определенной частотой автополиплоидов среди диплоидных растений не заслуживает внимания с таксономической точки зрения. Эти полиплоиды не являются новыми видами и могут быть признаны только на сортовом уровне. По мнению других авторов, полиплоидия считается единственным воспроизводимым примером видообразовательных событий, а все остальные примеры описания видообразовательных процессов основаны на косвенных доказательствах и логических умозаключениях.

Полученные данные о характере процесса мейоза в микроспорогенезе у межвидовых гибридов сои, образование ассоциаций хромосом и конъюгация их внутри этих ассоциаций подтверждают гипотезу о полиплоидном происхождении исходных дикорастущих предковых форм исследуемых видов сои. Эти спонтанные автополиплоиды дали в дальнейшем начало *G. soja* Sieb. et Zucc или *G. ussuriensis* Reg. et Maack., а затем и представителям *G. max.* (L.) Merr.

Межвидовая и межродовая гибридизации также должна рассматриваться в качестве одного из основных факторов формообразования и эволюции высших растений [121–123]. Его подразделяют на два основных типа: отдаленная гибридизация без удвоения хромосом и с их удвоением.

Первый тип возможен только между близкими видами, которые легко скрещиваются и образуют биваленты в профазе I мейоза. Межвидовые гибриды этого типа имеют, как правило, промежуточный характер и обычно получаются между культурными растениями и их дикорастущими предками. В качестве примера такого рода, по мнению С.В. Зеленцова [44], могут служить фертильные гибриды между культурной (*Glycine max*) и дикорастущей уссурийской (*G. soja*) соей.

Второй тип – отдаленная гибридизация с последующим удвоением хромосом в F₁, или аллополиплоидия (амфидиплоидия).

По нашему мнению, гибриды, полученные экспериментально между представителями *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida* Max.) и дикорастущей уссурийской сои (*G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack) не относятся ни к первому, ни к второму типу. Полученные и анализируемые нами межвидовые гибриды между представителями культурной и дикой уссурийской сои являются искусственными амфидиплоидами (аллополиплоидами) типа AAA₁A₁, в профазе I мейоза которых преимущественно происходит конъюгация хромосом типа A+A и A₁+A₁. В данном случае при скрещивании полиплоидных по своему происхождению видов наблюдается конъюгация хромосом гаплоидных наборов каждого из родительских видов между собой. В случае возникновения в мейозе бивалентов из наборов хромосом разных геномов типа A + A₁ с определенной статистической частотой образуются униваленты. Результатом этого является возникновение разнообразных отклонений от нормального процесса мейоза, а также снижение жизнеспособности пыльцы гибридов первого и второго поколений по сравнению с исходными родительскими формами, высокая

степень неоднородности пыльцы по размерам. В следующих поколениях (F_4 - F_8) у амфидиплоидных растений вырабатываются механизмы оптимизации мейоза, контролирующие образование бивалентов в профазе I мейоза межвидовых гибридов, и жизнеспособность гибридной пыльцы возрастает. Таким образом, гибриды между представителями *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida* Max.) и дикорастущей уссурийской сои (*G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack) являются амфидиплоидами типа 2 ($A + A_1$), у которых образование бивалентов, в основном, происходит между гомологичными хромосомами своего генома.

Таким образом, возникновение предковых форм сои связано с автополиплоидией диплоидных диких форм. У большинства «ранних» автополиплоидов наблюдаются нарушения в распределении хромосом в мейозе из-за образования мультивалентов.

В связи с этим полиплоиды часто имеют пониженную фертильность. Виды культурной (*G. max.* (L.) Merr. или *G. hispida* max.) и дикорастущей уссурийской сои (*G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack.), имеющие в диплоидном наборе по 40 хромосом, являются стабильными диплоидизованными тетраплоидами [126]. Гибридизация представителей указанных видов и анализ мейоза у них подтверждает эту гипотезу. Обнаруженное нами обособление хромосомных наборов скрещиваемых видов в процессе мейоза у межвидовых гибридов первого поколения от скрещивания ♀ *G. max.* × ♂ *G. ussuriensis*, а также конъюгация хромосом внутри каждого из них подтверждают гипотезу о ведущей роли полиплоидии в филогенезе исходных видов [59, 66 и др.].

Рассматривая ретроспективу эволюционных событий, некоторые исследователи полагают, что у «ранних» полиплоидов в мейозе любая из гомологичных пар хромосом претерпевает рекомбинационные изменения и перестает структурно быть полным гомологом к другой паре хромосом [44]. В этом случае вместо тетравалента в мейозе наиболее вероятно формирование двух пар бивалентов. Это обеспечивает нормальное расхождение гомологичных хромосом в анафазе I. Распространение такого рода рекомбинационного генома на весь полиплоидный геном повышает вероятность формирования фертильных гамет. Качественные изменения между бывшими гомологичными хромосомами могут быть визуально неразличимы, как в случае с исследуемыми видами рода *Glycine*. Если рекомбинации хромосом существенны, формируются количественно и качественно отличающиеся друг от друга диплоидные геномы в составе полиплоидной формы. При этом автополиплоиды превратятся в аллополиплоиды. Теоретическая возможность данного явления уже предполагалась рядом отечественных ученых [37, 71, 105, 106, 112 и др.]. Можно предположить, что в «раннем» полиплоиде имеют место (не исключены) случайным образом и в разных местах происходящие нарушения кроссинговера с последующими рекомбинациями хромосом. Можно ожидать, что после ряда поколений полип-

лоидной формы сформируется целая серия потомков с оригинальными качественными различиями между бывшими гомологичными парами хромосом. Следствием этого будет серия отличающихся друг от друга аллополидизированных диплоидов (амфидиплоидов). После ряда поколений автополиплоиды стабилизируются, что выражается в повышении фертильности пыльцы и свидетельствует о снижении или даже полном исчезновении нарушений в мейозе полиплоидов.

Геномный анализ представителей рода *Glycine* L., проведенный с использованием отдаленной гибридизации, дал дополнительный материал для решения вопроса о степени генетического родства представителей видов *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*) и дикорастущей уссурийской сои (*G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack). Анализ мейоза в микроспорогенезе у межвидовых гибридов сои свидетельствует о том, что исследуемые виды сои в процессе филогенеза достигли значительной геномной дивергенции.

Таким образом, гибриды между представителями *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*) и дикорастущей уссурийской сои (*G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack) являются амфидиплоидами типа AA₁A₁, в профазе I которого преимущественно происходит конъюгация хромосом типа: A+A и A₁+A₁. В случае возникновения бивалентов из наборов хромосом генома A и A₁, образуются униваленты. Результатом этого является снижение жизнеспособности пыльцы гибридов первого и второго поколений и возрастание ее неоднородности по размерам. В следующих поколениях у полиплоидных растений вырабатываются механизмы оптимизации мейоза, контролирующие образование бивалентов в профазе I мейоза межвидовых гибридов, и жизнеспособность гибридной пыльцы возрастает. Виды – культурная соя *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*), и дикорастущая уссурийская соя (*G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack), имеющие в диплоидном наборе по 40 хромосом, является стабильными диплоидизованными тетраплоидами. Гибридизация представителей указанных видов и анализ мейоза у них подтверждает эту гипотезу. Обнаруженное нами [50, 57] обособление хромосомных наборов скрещиваемых видов в процессе мейоза у межвидовых гибридов первого поколения от скрещивания ♀ *G. max.* × ♂ *G. ussuriensis*, а также конъюгация хромосом внутри каждого из них подтверждают гипотезу о ведущей роли полиплоидии в филогенезе исходных видов. Объединение хромосом в обособленные ассоциации в первом и втором делениях мейоза (рис. 7.1) свидетельствует о том, что они входят в состав наблюдаемых групп целиком отдельными геномами, что нередко наблюдается в мейозе представителей видов, имеющих полиплоидное происхождение. Наблюдаемые картины дают основание полагать, что конъюгация хромосом у межвидовых гибридов сои идет по типу автосиндеза, путем образования бивалентов отдельно каждым родительским видом или путем сочетания автосиндеза с

аллосиндезом. При этом среди хромосом генома каждого вида находятся более гомологичные хромосомы, чем хромосомы партнера по скрещиванию. Этот факт является аргументом, подтверждающим гипотезу полиплоидного происхождения каждого из скрещиваемых видов.

ГЛАВА 8. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЦИРКАДНЫЕ РИТМЫ МИТОЗА КЛЕТОК АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ КОРНЯ ДВУХ ВИДОВ СОИ И ИХ ГИБРИДОВ

Проблема изучения динамики митотической активности привлекает внимание многих исследователей как с теоретической, так и практической сторон. В основе роста растений лежит новообразование клеток, тканей, органов. Деление клеток является конечным этапом многих биохимических превращений, связанных с воспроизведением генетической информации и началом нового этапа биосинтеза соединений, включающихся в информационную, энзиматическую и структурную организацию образующихся клеток. В основе формирования биологических ритмов любого вида клеточного обмена лежит волновой механизм управления дифференциальной активностью генов. Создание и нахождение гибридных форм с изначально высокой митотической активностью меристематических клеток должно являться первым и главным условием успешного селекционного процесса, направленного на создание высокопродуктивных форм сои с высокой интенсивностью ростовых процессов. Установлено, что интенсивность деления клеток, отражающая активность и направленность в них биохимических процессов, у многих растений отличается четкой ритмичностью в течение суток [12, 25, 65, 72, 104, 111, 132, 142 и др.], а также в онтогенезе зародышевого корня [41]. Это доказано для значительного числа видов и родов растений. Представители рода *Glycine* L. не затронуты исследованиями суточной периодичности митоза, несмотря на большое теоретическое и практическое значение таких исследований. Представляет интерес проблема сравнительного исследования суточных ритмов митоза у различных видов в пределах рода, а также при гибридизации, в том числе межвидовой. Любая исследовательская работа такого плана в значительной степени теряет точность, если она не учитывает асинхронности деления клеток в популяции. У растений активное деление клеток происходит в меристемах. Меристемы – это асинхронные популяции клеток с различной длиной митотического цикла [26]. Получение синхронно делящихся клеток представляет большой интерес. Описаны различные химические и физические методы, позволяющие получать синхронно делящиеся клеточные популяции для тканей высших растений: путем нанесения ингибиторов и активаторов метаболических процессов, воздействием низкими температурами и другими методами. Однако степень синхронизации, полученная в этих опытах, невысокая, а действие экспериментальных факторов не всегда

безвредно и само по себе требует проверки.

В данном разделе работы рассматриваются онтогенетические ритмы и суточную периодичность митотической активности в клетках меристемы зародышевых корней у представителей культурной и дикорастущей сои, а также гибридов между ними.

В наших опытах установлено, что все три изучавшиеся формы сои обладают естественной синхронизацией перехода клеток к делению на начальных этапах роста первичного корня, что делает представителей рода *Glycine* L. уникальными объектами для исследования закономерностей процесса клеточной пролиферации.

Межвидовые гибриды и исходные виды для воспроизведения высеивались в сравнимых условиях. Семена сои проращивали в чашках Петри в термостате в темноте при температуре 24° С. Для исследования циркадных (околосуточных) ритмов митоза апексы корней фиксировали ацетоалкоголем темпорально в течение суток через каждые 60 мин [80]. Препараты окрашивали ацетокармином. В каждый момент времени для исследования митотической активности анализировали от 6 до 10 тысяч клеток у всех исследуемых форм. Митотическую активность выражали в митотических индексах отношением числа делящихся клеток в различных фазах к общему количеству проанализированных клеток меристемы в процентах. Исследование циркадных ритмов митоза проведены на трех формах сои:

- 1) *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*), сорт Бельцкая 636 – представитель культурного вида сои;
- 2) *G. soja* Sieb. et Zucc или *G. ussuriensis* Reg. et Maack. – дикорастущая уссурийская соя (популяция из Амурской области);
- 3) гомозиготные формы шестого поколения межвидовых гибридов: ♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская соя.

Онтогенетические ритмы митоза изучались независимо от циркадных ритмов путем темпоральной фиксации первичных корней различной длины (от 3 до 40 мм) в одно и то же время суток (с 12 до 13 ч). В это время нами был обнаружен второй пик митотической активности клеток меристемы, и это время является наиболее удобным для проведения фиксации апексов для исследования. Онтогенетические ритмы митоза изучались на представителях рода *Glycine* L. по следующей схеме:

- 1) *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*), сорт Амурская бурая 57 – представитель культурного вида сои;
- 2) *G. soja* Sieb. et Zucc или *G. ussuriensis* Reg. et Maack. – дикорастущая уссурийская соя (та же популяция из Амурской области);
- 3) гомозиготные формы шестого поколения межвидовых гибридов: ♀ Амурская бурая 57 × ♂ дикая уссурийская соя.

Анализ данных, приведенных в табл. 8.1, показывает, что у всех трех исследуемых форм сои деление клеток в течение суток протекает волнообразно с четко выраженной периодичностью. Нами обнаружено в течение суток три подъема митотической активности. При этом первые два пика митотической активности совпадают по времени у всех исследу-

емых форм: в 6 и 12 ч. Исходной точкой стабилизации волнообразных движений является полночь. В 24 ч (рис. 8.1) деления клеток не обнаружено ни у одной из исследуемых форм. В митозе находятся единичные клетки апикальной меристемы. Следовательно, наблюдаемая ритмичность митоза у всех форм является генетически синхронизированной.

В апикальной меристеме корня уссурийской сои в течение суток обнаружено наиболее четко выраженное чередование трех периодов подъема и спада митотической активности – три волны митозов (рис. 8.1). Начиная с 1 ч ночи, после полного «митотического покоя», нарастает первая волна митозов, имеющая свой пик в 6 ч утра. В это время значения митотических индексов достигают максимума – 18,8 %. После этого к 9 ч утра обнаруживается спад митотической активности, достигающий своего минимума к 10 ч (MI=3,1 %).

Таблица 8.1

Митотическая активность клеток меристемы зародышевого корня сои в зависимости от времени суток

Митотические индексы в течение суток, %										
Время, час±мин										
	0:00	3:00	6:00	9:00	10:00	11:00	12:00	15:00	18:00	21:00
G. soja	0,00	10,00 ±0,51	18,70 ±0,97	6,00 ±0,40	3,11 ±0,15	5,20 ±0,26	17,90 ±0,88	1,54 ±0,21	5,22 ±0,23	2,40 ±0,15
G. max (сорт Бельцкая 636)	0,08	2,22 ±0,17	7,65 ±0,55	0,54 ±0,02	3,04 ±0,08	4,33 ±0,30	17,17 ±0,48	2,23 ±0,06	3,97 ±0,44	2,57 ±0,10
МВГ Бельцкая 636 × G., soja	0,02	6,92 ±0,31	17,00 ±0,74	1,28 ±0,25	1,89 ±0,11	8,33 ±0,42	15,96 ±0,74	1,90 ±0,12	4,77 ±0,21	8,93 ±0,38

С этого момента нарастает вторая волна митозов с пиком в 12 ч дня (17,9 %). Постепенный спад митотической активности клеток апикальной меристемы дикой уссурийской сои происходит к 15 ч. Третий, небольшой подъем митотической активности происходит в 18 ч (MI 5,2 %) с постепенным снижением митотических индексов к 24 ч почти до нуля. Причем каждый следующий пик слабее предыдущего, то есть волны митоза имеют тенденцию к затуханию. Снижение высоты пиков обусловлено ослаблением общего уровня пролиферативной активности клеток апикальной меристемы, уменьшением числа клеток, вступающих в митоз в ночное время суток. Начиная с 1 ч ночи, к 6 ч утра нарастает первая максимальная волна митотической активности, вторая – к 12 ч дня, третья, менее четкая, – в 18–21 ч у разных форм.

Сорт Бельцкая 636 отличается плавными волнами митоза, значительно уступающими таковым дикой уссурийской сое по высоте их подъ-

ема, хотя время увеличения и спадов митотической активности совпадают у обоих видов: в 6 ч утра и 18 ч с одним значительным пиком митотической активности в 12 ч.

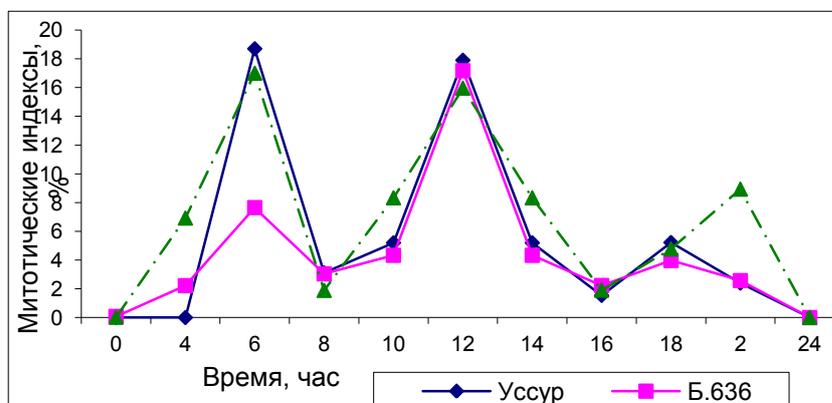


Рис. 8.1. Митотическая активность клеток корневой меристемы двух видов сои и межвидовых гибридов в зависимости от времени суток:

Б. 636 – *G. max*. (L.) Merr., сорт Бельцкая 636; Уссур. – *G. soja* Sieb. & Zucc.; МВГ – межвидовые гибриды F₆: ♀ Бельцкая 636 × ♂ *G. soja* Sieb. & Zucc.

Апикальная меристема гомозиготных форм гибридов F₆ характеризуется также тремя волнами митоза, превосходящими обе родительские формы по абсолютным значениям митотических индексов. Последняя волна митозов у МВГ достигает максимальных значений позже исходных видов – к 21 ч. В целом ритмы митоза межвидовых гибридов по периодам и абсолютным значениям колебаний ритмов почти повторяют ритмы дикорастущего родителя. Особенностью деления клеток меристемы межвидовых гибридов является наследование высокой пролиферативной активности и волнообразности во времени деления клеток меристемы дикой уссурийской сои.

Хотя характер кривых суточной пролиферативной активности клеток апикальной меристемы у исследуемых форм сои носит индивидуальный характер, у них есть общие черты. К ним относится совпадение периодов высокой митотической активности в 12 ч дня и 6 ч утра, снижение общего уровня пролиферативной активности в вечерние часы, прекращение деления клеток к 24 ч и синхронизация клеточных делений по этой причине. У разных родов растений, как правило, отмечают различное количество подъемов и спадов митотической активности: у элодеи отмечено 3 [142], у традесканции – 4, у донника – 8 пиков митоза, у сахарной свеклы – 5 подъемов митотической активности [25, 26, 65, 72 и др.].

Таким образом, наблюдаемая высокая продуктивность и энергия роста у межвидовых гибридов сои связана с генетически детерминированной высокой митотической активностью меристемы, с четкими ритмами митоза, унаследованными от дикорастущей уссурийской сои.

Кроме суточных ритмов деления клеток естественная синхронизация зародышевых меристем семян сои инициирует наличие онтогенетических ритмов деления клеток.

Данные, приведенные в табл. 8.2, показывают, что зародышевый корень, появляющийся при прорастании семени у всех трех изучавшихся форм сои, не содержит в меристеме клеток в состоянии митоза. Первые митозы появляются в меристеме дикой уссурийской сои раньше других сравниваемых форм при увеличении длины зародышевого корня до 5 мм. Корни такой длины у культурной сои и гибридных форм ещё не содержат делящихся клеток.

В меристеме культурной сои (сорт Амурская бурая 57) и межвидовых гибридов F₆ митотическая активность отмечена при длине зародышевого корня 8 мм. При этом увеличение уровня митотической активности в меристеме корня культурной сои на первых этапах его роста происходит медленно и плавно, достигая своего максимума при длине первичного корня 14–15 мм. Меристема корня дикой уссурийской сои достигает максимальной митотической активности клеток при длине зародышевого корня 8 мм, причем нарастание митотической активности происходит быстро и резко. В это время митотический индекс меристемы достигает такой величины (26 %), которая не отмечена ни у культурной сои, ни у межвидовых гибридов.

Таблица 8.2

**Митотическая активность клеток меристемы
в онтогенезе зародышевого корня сои**

Длина первичного корня, мм	Митотическая активность клеток меристемы корня различной длины, %		
	G. max (сорт Амурская бурая 57)	G. soja (дикораству- щая уссурий- ская)	МВГ F ₆
3	0	0	0
5	0	10,29	0
8	3,98	26,76	11,40
10	6,63	20,57	15,80
12	7,38	18,20	18,80
14	10,32	16,10	15,7
15	17,87	15,17	3,27
18	0	12,00	3,80
20	0	9,62	4,22
22	1,0	11,00	6,07
25	2,0	12,74	7,87
30	3,30	13,31	15,89
32	20,3	14,10	14,11
35	13,43	15,51	12,85
40	6,05	22,85	3,05

Примечание. Выборочные показатели достоверны при $p < 0,01$ и $p < 0,001$.

На рис. 8.2 видно, что клетки меристемы гибридных форм сои по динамике митотической активности занимает среднее положение между исходными родительскими формами, приближаясь по значениям этого показателя к дикой уссурийской сое. В шестом поколении гибридные формы длительно сохраняют высокую митотическую активность клеток меристемы при длине зародышевого корня с 8 до 14 мм. В клетках меристемы корня сои сорта Амурская бурая 57 максимальная митотическая активность наблюдается только при длине корня 14–15 мм. Это необходимо учитывать при проведении фиксации материала для различных целей.

Таким образом, меристема корня культурной сои отличается более низкой митотической активностью

Количество клеток меристемы для анализа на каждом этапе онтогенеза корня составляет 1500–3500. Митотическая активность меристемы дикой уссурийской сои в онтогенезе корня по своим значениям почти вдвое превосходит значения этого показателя представителя культурной сои. Вслед за первой волной митозов у всех исследуемых форм отмечен спад митотической активности клеток меристемы. У культурной сои он выражен наиболее четко. Корни, сорта Амурская бурая 57 не содержат делящихся клеток в меристеме при длине 18–25 мм, и лишь при достижении ими длины 30 мм в меристеме появляются отдельные митозы. Вслед за спадом митотической активности при длине корня 18–22 мм до нулевых значений (табл. 8.2) в меристеме корня культурной сои начинается вторая волна подъема митотической активности. Эти процессы по своему характеру очень похожи у межвидовых гибридов, хотя спад митотической активности не происходит до нулевых значений как у дикой уссурийской сои. Меристема дикой уссурийской сои в любой период времени отличается более высокой митотической активностью клеток меристемы (рис. 8.2), чем клетки меристемы представителя культурного вида сои.

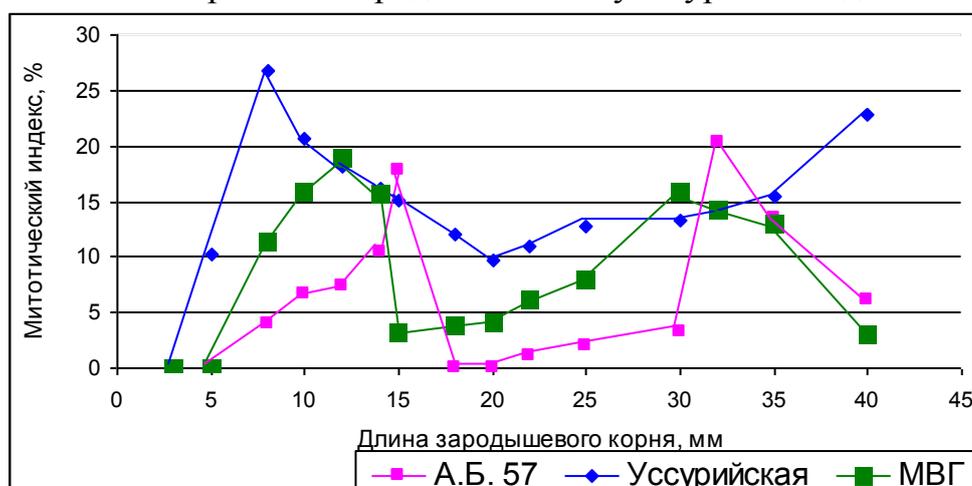


Рис. 8.2. Динамика изменения митотической активности клеток меристемы в зависимости от длины первичного корня сои: А.Б. 57 – сорт Амурская бурая 57,

G. max. (L.) Merr.; Уссурийская – дикорастущая уссурийская соя, *G. soja* Sieb. & Zucc.;
МВГ – межвидовой гибрид F_6 : ♀ Амурская бурая 57 × ♂ *G. soja*

На рис. 8.2 четко прослеживается, что гомозиготные формы шестого поколения межвидовых гибридов унаследовали более высокую митотическую активность клеток меристемы от дикой уссурийской сои, занимая на графике среднее положение между представителями родительскими видов. Значения митотических индексов клеток апикальной меристемы межвидовых гибридов (F_6) на любом исследованном этапе роста зародышевого корня превышали значения митотических индексов сорта Амурская бурая 57.

Данные некоторых исследователей [104 и др.] доказывают, что покоящаяся меристема корня отдельных видов растений находится в G_1 фазе. При прорастании семян значительная часть клеток меристемы первичных корней синхронно проходит пресинтетическую фазу и вступает в период синтеза ДНК. Уровень синхронизации зависит не только от вида (и рода) растений, но и условий созревания семян. Это требует уравнивания всех исходных условий. Естественная синхронизация начальных периодов митотического цикла у других представителей семейства *Fabaceae* Lindl. обнаружена методом радиоавтографии [12, 104] при прорастании семян гороха. Цитофотометрическое исследование содержания ДНК показало, что 80 % клеток на 25-й час прорастания находятся в G_1 фазе, на 36-й час свыше 70 % клеток меристемы уже перешли в S фазу.

Таким образом, естественная синхронизация начальных этапов митотического цикла позволяет выявить в течение суток три волны митотической активности в клетках апикальной меристемы корня при прорастании семян исследуемых форм сои с исходным моментом полного покоя в 24 ч, с четко выраженной дальнейшей периодичностью. Каждая из исследуемых форм отличается своеобразием волновых процессов по четкости подъема и спада волн митоза, значениям митотических индексов. Кроме того, естественная синхронизация начальных этапов митотического цикла позволяет выявить у всех исследованных форм четкие, но отличающиеся своими особенностями генетически детерминированные волнообразные процессы подъема и спада митотической активности в онтогенезе зародышевого корня.

Поскольку гомозиготные формы межвидовых гибридов по своим ритмам митоза повторяют, в основном, дикую уссурийскую сою, наследуя высокую пролиферативную активность клеток меристемы и способность к ростовым процессам высокой интенсивности, использование их в практической селекции представляет большой интерес. Приведенные результаты указывают на значительную естественную синхронизацию начальных этапов прорастания исследованных форм сои. Это делает меристемы первичных корней сои удобным объектом для исследования морфологических и биохимических процессов, происходящих при вступлении клеток в мито-

тический цикл, исследования продолжительности митоза, митотического цикла и отдельных его периодов.

Таким образом, суточные ритмы митоза межвидовых гибридов сои по динамике митотической активности занимает среднее положение между исходными родительскими видами, приближаясь по значениям этого показателя к дикой уссурийской сое, наследуя высокую пролиферативную активность клеток меристемы и способность к ростовым процессам высокой интенсивности.

Приведенные результаты указывают на значительную естественную синхронизацию начальных этапов роста первичного корня исследованных форм сои, что делает представителей рода *Glycine* L. весьма перспективными объектами для исследования закономерностей процесса клеточной пролиферации.

ГЛАВА 9. ИССЛЕДОВАНИЕ КЛЕТОЧНЫХ ЦИКЛОВ. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ МИТОЗА И ОТДЕЛЬНЫХ ЕГО ФАЗ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КУЛЬТУРНОГО ВИДА, ДИКОРАСТУЩЕЙ УССУРИЙСКОЙ СОИ И МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ

Большое значение в современной цитологии придается исследованию клеточных циклов растений, так как они непосредственно связаны с проблемами роста и развития. Проведена систематизация результатов исследований митотических циклов цветковых растений, многие из которых являются культурными растениями [21, 23–26, 39, 54 и др.]. Среди многочисленных работ, посвященных этим вопросам, отсутствуют исследования митотических циклов представителей рода *Glycine* L. Практическое значение имеет исследование вопроса о наследуемости клеточных циклов при гибридизации, так как известно, что в основе интенсивного роста новых сортов лежит особый ритм деления клеток. Поэтому создание и идентификация гибридных форм с изначально высокой митотической активностью меристематических клеток должно являться первым и главным условием успешного селекционного процесса, направленного на создание высокопродуктивных форм сои с высокой интенсивностью ростовых процессов у растений. В связи с этим нами проведено сравнительное исследование митотической активности, определение продолжительности митотического цикла и отдельных его периодов в апикальной меристеме корня у представителей культурного вида сои (*Glycine max.* (L.) Merrill (sojabean)) и дикой уссурийской сои (*Glycine soja* Sieb. et Zuck. (wild sojabean)), а также изменение этих параметров в потомстве F_8 межвидовых гибридов (МВГ).

Исследование проведено на проростках, полученных из семян указанных форм сои, выращенных в сравнимых условиях. В качестве объектов для скрещивания и последующего анализа использованы: культурная соя – сорт Бельцкая 636 (с семенами желтого цвета); дикая уссурийская (популяция из Амурской области, с семенами черного цвета) и гомозиготные линии F_8 гибридов между ними (с желтыми семенами культурного типа). Семена указанных форм сои проращивали в термостате и темноте при температуре 22° С в зимнее время года в строго контролируемых условиях, исключающих случайное влияние внешних факторов. Корешки всех трех исследуемых форм сои длиной 10–12 мм фиксировали ацетоалкоголем в одно и то же время: в период с 12 до 13 ч. В это время нами была установлена максимальная митотическая активность клеток апикальной меристемы. Окрашивание препаратов проводили ацетокармином по Ремёдеру [по 80] с предварительным протравливанием материала в водном растворе железо-аммиачных квасцов. Для раздавливания использовали лишь апикальную часть меристемы. Чехлик и покоящийся центр также удаляли для повышения точности определе-

ния параметров митотического цикла меристематических клеток. Митотически активными считали клетки, находящиеся в профазе, метафазе, анафазе, телофазе. Продолжительность митотического цикла и фаз митоза определяли колхициновым методом. По каждому варианту опыта исследовали не менее 5-6 тысяч клеток меристемы.

Установлено, что у всех исследуемых форм сои клетки меристемы находятся в состоянии высокой пролиферативной активности. Все фазы митоза у сои ясны, четки и хорошо различимы (рис. 9.1 и 9.2).

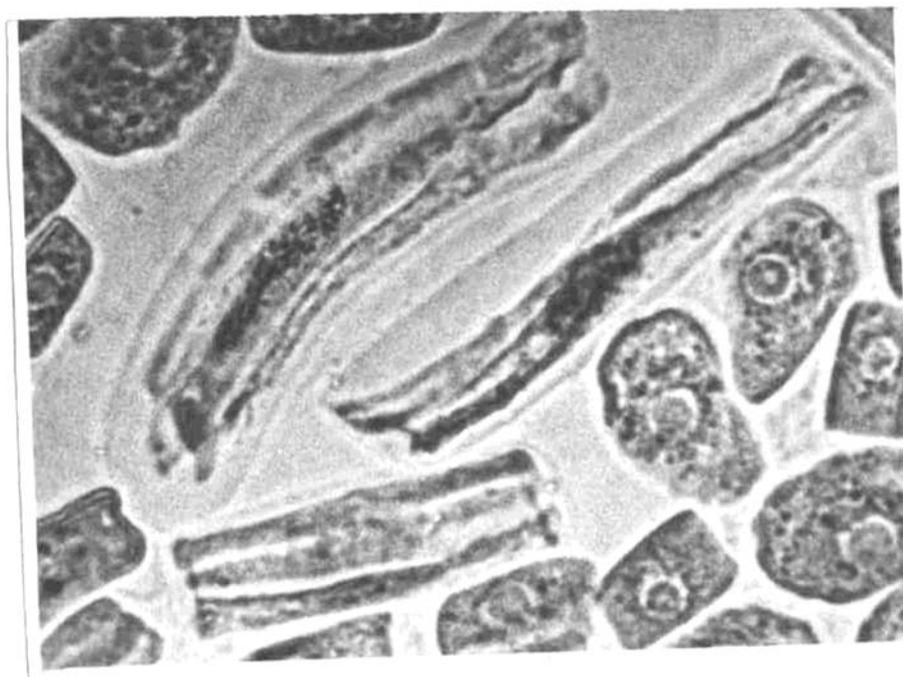


Рис 9.1. Полиплоидные клетки в апикальной меристеме зародышевого корня сои

Применяемые методы длительного окрашивания хромосом позволили различать профатические клетки очень рано, несмотря на очень маленькие размеры хромосом ($0,650 \div 1,038$ мкм).

Нами также были установлены время и дозы оптимального воздействия колхицина для исследования периодов митоза, клеточного цикла, а также особенностей деления клеток апикальной меристемы сои при К-митозе.

Поскольку воздействие колхицина на делящиеся клетки в определенных дозах и времени экспозиции задерживает деление клеток на стадии метафазы, накапливая их, имеется возможность получить информацию о количестве клеток, вступающих в митоз, за любой период времени. Необходимо экспериментально установить продолжительность времени воздействия колхицина до полной остановки митоза всех клеток меристемы на стадии метафазы. Эти данные получены нами колхициновым мето-

дом с использованием темпоральной фиксации апикальных меристем зародышевых корней и результаты о продолжительности фаз митоза и времени клеточного цикла у представителей дикого и культурного видов сои и межвидовых гибридов.

Анализ доз и сроков воздействия водных растворов колхицина показал, что оптимальным периодом времени его воздействия для этих целей является четырехчасовая экспозиция при концентрации 0,01 %. Этого времени воздействия достаточно, чтобы хромосомы делящихся клеток оказались «сжатыми» в неправильную, хорошо заметную при микроскопировании метафазную пластинку – «комковатые метафазы» (рис 9.2, вид справа) [7, 71]. При более кратковременном воздействии колхицина и концентрации водного раствора 0,01 % также происходит накопление метафаз, в которых хромосомы располагаются по всей клетке равномерно (метафазная пластинка). Это положение – вид метафазы с полюса – наиболее удобно для анализа кариотипа. При увеличении продолжительности воздействия колхицина в меристеме возникают высокополиплоидные клетки (рис 9.1), которые обнаруживаются среди диплоидных.

Таблица 9.1

Митотическая активность клеток апикальной меристемы

Исследуемая форма	Митотический индекс, %			
	Нормальный митоз		К-митоз	
	МИ, %	Разность с МВГ	МИ, %	Разность с МВГ
<i>G. max</i> (L) Merr. Сорт Бельцкая 636	17,20±0,48	+3,27 **	34,50±1,60	-3,70 **
<i>G. soja</i> Sieb et Zuck. Дикая уссурийская соя	17,96±0,88	+4,03 **	37,90±1,37	-0,30
Межвидовые гибриды (МВГ F ₈)	13,93±0,67		38,20±1,87	

Примечание. *** Разность достоверна при $V = 0,999$.

Известно, что число остановленных колхицином митозов ($MI_{\text{колх.}}$) тем больше, чем выше митотический индекс ткани (МИ), чем больше время действия колхицина ($t_{\text{колх.}}$) и чем быстрее протекает митоз. При нормальном митозе митотическая активность клеток апикальной меристемы корня представителей культурной и дикорастущей сои составила, соответственно, $17,20 \pm 0,48$ и $17,96 \pm 0,88$ % (табл. 9.1). При нормальном митозе исходные виды отличались по уровню митотической активности незначительно (табл. 9.1).

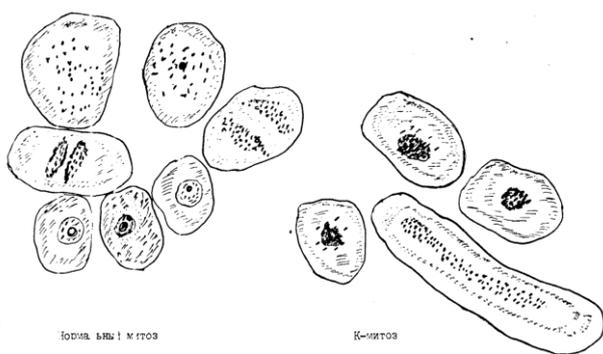


Рис. 9.2. Нормальный митоз (слева) и К-митоз (справа) в клетках апикальной меристемы первичного корня сои. Увеличение $\times 6000$.

Митотическая активность гибридных растений при нормальном митозе оказалась ниже каждого из исходных видов (табл. 9.1). Однако благодаря быстрому протеканию митоза, митотического цикла, гибридные растения отличаются самыми высокими индексами К-митоза, быстро накапливая клетки на стадии метафазы. Митотический индекс гибридных растений при К-митозе оказался самым высоким – 38,2 % по сравнению с представителями исходных видов – 34,5 % (сорт Бельцкая 636) и 37,9 % (дикая уссурийская соя).

Таким образом, число остановленных митозов за единицу времени в меристеме МВГ оказалось наибольшим. Следовательно, гибридные формы, обладая изначально более высокой активностью ростовых процессов [42, 47, 51 и др.] устойчиво сохраняют это качество в потомстве чистых гомозиготных линий (F_8) и представляют интерес для селекции.

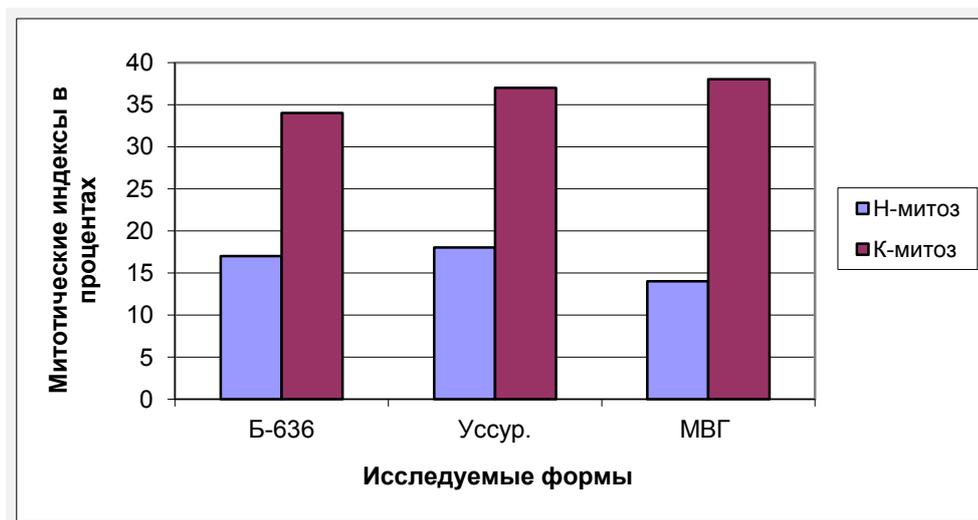


Рис 9.3. Митотические индексы нормального (Н-митоз) и колхицинового (К-митоз) митоза

Существуют различия во времени генерации клеток всех исследуемых форм. Учет этих различий имеет не только практическое, но и теоретическое значение, так как позволяет судить о степени генетических различий скрещиваемых видов и потенциальной интенсивности ростовых

процессов исследуемых форм. Каковы различия во времени генерации клеток всех исследуемых форм? Этот вопрос в данном случае позволяет судить о степени генетических различий скрещиваемых видов.

Продолжительность митоза (T_M) определяется по уравнению [31]:

$$T_M = \frac{MI \times t_{\text{колх.}}}{MI_{\text{колх.}}},$$

где $t_{\text{колх.}}$ – время экспозиции колхицина.

Время интерфазы ($T_{\text{инт.}}$) [31]:

$$T_{\text{инт.}} = \frac{T_M \times N}{n},$$

где N – число клеток в интерфазе, n – число клеток в митозе (без колхицина).

Продолжительность каждой фазы митоза ($t_{\text{фазы}}$) определяли по уравнению [31]:

$$t_{\text{ф}} = \frac{a \times T_M}{n},$$

где a – количество клеток в данной фазе.

Таблица 9.2

Продолжительность митотического цикла (Т цикла) и фаз митоза у представителей двух видов сои и гибридов между ними

Исследуемая форма	Продолжительность фазы митоза, (ч÷мин)						Интерфаза, ч÷мин
	Время цикла, (Т цикла)	Митоз (T_M)	Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза	
Glycine max. (L.) Merr., сорт Бельцкая 636	11:39	2:00	0:47	0:21	0:18	0:34	9:39
Glycine soja Sieb. et Zuck. (уссурийская)	10:39	1:50	0:53	0:27	0:10	0:20	8:20
♀ Glycine max. × ♂ Glycine soja Sieb. et Zuck, F ₈	10:23	1:27	0:42	0:20	0:12	0:13	8:56

Установлено, что исследуемые виды и гибриды отличаются по общей продолжительности митотического цикла, митоза и отдельных его фаз (табл. 9.2). Данные, приведенные в табл. 9.2, свидетельствуют о том, что исследуемые виды отличаются по общей продолжительности митоза и отдельных его фаз. Так, время митоза клеток апикальной меристемы корня у дикой уссурийской сои 1 ч 50 мин, культурной сои Бельцкая 636 – 2 ч, у гибридных растений – 1 ч 27 мин.

Различия между исследуемыми формами были обнаружены по продолжительности интерфазы. Так, у сорта Бельцкая 636 продолжительность времени интерфазы на 1 ч 19 мин больше, чем у уссурийской сои. Межви-

довые гибриды приближаются по этому показателю к дикорастущей сое. В целом по общей продолжительности клеточных циклов исследуемые формы существенно различаются: дикая уссурийская соя – 10 ч 39 мин, сорт Бельцкая 636 – 11 ч 39 мин. Следовательно, дикая уссурийская соя характеризуется большей интенсивностью деления клеток апикальной меристемы, ее митотический цикл на 1,5 часа меньше по продолжительности, чем у исследованных представителей культурной сои. У константной формы гибрида F_8 культурного типа, отобранной из множества линий по комплексу хозяйственно ценных признаков, продолжительность митотического цикла оказалась даже несколько короче, чем у исследуемых представителей дикого вида (10 ч 23 мин). Следовательно, в F_8 сохраняется высокая интенсивность деления клеток, характерная для дикорастущих форм. Сокращение клеточного цикла гибрида происходит за счет уменьшения длительности митоза (1 ч 27 мин) по сравнению с дикорастущей уссурийской соей (1 ч 50 мин). Кроме общей продолжительности митоза и митотического цикла, исследована продолжительность каждой фазы митоза (табл. 9.2). Гибридные растения F_8 характеризуются в основном более высокой интенсивностью прохождения фаз митоза по сравнению с каждым из исходных видов и сохраняют оптимальное время интерфазы, необходимое для синтеза основных пластических и энергетических веществ, на уровне продолжительности этой фазы у представителей дикой уссурийской сои.

Таким образом, исследуемые представители двух видов сои и гибриды между ними (F_8) различаются по продолжительности митотического цикла (соответственно, 11 ч 39 мин, 10 ч 10 мин, 10 ч 23 мин) и митоза (соответственно, 2 ч, 1 ч 50 мин и 1 ч 26 мин). Гомозиготные гибридные растения обладают изначально высокой активностью ростовых процессов и могут представлять интерес в качестве исходного материала для селекции сои. Межвидовые гибриды характеризуются более высокой интенсивностью прохождения всех фаз митоза по сравнению с каждым из исходных видов и более кратким временем интерфазы в сравнении с культурными видами сои. Анализ продолжительности митоза и митотического цикла показал, что исследуемые виды сои *Glycine max* (L.) Mer. и *Glycine soja* Sieb. et Zuck., а также гибриды (F_8) между ними различаются по продолжительности митотического цикла (соответственно, 11 ч 39 мин, 10 ч 39 мин, 10 ч 23 мин) и времени митоза (соответственно, 2 ч; 1 ч 50 мин и 1 ч 27 мин). Гомозиготные формы межвидовых гибридов имеют минимальную продолжительность митоза (1 ч 27 мин). Это определяется более быстрым протеканием всех фаз митоза в сравнение с представителями исходных видов: профазы – 42 мин, метафаза – 20 мин, анафаза – 12 мин, телофаза – 13 мин. Следовательно, межвидовые гибриды F_8 обладают генетически детерминированной потенциально высокой активностью ростовых процессов и могут представлять интерес в качестве доноров этих ге-

ГЛАВА 10. ОСОБЕННОСТИ К-МИТОЗА У СОИ

Проблеме получения полиплоидов у сои, исследованию их морфобиологических и цитогенетических особенностей посвящено значительное число работ отечественных и зарубежных авторов. Представляет значительный интерес и находит свое подтверждение гипотеза полиплоидного происхождения представителей рода *Glycine* L. На полиплоидное происхождение видов из рода *Glycine* L. указывает К. Раманатан [139]. Ссылаясь на предшествующие работы других цитологов, он приводит гаплоидное число хромосом для одного из древнейших представителей этого рода – *Glycine javanica* L.: $n=10$. В хромосомных атласах [109, 118, 119] основным числом хромосом для рода *Glycine* L. указано $n=10$. В пределах рода *Glycine* L. существуют 40- и 80-хромосомные виды полиплоидного происхождения представителей культурной и дикорастущей уссурийской сои. Исследуя проблему полиплоидного происхождения представителей культурной и дикорастущей уссурийской сои. С.В. Зеленцов [37] полагает, что у «ранних» полиплоидов в мейозе любая из пар гомологичных хромосом претерпевает рекомбинационные изменения и перестает структурно быть полным гомологом к другой паре хромосом. В этом случае вместо тетравалента в мейозе наиболее вероятно формирование двух пар бивалентов. Это обеспечивает нормальное расхождение гомологичных хромосом в анафазе I. Распространение такого «рекомбиногенеза» на весь полиплоидный геном повышает вероятность формирования фертильных гамет. Качественные изменения между бывшими гомологичными хромосомами могут быть визуально неразличимы, как в случае с исследуемыми видами рода *Glycine* L. Если рекомбинации хромосом существенны, сформируются количественно и качественно отличающиеся друг от друга диплоидные геномы в составе полиплоидной формы. При этом автополиплоиды превращаются в аллополиплоиды. Теоретическая возможность данного явления уже предполагалась рядом отечественных и зарубежных авторов [35, 71, 106, 112]. Можно предположить, что в «раннем» полиплоиде имеют место случайные и в разных местах происходящие нарушения кроссинговера с последующими рекомбинациями хромосом. Можно ожидать, что после ряда поколений полиплоидной формы сформируется целая серия потомков с качественными различиями между бывшими гомологичными парами хромосом. Следствием этого будет серия отличающихся друг от друга аллополиплоидизированных диплоидов (амфидиплоидов). После ряда поколений автополиплоиды стабилизируются, что выражается в повышении фертильности и свидетельствует о снижении или даже полном исчезновении нарушений в мейозе полиплоидов.

Цитогенетика полиплоидов изучена достаточно полно у многих культурных и диких видов растений. Известно, что в профазе I мейоза у них, как правило, образуются мультивалентные комплексы хромосом в отличие от бивалентов у диплоидов. При этом нарушается последующий кроссинговер между гомологичными хромосомами и последующие распределения хромосом по дочерним клеткам [61, 88, 110, 120, 141 и др.]. Нарушения конъюгации хромосом в мейозе могут явиться причиной их структурных изменений – дупликаций, делеций, транслокаций или инверсий отдельных участков хромосом. Такие рекомбинации нередко ведут к появлению новых сочетаний генов и признаков [71, 141].

Известно, что у большинства «ранних» автополиплоидов наблюдаются нарушения в распределении хромосом в мейозе из-за образования мультивалентов. В связи с этим полиплоиды часто имеют пониженную фертильность. Со временем у полиплоидных растений вырабатываются механизмы оптимизации мейоза, контролирующие образование бивалентов в профазе I мейоза. Культурная соя *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*) и дикорастущая уссурийская соя (*G. soja* Sieb. et Zucc или *G. ussuriensis* Reg. et Maack.), имеющие в диплоидном наборе по 40 хромосом, как уже указывалось ранее, является стабильными диплоидизованными тетраплоидами. Гибридизация представителей указанных видов и анализ мейоза у них подтверждает эту гипотезу. Обнаруженное нами обособление хромосомных наборов скрещиваемых видов в процессе мейоза у межвидовых гибридов первого поколения от скрещивания ♀ *G. max.* × ♂ *G. ussuriensis*, а также конъюгация хромосом внутри каждого из них подтверждают гипотезу о ведущей роли полиплоидии в филогенезе исходных видов [50, 57]. Объединение хромосом в обособленные ассоциации в первом и втором делениях мейоза (рис. 7.1) свидетельствует о том, что они входят в состав наблюдаемых групп целыми отдельными геномами, что нередко наблюдается в мейозе представителей видов, имеющих полиплоидное происхождение. Наблюдаемые картины дают основание полагать, что конъюгация хромосом у межвидовых гибридов сои идет по типу автосиндеза путем образования бивалентов отдельно каждым родительским видом или путем сочетания автосиндеза с аллосиндезом. При этом среди хромосом генома каждого вида находятся более гомологичные хромосомы, чем хромосомы партнера по скрещиванию. Этот факт является аргументом, подтверждающим гипотезу полиплоидного происхождения каждого из скрещиваемых видов. Экспериментальные данные по цитогенетике мейоза у межвидовых гибридов сои, полученные нами, более подробно обсуждаются в гл. 7.

В связи с исследованием гипотезы полиплоидного происхождения представителей культурной и дикой уссурийской сои привлекает внимание проблема возникновения спонтанных полиплоидов и естественных полиплоидных рядов. H.G. Baker, [цит. по 37] считает, что появление с определенной частотой спонтанных автополиплоидов среди диплоидных

растений не заслуживает внимания с таксономической точки зрения. «Ранние» полиплоиды не являются новыми видами и могут быть «признаны» только на сортовом уровне. По мнению других авторов [98], спонтанная полиплоидия является единственным воспроизводимым примером «видообразовательных» событий, а все остальные примеры описания «видообразовательных» процессов основаны на косвенных доказательствах и логических умозаключениях.

В открытых Н.И. Вавиловым центрах видообразования культурных растений обнаружены естественные полиплоидные ряды на основе гаплоидного или диплоидного числа хромосом у многих родов дикорастущих и культурных растений. К ним относятся: овес (*Avena* L.) $2n = 14, 28, 42$; пшеница (*Triticum* L.) $2n = 14, 28, 42$; подсолнечник (*Helianthus* L.) – $2n=34, 68, 102$; картофель (*Solanum* L.) – $2n = 24, 36, 48, 72$ [70, 71, 109]. Вика (*Vicia* L.) имеет два полиплоидных ряда: виды одного ряда имеют $2n = 12$ и 24 , другого $2n = 14$ и 28 ; хлопчатник (*Gossypium* L.) – $2n = 26, 52$; мята (*Mentha* L.) имеет $2n = 36, 48, 64, 72, 84, 108, 122, 128, 144$; ананас (*Ananas* L.) – $2n = 50, 75, 100$; ирис (*Iris* L.) – $2n = 24, 36, 48, 60$ [73, 109]. Естественные полиплоидные виды имеют многие другие роды цветковых растений [109]. Новый член полиплоидного ряда может возникнуть не только на основе гаплоидного или диплоидного набора хромосом, но и на основе наборов большей плоидности – триплоидного и тетраплоидного набора. Ф. Эллиот [114] анализирует условия, способствующие эволюции полиплоидов в природе. По его мнению и других авторов, полиплоиды являются более устойчивыми к крайним климатическим условиям на больших высотах, чем диплоиды. Установлено, что полиплоиды, как правило, тяготеют к горным областям [35, 70, 71, 89, 114 и др.]. Необходимо дальнейшее изучение причин спонтанной полиплоидизации в центрах происхождения растений, а пока основные усилия исследователей направлены на изучение и искусственное получение полиплоидов, стабилизацию их онтогенеза с целью последующего использования их в исследовательских или хозяйственных целях.

К числу малоисследованных относится проблема специфики воздействия различных доз колхицина, не описаны особенности К-митоза у сои в связи с гипотезой полиплоидного происхождения видов рода *Glycine* L.

При анализе препаратов клеток меристемы дикой уссурийской сои и апикальной меристемы корня гибридов сои нами обнаружено значительное число делящихся клеток без митоза. Перед фиксацией зародышевые корешки подвергались воздействию 4-часовой экспозиции водного раствора колхицина. Деление заключалось в образовании многоядерных клеток (рис 10.1, 10.2). При этом в меристеме отмечено резкое снижение доли клеток, находящихся в стадии профазы и метафазы, и как следствие этого процесса – резкое снижение митотических индексов клеток меристемы.



Рис. 10.1. Явление многоядерности при К-митозе

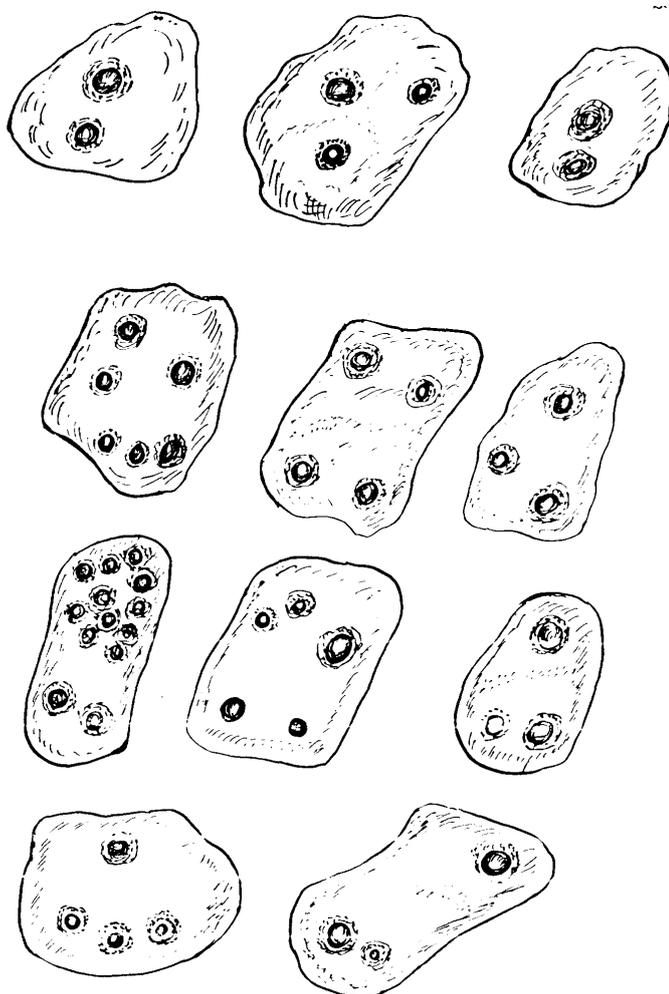


Рис. 10.2. Разнообразие случаев многоядерности при К-митозе у представителей рода *Glycine* L.

Все ядра многоядерных симпластов («микроядра») находились в стадии интерфазы и были меньше по диаметру в 2–5 и более раз, чем ядра

однойдерных клеток. Микроядра имели ядрышки. Количество микроядер в клетках – симпластах варьировало от 2 до 13. Частота встречаемости таких клеток на отдельных препаратах достигала 1:10, 1:20. Подобное явление при изучении цитологии К-митоза отмечено и у других [102].

Ни на одном из препаратов в этих микроядерных клетках уже не отмечено нормального митоза. Образование микроядер и многоядерных клеток под действием колхицина анализируется И.А. Аловым [6, 7] следующим образом. Отставание хромосом при расхождении к полюсам возникает при повреждении области центромеры или тиолового механизма формирования веретена деления. Хромосомы (или группы их) оттесняются цитоплазмой и образуют добавочные микроядра. На рис. 10.2 можно видеть наблюдаемое в этих случаях отсутствие цитотомии, которое объясняется тем, что статмокинетические яды тормозят перемещение элементов фрагмопласта в экваториальную область и задерживают их слияние в межклеточную пластинку [6]. Для обозначения происходящих при этом процессов образования клеток В.Н. Сидоров и другие [89] используют понятие гипополиплоидного роста, рассматривая его как процесс развития клеточной популяции, совершающийся при непрерывно продолжающемся и следующих один за другим ряде К-митозов. Таким образом, гипополиплоидный рост сопровождается процессом образования многоядерных клеток с увеличением числа К-митозов. Закономерно возрастает в популяции доля многоядерных клеток. Стадии этого процесса приводят к появлению картин, характерных для амитоза. Исследования показали, что явление многоядерности сопровождается явлением анеуплоидии, не исключающей в дальнейшем переход к митозу. Однако этому процессу предшествует распад клеточных симпластов на несколько однойдерных клеток путём цитокинеза и образования клеточных стенок вокруг каждого микроядра.

Меристема корешков, содержащая в большом количестве симпласты с микроядрами, гипертрофирована. Корешки, обработанные колхицином, «вздутые». Гипокотиль также является гипертрофированным («вздутым»).

Таким образом, клетки меристемы корешков сои при колхицинировании является мозаичными по числу хромосом вследствие гипополиплоидного роста при К-митозе. Часть клеток являются анеуплоидными вследствие фрагментации ядер при К-митозе, другие – высокополиплоидными (рис 9.1). Колхицинированные проростки являются деформированными, и часто погибают на стадии развития семядольных листьев.

Возможно, гипополиплоидный рост является одной из причин отсутствия хозяйственно ценных форм среди индуцированных полиплоидов сои.

ГЛАВА 11. СРАВНИТЕЛЬНОЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СТРОЕНИЯ СТЕБЛЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GLYCINE* L. И ИХ ГИБРИДОВ

В связи с существованием различных гипотез о происхождении и близости филогенетических связей культурной и дикорастущей уссурийской сои, а также вовлечением представителей последней в процессы селекции через скрещивания с сортами культурной сои необходимы сведения о наследовании особенностей анатомо-морфологической структуры растения при гибридизации исходных видов. Наряду с полезными признаками гибриды стойко наследуют характерный вьющийся стебель дикорастущей сои. Поэтому весьма актуально изучение закономерностей расположения механических элементов в структуре стебля гибридов, а также анализ степени одревеснения различных анатомических элементов, так как доминирование у гибридов неустойчивой, вьющейся формы стебля создает определенные сложности в селекции. Данный раздел работы посвящен исследованию анатомо-морфологической структуры стебля межвидовых гибридов в сравнении с исходными родительскими формами в период начала плодообразования растений, когда формирование основных анатомических элементов, в основном, завершено.

В строении органов растений дикого и культурного видов сои есть много общего. Листья и органы плодоношения размещаются по главному стеблю и боковым побегам в узлах. Стебель обоих видов сои сильно ветвится. Ветвление начинается с момента образования первого и второго сложных листьев и заканчивается с появлением первых цветочных кистей. В узлах верхнего яруса ветви не образуются.

В нашей работе приводятся результаты сравнительного анализа анатомических срезов сформировавшихся растений в фазу начала образования плодов. Исследованию подвергались гибриды третьего поколения, полученные от скрещивания сорта Бельцкая 636, относящегося к славянскому подвиду культурной сои [30] и дикой уссурийской сои, имеющие устойчивый, прямостоячий стебель в его основании, но вьющийся в средней и верхней частях. Полностью прямостоячих форм среди гибридов третьего и четвертого поколений еще не было, поэтому анатомическая структура стебля всех форм изучалась в его нижней, средней и верхней частях. Растения сорта Бельцкая 636 имеют грубый прямостоячий стебель, высотой 0,8–1,5 м, устойчивый к полеганию и желтые крупные семена.

Материал фиксировали в 75⁰ спирте. Анатомические срезы делали бритвой, обрабатывали флороглюцином и соляной кислотой. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата «РА-1» при увеличении микроскопа 8 × 15. Измерение ширины (мощности залегания) основных анатомических элементов проводилось окулярным винтовым микрометром «МОВ-1-15».

Как уже сообщалось ранее, межвидовые гибриды первого поколения имели промежуточный фенотип в сравнении с исходными формами. Нижняя часть стебля гибридов по толщине, устойчивости, фасциации почти не отличалась от стебля культурного вида. Остальная часть стебля от места заложения нижних боковых ветвей до верхушки была склонна к завиванию. Во втором и третьем поколениях произошло расщепление на следующие формы:

- с прямостоячим стеблем, характерным для культурного вида, но вьющимся в верхней части;
- с вьющимся стеблем, характерным для дикого вида.

Растения второй фенотипической группы расщепления в потомстве не давали. Растения первой группы явились объектом настоящих исследований, так как в четвертом поколении они дали расщепление на следующие фенотипические группы:

- 1) прямостоячая нижняя часть стебля, (но с вьющейся средней и верхней его частями);
- 2) растения, имеющие вьющийся стебель дикого типа;
- 3) очень малочисленная группа (единичные экземпляры) с прямостоячим стеблем культурного типа.

Растения третьей группы представляют значительный интерес для селекции, так как в седьмом и восьмом поколениях, а также при возвратном скрещивании с культурной соей они дали гомозиготные формы, сочетающие с культурным типом стебля исключительную способность дикого типа к образованию большого количества (до 320 и более) бобов на одно растение. Путем повторных беккроссов можно перенести этот признак на культурные сорта. Таким образом, особенности анатомического строения стебля приводятся для биотипа, способного при расщеплении дать формы с прямостоячим стеблем.

Анатомическая структура стебля всех исследуемых форм приводится на рис. 11.1–11.3. Удивительное сходство анатомического строения стебля растений сои культурного сорта (рис. 11.1) и дикой уссурийской сои (рис. 11.2) подтверждает гипотезу общности происхождения исследуемых видов.

Нами установлено, что на первых этапах развития растений проводящая система растений как культурного, так и дикого вида состоит из тесно сближенных пучков коллатерального открытого типа. В процессе перехода стебля во вторичное строение постепенно образуется сплошной центральный цилиндр циклического строения. К. Эсау [116] со ссылкой на В. Cumbie указывает, что вторичный рост является характерным для травянистых форм семейства Leguminosae (Fabaceae Lindl.) и в редких случаях отсутствует. Однако, наряду со сходством анатомической структуры стебля представителей исследуемых видов, имеются существенные различия, возникшие в процессе филогенеза каждого вида.

11.1. Характеристика анатомического строения стебля культурной сои

Нижняя часть стебля культурной сои (рис. 11.1) характеризуется сильным развитием основных анатомических элементов, особенно механических тканей. Поверхность стебля покрыта однослойным эпидермисом, состоящим из плотно сомкнутых клеток, покрытых кутикулой. Многочисленные выросты клеток эпидермиса создают на поверхности стебля густое опушение.

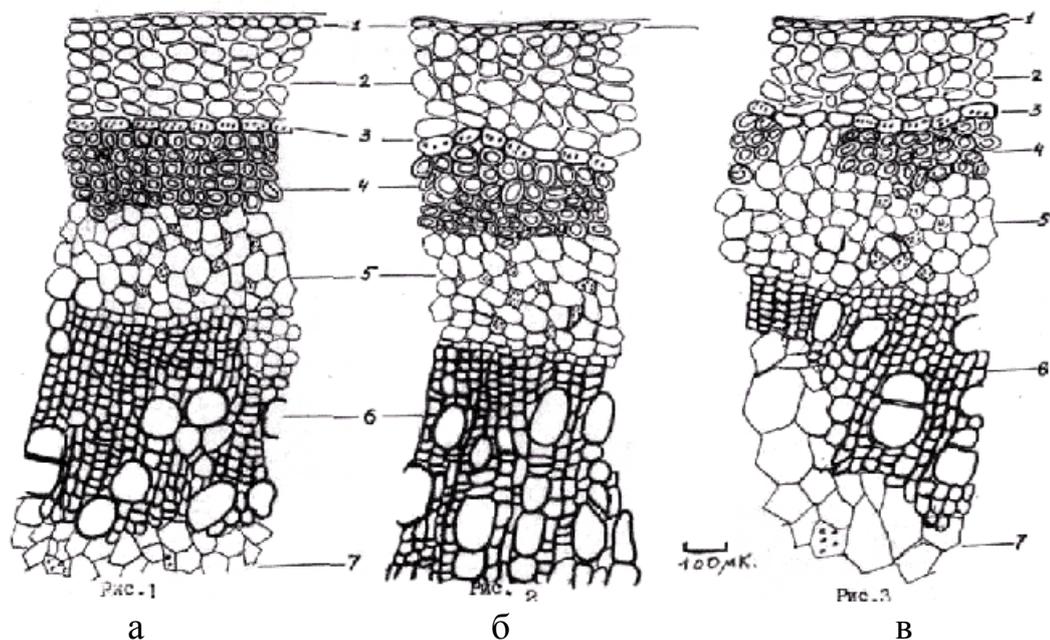


Рис. 11.1. Анатомическое строение стебля культурной сои на поперечном срезе (сорт Бельцкая 636) в нижней (а), средней (б) и верхней частях (в):
1 – эпидермис; 2 – первичная кора; 3 – эндодерма; 4 – вторичные лубяные волокна;
5 – флоэма; 6 – ксилема; 7 – сердцевина

Первичная кора стебля включает 6–10 слоев клеток колленхимы, выполняющих не только механические, но и ассимиляционные функции, так как содержат значительное количество хлоропластов. Размеры этих клеток в 1,5–2 раза превышают размеры клеток эпидермиса. Далее следует несколько слоев клеток тонкостенной паренхимы. Внутренний слой клеток первичной коры – эндодерма, состоящая из плотно сомкнутых клеток, содержащих значительное количество крахмальных зерен. Следов одревеснения или опробковения клеток эндодермы нами не обнаружено. Эндодерма граничит со сплошным кольцом вторичных лубяных волокон, находящихся на периферии флоэмной части стебля. Ширина этого кольца 620–600 мкм (5–7 слоев клеток). Оболочка клеток вторичных лубяных волокон подвергается сильному одревеснению, в результате чего полость

клетки имеет вид узкого отверстия.

Первичная кора нижней части стебля включает 6–10 слоев клеток колленхимы, выполняющих не только механические, но и ассимиляционные функции, так как содержат значительное количество хлоропластов. Размеры этих клеток в 1,5–2 раза превышают размеры клеток эпидермиса. Далее следует несколько слоёв клеток тонкостенной паренхимы. Внутренний слой клеток первичной коры - эндодерма, состоящая из плотно сомкнутых клеток, содержащих значительное количество крахмальных зёрен. Следов одревеснения или опробковения клеток эндодермы нами не обнаружено. Эндодерма граничит со сплошным кольцом вторичных лубяных волокон, находящихся на периферии флоэмы. Ширина этого кольца 620–600 мкм (5–7 слоев клеток). Оболочка клеток первичных лубяных волокон подвергается сильному одревеснению, в результате чего полость клетки имеет вид узкого отверстия.

Клетки вторичной флоэмы, представленной всеми тремя элементами, расположены неправильными рядами относительно рыхло. Участки проводящей ткани чередуются с участками сердцевинных лучей. Для слоя флоэмы характерно наличие межклетников (рис. 11.1).

Наиболее мощно развито в нижней части стебля культурной сои кольцо ксилемы. Все элементы ксилемы подвергаются сильному одревеснению, в том числе – клетки сердцевинных лучей. Таким образом, слой ксилемы представляет собой сплошное кольцо одревесневших элементов, являющихся надежной опорой стебля культурной сои. Сердцевина в нижней части стебля, как правило, разрушена. На месте ее образуется полость и сохраняются лишь клетки перимедуллярной зоны. Они остаются живыми и выполняют запасающие функции. Таким образом, мощное кольцо одревесневших клеток ксилемы вместе с колленхимой и первичными лубяными волокнами обеспечивают высокую устойчивость стебля культурной сои.

Средняя часть стебля (рис. 11.1 б) по характеру и мощности залегания основных анатомических элементов мало отличается от нижней, лишь кольцо клеток ксилемы становится более узким (табл. 11.3.1). В верхней части стебля культурной сои (рис. 11.1 в) циклический характер залегания основных элементов выражен недостаточно четко, сохраняется пучковая структура стебля. Вторичные лубяные волокна залегают прерывистым кольцом, ширина которого составляет не более 3–5 слоев клеток, одревеснение их слабое. Вторичные лубяные волокна располагаются над участками вторичной флоэмы и ксилемы. Сердцевинные лучи выражены очень четко, одревеснение паренхимы сердцевинных лучей в области ксилемы слабое. Сосуды ксилемы в верхней части стебля крупнее по диаметру, чем в нижней его части.

Относительно слабое развитие механических элементов в верхней части стебля растений культурной сои, очевидно, обуславливает незначительную склонность верхушки ее стебля к завиванию. Тенденция к зави-

ванию верхний части стебля некоторых сортов культурной сои наблюдается сильнее (например, сорта Амурская бурая 57). Эта особенность определяется расчлененностью сосудисто-волокнистых пучков, отсутствием одревеснения клеток паренхимы сердцевинных лучей. Она подтверждает параллелизм наследственной изменчивости представителей двух исследуемых видов и наличие достаточно близких их филогенетических связей. При исследовании анатомической структуры стебля сои в начале плодобразования и позже нами отмечено также слабое одревеснение клеток мягкого луба, особенно в верхней и средней частях стебля, в нижней части этот процесс выражен слабее. На процесс одревеснения флоэмы обратили внимание другие исследователи [5] при изучении анатомии стебля представителей рода *Helianthus* L. Отмечено, что одревеснение флоэмы наблюдается в конце вегетации и идёт со стороны перициклических волокон, камбий при этом исчезает. Позже это явление было отмечено у разных растений. Процесс одревеснения вторичной флоэмы отмечен Г.И. Ворошиловой в стебле сои в фазу полного плодonoшения [19]. Эсау К. [116] также отмечает, что по мере одревеснения флоэмы деятельность камбия в стебле снижается.

11.2. Анатомическое строение стебля дикой уссурийской сои

Стебель дикой уссурийской сои состоит, в основном, из тех же анатомических элементов. Основным отличием его от строения стебля культурной сои является сравнительно слабое развитие механических элементов и меньшая степень одревеснения оболочек клеток.

Наряду с относительно слабым развитием волокон в стебле дикой сои, имеет место и более слабое развитие колленхимы первичной коры (1–4 слоя клеток). Вместе с тем, слой тонкостенных клеток хлорофиллоносной паренхимы в первичной коре развит значительно. Мощность этого слоя достигает 11 рядов клеток и граничит с клетками колленхимы. Таким образом, первичная кора в стебле дикой сои представлена следующими элементами: колленхима (1–4 слоя клеток), тонкостенная хлорофиллоносная паренхима (3–11 слоев клеток) и эндодерма, которая выражена так же типично, как и у культурного вида (рис. 11.2).

Вторичные лубяные волокна в нижней части стебля образуют прерывистое кольцо (2–3 слоя клеток). В средней и верхней частях стебля это кольцо сплошное, но однослойное. Степень одревеснения этих клеток очень слабая, закономерно ослабевает снизу вверх.

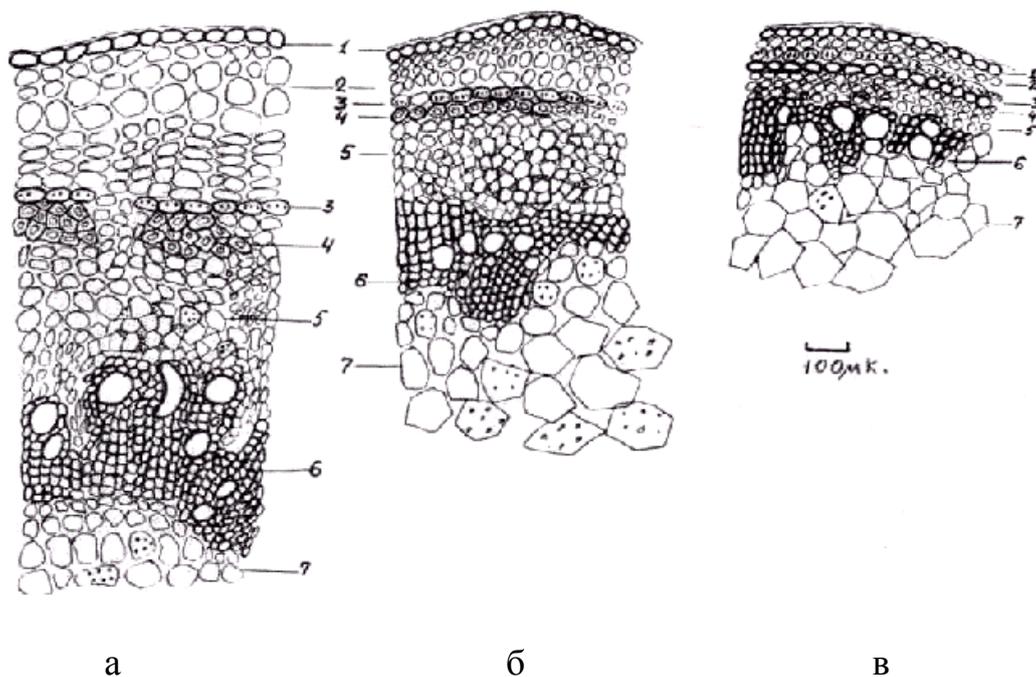


Рис. 11.2. Анатомическое строение стебля на поперечном срезе дикой уссурийской сои в нижней (а), средней (б) и верхней частях (в):

1 – эпидермис; 2 – первичная кора; 3 – эндодерма; 4 – вторичные лубяные волокна;
5 – флоэма; 6 – ксилема; 7 – сердцевина

Кольцо ксилемы в нижней части стебля непрерывное, но степень одревеснения паренхимы сердцевинных лучей очень слабая. Одревеснению подвергается далеко не вся паренхима сердцевинного луча в области ксилемы. В нижней части стебля мощность слоев ксилемы и флоэмы примерно одинакова. В средней и верхней частях стебля ксилема преобладает над флоэмой (рис. 11.2 б, в). Одревеснение сердцевинных лучей отсутствует, стебель сохраняет пучковую структуру. В целом мощность развития слоя ксилемы у представителей дикого вида сои вдвое слабее, чем у культурного (табл. 11.3.1). Одревеснение элементов флоэмы у дикой уссурийской сои очень слабое.

11.3. Характеристика анатомического строения стебля межвидовых гибридов

Как уже отмечалось, стебель межвидовых гибридов в нижней, прямостоячей его части почти ничем не отличается по своим морфологическим особенностям от стебля культурной сои и является таким же грубым. Средняя и верхняя части стебля имеют тенденцию к завиванию, что особенно характерно для верхушки стебля.

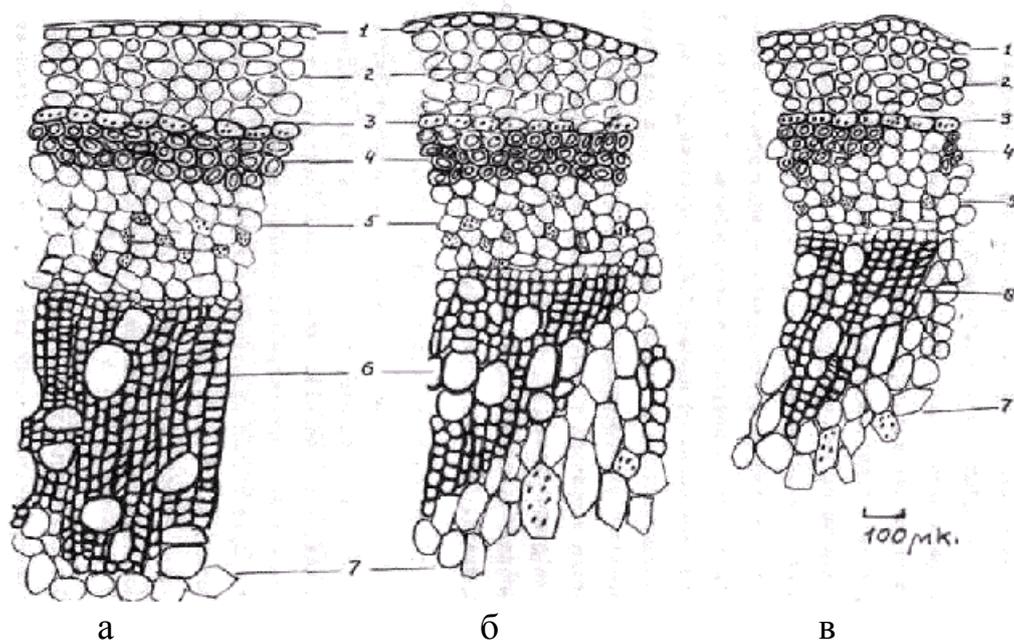


Рис. 11.3. Анатомическое строение стебля на поперечном срезе межвидового гибрида сои в нижней (а), средней (б) и верхней частях (в):
1 – эпидермис, 2 – первичная кора, 3 – эндодерма, 4 – вторичные лубяные волокна,
5 – флоэма, 6 – ксилема, 7 – сердцевина

Анатомическая структура стебля межвидового гибрида соответствует его морфологическим особенностям. В них сочетаются черты строения дикого и культурного видов сои (рис.11.3).

**Развитие основных анатомических элементов в структуре стебля
межвидового гибрида сои *G. max* × *G. ussuriensis* в сравнении
с представителями исходных видов**

Уро- вень среза	Наименование анатомических элементов	Толщина слоя, мкм		
		Межвидо- вой гибрид	Культур- ный вид	Дикий- вид
Ниж- няя часть стебля	Колленхима	150	180	100–120
	Паренхима первичной коры	70–100	80–100	300–350
	Вторичные лубяные волокна	100	200–220	100
	Флоэма	320	450	320
	Ксилема	750–800	620–800	350–450
Сред- няя часть стебля	Колленхима	150	200	20
	Паренхима первичной коры	100	100–200	100
	Вторичные лубяные волокна	110	200–230	20
	Флоэма	200	450	100
	Ксилема	350–640	750–780	200–350
Верх- няя часть стебля	Колленхима	100	150	-
	Паренхима первичной коры	150	50	50
	Вторичные лубяные волокна	70–100	100–180	20
	Флоэма	200	250	50
	Ксилема	300–620	400–800	100–250

Анатомическое строение стебля гибридных форм в нижней части почти не отличается от анатомии стебля культурного вида ни по мощности залегания основных анатомических элементов, ни по степени их одревеснения (табл. 11.3.1). Кольцо ксилемы широкое и непрерывное. По ширине этого слоя гибрид превосходит даже растения культурного вида. Оболочки клеток ксилемы подвергаются сильному одревеснению. Толщина слоя ксилемы превышает более чем вдвое слой клеток флоэмы. Средняя и верхняя части стебля межвидового гибрида по строению древесины имеет большое сходство с дикой уссурийской соей. Кольцевое строение древесины нарушается, так как участки паренхимы сердцевинных лучей в области ксилемы почти не одревесневают, как и у дикого вида. В древесине преобладают сосуды, крупные по диаметру. Степень одревеснения вторичных лубяных волокон закономерно уменьшается снизу вверх. В нижней части стебля она выражена так же сильно, как и у культурного вида. В верхней части стебля гибрида вторичные лубяные волокна залегают прерывистыми участками.

Преобладание элементов ксилемы и других механических элементов над всеми остальными обеспечивает высокую устойчивость нижней части стебля гибридов. Заложение основных анатомических элементов по типу

дикого вида. Слабое их одревеснение определяет вьющийся характер стебля у гибрида в верхней части. Деятельность камбия в начале образования плодов почти полностью прекращается как у исходных форм, так и у гибрида, однако камбий в это время еще сохраняется в виде узкой полоски клеток между ксилемой и флоэмой.

Полученные данные о сходстве и существенных различиях анатомической структуры стебля исследуемых видов и гибридных форм доказывают отсутствие идентичности генов, детерминирующих формирование анатомической структуры скрещиваемых видов и значительную степень их филогенетической разобщенности при наличии большого числа гомологичных генов.

Заключение

Селекция сои достигла значительных успехов. Однако ее дальнейший успех и продвижение ее в новые регионы сопряжены со значительными трудностями. Необходимо выведение сортов с нейтральной фотопериодической реакцией, способных ежегодно давать устойчивый урожай плодов и семян без применения фитогормонов и стимуляторов роста растений. Эти попытки не вполне успешны. Одна из основных причин – исчерпание резервов генофонда для селекции хозяйственно ценных признаков, узкая норма реакции современных сортов. Попытки ведения в культуру сои в центральной черноземной зоне и других областях ряд исследователей характеризует как «интродукционные волны»: 1930–1935, 1948–1950, 1980–1985 гг. Исследования полиморфизма ДНК показали, что 85 % наблюдаемого генетического разнообразия сортов сои современного происхождения обусловлено различиями между 16 образцами, интродуцированными из региона Дальнего Востока в начале XX столетия. Северная граница возделывания скороспелых сортов сои определяется суммой температур теплого периода 1800–2000° С. Соя является теплолюбивым растением короткого дня. Перемещение ее в широтном направлении с юга на север вызывает удлинение вегетационного периода, позднее созревание плодов и семян, повреждение растений заморозками. В этих и других направлениях селекции возникла необходимость использовать признаки (и гены), редкие для генофонда культурного вида сои и присущие ее диким сородичам. Дикая уссурийская соя *Glycine soja* Sieb. et Zucc, связанная с культурным видом сои своим происхождением, является источником многих ценных генов, отсутствующих в генотипе представителей культурной сои *Glycine max.* (L.) Merr.

Несмотря на трудности отдаленной гибридизации, в последние годы среди генетиков и селекционеров утверждается уверенность в том, что следующий этап в селекции может быть обеспечен не только за счет манипуляции отдельными генами. Необходимо вовлечение в процесс генетической рекомбинации новых, традиционно «молчащих» участков хромосом при межвидовой гибридизации лучших сортов культурной сои с

представителями дикой уссурийской сои, вовлечение в процесс создания исходного материала для селекции других дикорастущих видов. В связи с этим весьма актуальной является проблема изучения и охраны генофонда диких сородичей сои. Произрастающие на Дальнем Востоке России разнообразные формы дикой уссурийской сои нуждаются во всесторонней охране.

Дикая уссурийская соя, как источник многих ценных генов, остается не достаточно изученной с точки зрения цитологии, генетики, цитоэмбриологии, физиологии. Исключительно высокая адаптационная способность к неблагоприятным условиям среды дикой уссурийской сои требует продолжения всестороннего изучения и использования генетического потенциала этого вида. Веками формировавшийся генофонд дикой уссурийской сои неумолимо обедняется из-за уменьшения площади естественных ландшафтов и сокращения численности и генетического полиморфизма природных популяций. Один из наиболее надежных способов сохранения многообразия исчезающих генов – перенос их в сорта культурных растений, используя имеющуюся возможность получения фертильного потомства с представителями дикой уссурийской сои через искусственное скрещивание.

Весьма актуально не только создание генетического разнообразия исходного материала для селекции через межвидовые скрещивания, но и изучение межвидовых взаимоотношений в системе рода *Glycine* L. через гибридологический и цитогенетический анализы потомства межвидовых гибридов, исследование совместимости геномов скрещиваемых видов. Это необходимо не только для целей практической селекции, но и изучения филогенетических отношений скрещиваемых видов. Несмотря на наличие разнообразных работ по сое, пока еще не достаточно проводится исследований такого рода. Сдерживающим фактором являются трудности проведения цитологических исследований из-за малых размеров хромосом представителей рода *Glycine*, а также сложность анализа исключительно широкого формообразовательного процесса у межвидовых гибридов сои, не всегда укладывающегося в рамки стандартных менделевских формул расщепления гибридов, тесное сцепление многих благоприятных и отрицательных для селекции признаков (и генов) дикой уссурийской сои.

Появление новых технологий в селекции сои, связанных с расширением генетического разнообразия сортов, в дальнейшем можно ожидать через расширение работ в области отдаленной гибридизации, всестороннем углублении исследований в области молекулярной генетики, цитогенетики, филогении, анатомии, цитоэмбриологии сои, в сравнительной генетике видов рода *Glycine* L. Все это уже произошло в селекции пшеницы, картофеля, хлопчатника, томатов и других культурных растений.

Сравнительное изучение представителей исходных видов и межвидовых гибридов показало, что все изучавшиеся признаки представителей

дикого и культурного видов и гибридов между ними в значительной степени варьируют. Наибольшему варьированию подвержены признаки, определяющие структуру урожая: количество продуктивных кистей и количество бобов на одно растение. Высокая изменчивость признаков у дикого и культурного видов сои сопровождается более высокой их корреляцией. Наряду с существованием стабильных корреляционных зависимостей признаков, возможно изменение направления их взаимосвязи при гибридизации и изменении условий произрастания растений. Фенотипические корреляции признаков у межвидовых гибридов выше, чем у представителей исходных видов.

Оптимальные условия произрастания растений способствуют максимальному проявлению фенотипических корреляций признаков.

Потенциальная урожайность у представителей дикой уссурийской сои и гибридов огромна. Данные биометрического анализа не учитывают долю abortивных цветков (завязей) в период цветения сои, но доказывают актуальность исследования цитоэмбриологии зародышевого мешка сои, анализа причин abortивности и поиск механизмов предотвращения этих процессов.

В процессе расщепления гибридов к F_6 - F_8 происходит постепенная элиминация многих типов окрасок семенной кожуры и возврат к двум основным исходным фенотипам окраски семян представителей родительских форм в комбинациях с другими признаками. Обнаружена значимость учета окраски семян при отборе форм с определенным фенотипом по общему габитусу: близких к дикому виду, культурному виду, прямостоячих, вьющихся. Установлено, что отбор гомозиготных форм с желаемыми признаками в целях практической селекции для бекроссирования целесообразно проводить в 4-м и 5-м поколениях межвидовых гибридов. Эти гибриды, тем не менее, еще содержат отдельные нежелательные гены, определяющие вытянутый тип верхушки стебля, выступающей над основной массой листьев, склонной к завиванию. Хотя такой тип верхушки характерен для многих сортов сои, все же он характеризует малокультурный тип и требует большой дальнейшей работы по проведению возвратного скрещивания. Поэтому отбор высокопродуктивных гибридных форм более целесообразно проводить в F_7 - F_8 , когда появляются рекомбинантные формы, сочетающие любые признаки дикой уссурийской сои со сжатой и полусжатой формой куста и многоцветковой верхушкой стебля.

Процесс развития зародышевого мешка у сои соответствует обычному для двудольных растений типу 8-ядерного зародышевого мешка с некоторыми специфическими особенностями. Зародышевый мешок сои образуется из нижней халазальной клетки тетрады макроспор. Антиподы зародышевого мешка исчезают непосредственно после оплодотворения яйцеклетки. Период от момента опыления до оплодотворения в условиях г. Астрахани составляет от 8 до 9 ч. Процесс оплодотворения происходит

в день опыления около 16–17 ч, когда летний зной спадает. Одновременно с оплодотворением яйцеклетки происходит оплодотворение вторичного центрального ядра и его эквационное деление с образованием эндосперма нуклеарного типа. Цитокинез происходит позже, на шестые – седьмые сутки и эндосперм становится клеточным.

Установлено, что кастрацию цветков сои для скрещивания целесообразно проводить в условиях Астрахани лишь рано утром с 5 до 8:30 ч и частично вечером после 17 ч, когда венчик цветка едва вышел за пределы чашечки. Указанное время необходимо использовать и для проведения опыления, так как пыльца сои в эти периоды наиболее жизнеспособна. Время прорастания пыльцы сои составляет около 40 мин. Пыльца сои способна сохранять сравнительно высокую жизнеспособность при хранении ее в условиях высокой относительной влажности воздуха.

Геномный анализ представителей рода *Glycine* L., проведенный в нашей работе с использованием отдалённой гибридизации, дал дополнительный материал для решения вопроса о степени генетического родства представителей видов *G. max.* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*) и дикорастущей уссурийской сои (*G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack.). Исследуемые виды сои в процессе филогенеза достигли значительной геномной дивергенции. Геномный анализ позволяет установить не только характер дивергенции, но и вносит дополнительные доказательства возникновения исследуемых видов путем авто- и аллополиплоидии. Дикая уссурийская соя *G. soja* как носитель генов старых в филогенетическом отношении признаков является более древним видом. Ее геном, как исходный, можно обозначить A_1 , таким образом, генетическая конституция существовавшего дикого диплоидного предкового вида сои *G. soja* была AA ($2n=20$). Тетраплоиды могли возникнуть путем слияния нередуцированных гамет при самоопылении. Генетическая конституция автотетраплоидных форм *G. soja* $AAAA$ ($2n=40$). Потомки этой предковой формы естественного тетраплоида в процессе дивергенции дали начало близкому и частично гомологичному геному A_1 и тетраплоидной формы: $A_1A_1A_1A_1$. Исходя из приведенных морфобиологических данных, можно предположить, что автотетраплоиды типа $A_1A_1A_1A_1$ возникли значительно позже, но именно от них произошли многочисленные и разнообразные формы *G. max.*, явившиеся исходным материалом для всего разнообразия современных культурных сортов сои. Гибридизация в происхождении представителей *G. max.* с предковыми формами маловероятна (но полностью не исключена), учитывая клейстогамность цветков дикой уссурийской сои.

Возможность искусственной гибридизации между представителями *G. max.* (L.) Merr. и дикорастущей уссурийской сои *G. soja* Sieb. et Zucc. доказывает их филогенетическую близость. Вместе с тем анализ мейоза в микроспорогенезе свидетельствует о значительном генетическом обособлении геномов исследуемых видов рода *Glycine* L. друг от друга, а также

доказывает ведущую роль автополиплоидии в их эволюции. Факты обособления хромосом *G. max* и *G. soja* в мейозе в отдельные группы, цепочки или кольца свидетельствуют о том, что гибриды между представителями *G. max*. (L.) Merr. (или *G. hispida max.*) и дикорастущей уссурийской сои *G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack являются фертильными искусственными амфидиплоидами типа AAA_1A_1 , в профазе I которых происходит преимущественно конъюгация хромосом типа $A+A$ и A_1+A_1 . В случае возникновения бивалентов из наборов хромосом генома $A + A_1$, образуются униваленты. Результатом этого является также снижение фертильности пыльцы гибридов первого и второго поколений и неоднородность пыльцы гибридов по размерам. В следующих поколениях у полиплоидных растений вырабатываются механизмы оптимизации мейоза, контролируемые образованием бивалентов в профазе I мейоза межвидовых гибридов, и жизнеспособность гибридной пыльцы возрастает.

У большинства «ранних» автополиплоидов наблюдаются нарушения в распределении хромосом в мейозе из-за образования мультивалентов. В связи с этим полиплоиды часто имеют пониженную фертильность. Культурная соя *G. max*. (L.) Merr. (или *G. hispida max.*), и дикорастущая уссурийская соя *G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack, имеющие в диплоидном наборе по 40 хромосом, являются стабильными диплоидизованными тетраплоидами. Гибридизация представителей указанных видов и анализ мейоза у них подтверждает эту гипотезу. Обнаруженное нами обособление хромосомных наборов скрещиваемых видов в процессе мейоза у межвидовых гибридов первого поколения, а также конъюгация хромосом внутри каждого из них подтверждают гипотезу о ведущей роли полиплоидии в филогенезе исходных видов. Объединение хромосом в обособленные ассоциации в первом и втором делениях мейоза свидетельствует о том, что они входят в состав наблюдаемых групп целыми отдельными геномами, что нередко наблюдается в мейозе представителей видов, имеющих полиплоидное происхождение. Наблюдаемые картины дают основание полагать, что конъюгация хромосом у межвидовых гибридов сои идет по типу автосиндеза: путем образования бивалентов отдельно каждым родительским видом или путем сочетания автосиндеза с аллосиндезом. При этом среди хромосом генома каждого вида находятся более гомологичные хромосомы, чем хромосомы партнера по скрещиванию. Этот факт является аргументом, подтверждающим гипотезу полиплоидного происхождения каждого из скрещиваемых видов.

Установлено, что до 48,5 % клеток пыльцы у межвидовых гибридов первого поколения было стерильной. Такая пыльца не окрашивалась ацетокаминол, была деформированной, диаметр клеток двудерной пыльцы сильно варьировал от 3 до 39,5 мкм. Во втором поколении количество жизнеспособной пыльцы возросло до 77,3 ÷ 89,5 %. Таким образом, во втором поколении произошла некоторая стабилизация процессов распре-

деления хромосом в мейозе, но значительное варьирование пыльцы по диаметру сохранилось в пределах от 9,6 до 31,2 мкм. Пыльца МВГ F₂ оказалась, в среднем, более мелкой, чем пыльца исходных родительских форм. Пыльца межвидовых гибридов варьировала в пределах: 9,6 ÷ 31,2 мкм, разница между ее максимумом и минимумом составили 21,6 мкм. При этом в выборке преобладала пыльца с диаметром 15,1 ÷ 17,5 мкм. Следовательно, пыльца гибридов и во втором поколении оказалась невыравненной. Около 25,5 % пыльцевых клеток гибридов имели диаметр меньше минимума исходных форм и 7,9 % пыльцевых клеток имели диаметр, превышающий максимальные размеры пыльцы представителей исходных видов, что свидетельствует о наличии нарушений мейоза в процессе микро-спорогенеза и у гибридов F₂. Диаметр пыльцы у других сортов (Амурская 41 и Бельцкая 636) составил, соответственно, 23,3 и 24,5 мкм. При этом пыльца этих сортов сои характеризуется высокой выравненностью. Эта пыльца слабо варьировала по размеру и имела высокую жизнеспособность. Доля «мелкой» пыльцы у дикой уссурийской сои составляет 10,0 %, у сортов: Амурская бурая 57 – 2,4 %, Амурская желтая – 41 0 %, Бельцкая 636 – 2,9 %, у межвидовых гибридов F₂ – от 25,2 до 48,4 %. Образованию «мелкой» пыльцы межвидовых гибридов в F₁-F₂ предшествовало образование (наряду с тетрадами) пентад, гексад, октад и других полиад микроспор. Среди очень крупной пыльцы межвидовых гибридов, диаметр которой варьировал от 26, 4 до 31,2 мкм, на первых этапах ее образования встречается микроядерная пыльца с количеством мелких ядер от 2 до 6, кроме одного основного. Среди макроядер встречаются очень крупные (менее одного процента) с большим числом хромосом, вероятно реституционные ядра.

Сопоставление характера нарушений эмбриональных процессов с нормальным ходом развития позволяют считать, что в целом они носят у межвидовых гибридов сои обратимый характер. Эти отклонения не нарушают резко гомеостаза в системе пыльца – пыльцевая трубка – яйцеклетка – зигота, а также окружающие материнские ткани семяпочки, завязи. Развитие стенки пыльника у межвидовых гибридов сои происходит относительно нормально, аномалий в ее развитии не наблюдается. Основные нарушения касаются деления клеток спорогенной ткани. Нарушения выявляются в мейозе и связаны с отклонениями от обычного механизма его протекания. В метафазе I гибридов отмечается факт циклического (кругового) расположения хромосом. Они расположены в двух группах или цепочках, в которых по 8 бивалентов, 2 бивалента расположены обособленно. Объединение хромосом в две ассоциации сохраняется в ранней анафазе I. Кроме разделившихся бивалентов, в анафазе I видны униваленты в экваториальной плоскости и за пределами веретена. Как правило, униваленты в ранней анафазе у гибридов первого поколения встречались в количестве 4. В диплонеме–диакинезе нами обнаружено 18 четких бивалентов, различающихся по своей длине, и 4

унивалента. В период пахиномы униваленты не отмечались. Есть основания полагать, что они возникают позже, в период диакинеза–метафазы I вследствие преждевременного разрыва хиазм, образующиеся униваленты являются псевдоунивалентами. Уменьшение числа ассоциаций гомологичных хромосом от пахиномы к метафазе I свидетельствует о том, что их генетическая информация различается. В данном случае имеет место генетически индуцированный десинаптический эффект, причиной которого, очевидно, является наличие у скрещиваемых видов неаллельных генных мутаций, возникших в процессе филогенеза и проявление в мейозе возникшей гомеологии хромосом. Все это приводит к снижению фертильности пыльцевых клеток и их значительному полиморфизму.

У представителей рода *Glycine* L. нами установлено существование естественной синхронизации начальных этапов митотического цикла. Это позволило выявить у всех исследованных форм четкие, но отличающиеся своими особенностями генетически детерминированные волнообразные процессы подъема и спада митотической активности в онтогенезе зародышевого корня. Естественная синхронизация начальных этапов митотического цикла позволяет выявить в течение суток три волны митотической активности в клетках апикальной меристемы корня при прорастании семян исследуемых форм сои с исходным моментом полного покоя в 24 ч, с четко выраженной дальнейшей периодичностью. Начиная с 1 ч ночи, к 6 ч нарастает первая максимальная волна митотической активности, вторая к – 12 ч, третья, менее четкая, у разных форм в 18–21 ч. Каждая из исследуемых форм отличается своеобразием волновых процессов по четкости подъема и спада волн митоза, значениям митотических индексов. Апикальная меристема гомозиготных форм гибридов F_6 характеризуется также тремя волнами митоза, превосходящими обе родительские формы по абсолютным значениям митотических индексов. Последняя волна митозов у МВГ достигает максимальных значений позже исходных видов – к 21 ч. В целом ритмы митоза межвидовых гибридов по периодам и абсолютным значениям колебаний ритмов почти повторяют таковые дикорастущего родителя. Особенностью деления клеток меристемы межвидовых гибридов является наследование высокой пролиферативной активности и волнообразности во времени деления клеток меристемы дикой уссурийской сои. Хотя характер кривых суточной пролиферативной активности клеток апикальной меристемы у исследуемых форм сои носит индивидуальный характер, в них есть общие черты. К ним относятся совпадение периодов высокой митотической активности в 12 ч дня и 6 ч утра, снижение общего уровня пролиферативной активности в вечерние часы, прекращение деления клеток к 24 ч и синхронизация клеточных делений в следующем клеточном цикле. Таким образом, наблюдаемая высокая продуктивность и энергия роста у межвидовых гибридов сои связана с генетически детерминированной высокой митотической активностью меристемы, с четкими ритмами митоза, унаследованными от дикорастущей уссурий-

ской сои. Кроме суточных ритмов деления клеток естественная синхронизация зародышевых меристем семян сои инициирует наличие онтогенетических ритмов деления клеток. Гомозиготные формы межвидовых гибридов по своим ритмам митоза повторяют, в основном, таковые дикой уссурийской сои, наследуя высокую пролиферативную активность клеток меристемы и способность к ростовым процессам высокой интенсивности, использование их в практической селекции представляет большой интерес. Приведенные результаты указывают на значительную естественную синхронизацию начальных этапов прорастания исследованных форм сои. Это делает меристемы первичных корней сои удобным объектом для исследования морфологических и биохимических процессов, происходящих при вступлении клеток в митотический цикл, исследования продолжительности митоза, митотического цикла и отдельных его периодов.

Межвидовые гибриды характеризуются более высокой интенсивностью прохождения всех фаз митоза по сравнению с каждым из исходных видов и более кратким временем интерфазы в сравнении с культурными видами сои. Анализ продолжительности митоза и митотического цикла показал, что исследуемые виды сои *Glycine max.* (L.) Mer. и *Glycine soja* Sieb. et Zuck., а также гибриды между ними (F₈) различаются по продолжительности митотического цикла, соответственно: 11:39 ч, 10:39 ч, 10: 23 ч и времени митоза, соответственно, 2 ч, 1 ч 50 мин и 1 ч 27 мин. Гомозиготные формы межвидовых гибридов имеют минимальную продолжительность митоза (1 ч 27 мин). Это определяется более быстрым протеканием всех фаз митоза по сравнению с представителями исходных видов: профазы – 42 мин, метафазы – 20 мин, анафазы – 12 мин, телофазы – 13 мин. Следовательно, межвидовые гибриды F₈ обладают генетически детерминированной потенциально высокой активностью ростовых процессов и могут представлять интерес в качестве доноров этих генов в селекции сои.

В связи с полиплоидным происхождением исследуемых видов сои необходимо дальнейшее изучение причин спонтанной полиплоидизации в центрах происхождения растений рода *Glycine* L. и других родов. А пока основные усилия исследователей направлены на изучение и искусственное получение полиплоидов, стабилизацию их онтогенеза с целью последующего использования их в исследовательских или практических целях. К числу малоисследованных относится проблема специфики воздействия различных доз колхицина, не описаны особенности К-митоза у сои в связи с гипотезой полиплоидного происхождения видов рода *Glycine* L. При анализе препаратов клеток меристемы дикой уссурийской сои и апикальной меристемы корня гибридов сои при воздействии колхицина нами обнаружено значительное число делящихся клеток без митоза. Деление заключалось в образовании многоядерных клеток. При этом в меристеме отмечено резкое снижение доли клеток, находящихся в стадии профазы и метафазы, и как следствие этого процесса резкое снижение митотических

индексов клеток меристемы. Все ядра многоядерных симпластов («микроядра») находились в стадии интерфазы и были меньше по диаметру в 2–5 и более раз, чем ядра одноядерных клеток. Микроядра имели ядрышки. Количество микроядер в клетках-симпластах варьировало от 2 до 13. Частота встречаемости таких клеток на отдельных препаратах достигала 1:10, 1:20. Возможно, гипополиплоидный рост является одной из причин отсутствия хозяйственно ценных форм среди индуцированных полиплоидов сои.

В связи с существованием различных гипотез о происхождении и филогенетических связях культурной и дикорастущей уссурийской сои, а также вовлечением представителей последней в процессы селекции через скрещивания с сортами культурной сои необходимы сведения о наследовании особенностей анатомо-морфологической структуры растения при гибридизации исходных видов. Наряду с полезными признаками дикорастущей сои, гибриды стойко наследуют вьющийся стебель, характерный для представителей дикой уссурийской сои. Весьма актуально изучение закономерностей расположения механических элементов в структуре стебля гибридов, а также анализ степени одревеснения различных анатомических элементов, так как доминирование у гибридов неустойчивой, вьющейся формы стебля создает определенные сложности в селекции. В работе приводятся результаты сравнительного анализа анатомических срезов сформировавшихся растений в фазу начала образования плодов. Исследованию подвергались гибриды третьего поколения, полученные от скрещивания сорта Бельцкая 636, относящегося к славянскому подвиду культурной сои, и дикой уссурийской сои, имеющие устойчивый, прямостоячий стебель в его основании, но вьющийся в средней и верхней частях. Полностью прямостоячих форм среди гибридов третьего и четвертого поколения не было, они появились лишь в седьмом-восьмом поколении. Анатомо-морфологическое исследование показало, что строение стебля гибридных форм в нижней части почти не отличается от анатомии стебля культурного вида ни по мощности залегания основных анатомических элементов, ни по степени их одревеснения. Кольцо ксилемы широкое и непрерывное. По ширине этого слоя гибрид превосходит даже растения культурного вида. Оболочки клеток вторичной ксилемы подвергаются сильному одревеснению. Толщина слоя клеток вторичной ксилемы более чем вдвое превышает слой клеток вторичной флоэмы. Средняя и верхняя части стебля межвидового гибрида по строению ксилемы имеет большое сходство с дикой уссурийской соей. Кольцевое строение вторичной ксилемы нарушается, так как участки паренхимы сердцевинных лучей в области ксилемы почти не одревесневают, как у дикого вида. В древесине преобладают сосуды, крупные по диаметру. Степень одревеснения вторичных лубяных волокон закономерно уменьшается снизу вверх. В нижней части стебля она выражена так же сильно, как у представителей культурного ви-

да сои. В верхней части стебля гибридов вторичные лубяные волокна залегают прерывистыми участками. Таким образом, преобладание элементов ксилемы и других механических элементов над всеми остальными обеспечивает высокую устойчивость, и прямостоячий характер нижней части стебля гибридов ($\text{♀ } G. \text{max.} \times \text{♂ } G. \text{soja}$). Заложение основных анатомических элементов по типу дикого вида, слабое их одревеснение определяет вьющийся характер стебля у гибридов в верхней части. Деятельность камбия в начале периода образования плодов почти полностью прекращается как у исходных форм, так и у гибридов, однако камбий в это время еще сохраняется в виде узкой полоски клеток между ксилемой и флоэмой. Различия формирования анатомической структуры стебля представителей *G. max* и *G. soja* свидетельствуют о значительной степени морфологической дивергенции исследуемых видов сои. Имеющиеся наследуемые различия анатомической структуры стебля обусловлены различием многих генетических локусов.

Существование общих генов и гомологические ряды в наследственной изменчивости, а также достаточно высокая фертильность межвидовых гибридов, создают благоприятные возможности для переноса отдельных ценных признаков от дикой уссурийской сои на сорта культурной сои. Этот процесс возможен не только с применением беккроссирования, но и без него, путем разложения гибридной популяции на отдельные чистые линии с различными комбинациями генов и признаков, начиная с четвертого-восьмого поколений межвидовых гибридов.

Обнаружилась полигенная, более сложная, чем предполагалось ранее, детерминация многих признаков. К F_6 имела место постепенная элиминация многих типов окрасок семенной кожуры и возврат к двум основным исходным фенотипам окраски семян представителей родительских форм в комбинациях с другими признаками. Обнаружена значимость учета окраски семян при отборе форм с определенным фенотипом по общему габитусу: близких к дикому и культурному видам, прямостоячих, вьющихся. Установлено, что отбор гомозиготных форм с желаемыми признаками в целях практической селекции для беккроссирования целесообразно проводить в четвертом и пятом поколениях межвидовых гибридов. Эти гибриды, тем не менее, еще содержат отдельные нежелательные гены, определяющие вытянутый тип верхушки стебля, выступающей над основной массой листьев, склонной к завиванию. Хотя такой тип верхушки характерен для многих сортов сои, всё же он характеризует малокультурный тип и требует большой дальнейшей работы по проведению возвратных скрещиваний. Поэтому отбор высокопродуктивных гибридных форм более целесообразно проводить в F_7 - F_8 , когда появляются рекомбинантные формы, сочетающие любые признаки дикой уссурийской сои вместе со сжатой и полусжатой формой куста и многоцветковой верхушкой стебля.

Таким образом, использование отдалённой гибридизации и анализ

мейоза в микроспорогенезе у межвидовых гибридов сои даёт дополнительные данные для решения вопроса о родстве исследуемых видов рода *Glycine* L. Полученные данные свидетельствуют о значительном обособлении геномов исследуемых видов рода *Glycine* L. друг от друга, а также доказывают ведущую роль автополиплоидии в их эволюции. Факты обособления хромосом *G. max* и *G. soja* в мейозе в отдельные группы, цепочки или кольца свидетельствуют о том, что гибриды между представителями *G. max* (L.) Merr. (или *G. hispida max.*) и дикорастущей уссурийской сои *G. soja* Sieb. et Zucc. или *G. ussuriensis* Reg. et Maack являются фертильными искусственными амфидиплоидами типа AAA_1A_1 , в профазе I которых происходит преимущественно конъюгация хромосом типа $A+A$ и A_1+A_1 . В случае возникновения бивалентов из наборов хромосом генома $A + A_1$, образуются униваленты. Результатом этого является также снижение фертильности пыльцы гибридов первого и второго поколений и неоднородность пыльцы гибридов по размерам. В следующих поколениях у полиплоидных растений вырабатываются механизмы оптимизации мейоза, контролирующие образование бивалентов в профазе I мейоза межвидовых гибридов, и жизнеспособность гибридной пыльцы возрастает.

Существование общих генов и гомологических рядов в наследственной изменчивости, а также достаточно высокая фертильность межвидовых гибридов создают благоприятные возможности для переноса отдельных ценных признаков от дикой уссурийской сои на сорта культурной сои. Этот процесс возможен не только с применением беккроссирования, но и без него, путем разложения гибридной популяции на отдельные чистые линии с различными комбинациями генов (и признаков), начиная с четвертого-восьмого поколений межвидовых гибридов, с целью сохранения и последующего использования в качестве исходного материала для селекции.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- | | | | |
|-----------------------------|-------------|----------------------|---------|
| Абортивная пыльца | 25,106 | Идиограмма хромосом | |
| Автополиплоиды | 108,109,145 | Изменчивость | |
| Автосинdez | 100,102,105 | Интегументы | |
| Адаптационная способность | 6,7 | Интродукция | |
| Аллель | 45-50 | Кариотип | |
| дикий тип | | Конъюгация хромосом | |
| доминантная | | Колхицин | 121-128 |
| рецессивная | | Кроссинговер | 128 |
| Аллополиплоидия | 110,111 | Лептонема (тена) | |
| Амитоз | 128,130 | Локус | |
| Археспориальные клетки | | Мейоз | |
| Амфидиплоиды | | в мегаспорогенезе | |
| Анализ | | в микроспорогенезе | |
| генетический | | первое деление | |
| геномный | | второе деление | |
| Анализирующее скрещивание | | Меристема | |
| Анафаза | | апикальная | |
| митоза | | Метафазная пластинка | |
| I и II мейоза | | с полюса | |
| Антиподы | | с экватора | |
| Асинdez | | Микроспоры | |
| Анэуплоиды | | Микропиле | |
| Банк генетический | | Микроспорогенез | |
| Беккроссы | | Микроспоры | |
| Биваленты | | Нуцеллус | |
| Гаметофит | | Полиморфизм | |
| мужской | | генетический | |
| женский | | Полиплоиды(идия) | |
| Генетическая | | автоплоиды | |
| информация | | аллоплоиды | |
| рекомбинация | | амфидиплоиды | |
| Генетический полиморфизм | | анэуплоиды | |
| Генотип | | Признак | |
| Гетерозигота(ность) | | рецессивный | |
| Генофонд | | доминантный | |
| Гены | | Профаза I, II | |
| аллельные | | мейоза | |
| неаллельные | | Пыльник | |
| сцепленные | | Пыльцевая трубка | |
| эпистатические | | Пыльцевое зерно | |
| ингибиторы | | Расщепление | |
| Гетерозис | | по фенотипу | |
| Гибрид | | по генотипу | |
| Гомозигота(ность) | | Редукционное деление | |
| Гомологичные хромосомы | | Рекомбинация | |
| Диада | | Семяпочка | |
| Диакинез | | Синергиды | |
| Диплонема(тена) | | Скрещивания | |
| Закон(ы) | | межвидовые | |
| гомологических рядов | | Спермии | |
| наследственной изменчивости | | Сцепление | |
| (Н.И. Вавилова) | | генов | |
| Менделя | | Тетрада | |
| единообразия первого | | микроспор | |
| поколения | | макроспор | |
| расщепления | | Хромосомные | |
| Зародышевый мешок | 82-86 | аберрации | |

Библиографический список

1. Абрамова Л.И., Орел Л.И., Орлова И.Н. Руководство по цитологической технике. (Некоторые цитологические методики для селекционно-генетической практики) / Под ред. И.Д. Романова Л., 1971. 30 с.
2. Абрамова Л.И., Орлова И.Н., Вишнякова М.А., Константинова Л.Н., Орел Л.И., Огородникова В.Ф. Методические указания по цитологической и цитозэмбриологической технике (для исследования культурных растений) / Под ред. Л.И. Орел. Л., 1981. 118 с.
3. [Ала А.Я.](#), [Куш Т.Ф.](#) Связь между генами окраски кожурь семян и количественными признаками у межвидовых гибридов сои // Вопросы генетики и микробиологии сои / Отв. за вып. В.А. Тильба. Новосибирск, 1981. С. 60–72.
4. [Ала А.Я.](#) Гибридизация культурной сои с дикой уссурийской // Биология, генетика и микробиология сои. Новосибирск, 1976. С. 65–69.
5. [Ала А.Я.](#) Создание и использование генофонда дикой уссурийской сои в генетических исследованиях / Гл. ред. В.Ф. Кизин. Новосибирск, 1984. 50 с.
6. Александров В.Г., Александрова О.Г. О раздревеснении ксилемы, одревеснении флоэмы в сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника // 25 лет педагогической и общественной работы академика Б.А. Келлера: Сб. М., 1931.
7. Алексеев Е.Б., Губанов И.А., Тихомиров В.Н. Ботаническая номенклатура. М., 1989. 168 с.
8. Алов И.А. К вопросу о соотношении между митозом и амитозом // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1958. № 4. С. 403–407.
9. Алов И.А. Цитофизиология и патология митоза. М., 1972. 209 с.
10. Базилевская Н.А. Соя. Руководство по апробации сельскохозяйственных культур: 2-е изд. М., Л., 1938. Т. 3.
11. Базилевская Н.А., Дагаева В.К. Соя // Культурная флора СССР. М., Л., 1937. Т. 4. Зерновые бобовые / Под общ. руководством акад. Н.И. Вавилова; Под ред. проф. Е.В. Вульф. С. 337–385.
12. Белова Т.А. Изменение морфогенеза растений сои под действием регуляторов роста при ее интродукции в Курской области: Автореф. дис... канд. биол. наук. Курск, 2001. 24 с.
13. Берлянд С.С. Скрещивание географически отдаленных форм сои // Тр. ВНИИ зернового хозяйства и зернобобовых культур. 1938. Вып. 4. С. 17–23.
14. Богданов Ю.Ф., Иорданский А.Б. Радиографическое исследование ядер корневой меристемы прорастающих семян гороха с применением H_3 // Журн. общ. биол. 1964. Т. 25. № 5.
15. Бродский В.Я. Урываева И.В. Клеточная полиплоидия. Пролиферация и дифференцировка. М., 1981. 260 с.
16. Бордаков П.П. Теория корреляции в применении к селекции сои // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 3. 1933. Т. 1. С. 195–225.
17. Брик А.Ф., Сиволап Ю.М. Молекулярно-генетический полиморфизм сои, детектированный ПП ПЦР, SSRP и ISSR // Цитология и генетика. 2001. Т. 35. № 5. С. 3–9.
18. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л., 1987. 256 с.
19. Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 25. С. 109–134.
20. Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции растений. М., Л., 1935. Т. 1. Общая селекция растений. 1043 с.

21. Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М., Л., 1966. 250 с.
22. Ворошилова Г.И. Формирование строения у представителей двух видов сои в онтогенезе: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1965.
23. Ворошилова Г.М. Строение зародыша и проростка у дикой и культурной сои // Вест. ЛГУ. 1964. С. 119.
24. Генералова М.В. Определение временных параметров митотического цикла корневой меристемы *Crepis capillaries* // Генетика. 1969. Вып. 1. С. 48–51.
25. Генетика сои / А.К. Лещенко, В.Г. Михайлов, В.И. Сичкарь и др. // Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые / Под. ред. Т.С. Фадеевой, В.И. Буренина Л., 1990. С. 111–134.
26. Глазко В.И. Генетически детерминированный полиморфизм ферментов у некоторых сортов сои *Glycine max* и дикой сои (*Glycine soja*) // Цитология и генетика. 2000. Т. 34. № 2. С. 77–83.
27. Гриф В.Г. Митотический цикл и функциональная морфология хромосом растений при низких температурах: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Л., 1981. 42 с.
28. Гриф В.Г., Иванов В.Б. Временные параметры митотического цикла у цветковых растений // Цитология. 1975. Т. 17. № 6. С. 694–717.
29. Гриф В.Г. О суточной периодичности митозов в меристеме ячменя // Цитология. 1959. Т. 1. № 2. С. 229–233.
30. [Grif V.G., Machs E.M., Ivanov V.B.](#) CELL CYCLE AND ITS PARAMETERS IN FLOWERING PLANTS // Цитология. 2002. Т. 44. № 10. С. 936–979.
31. Давидович К.А., Берлянд С.С., Хотчинский Н.Н. / Соя (*Soya max. (L) Piper*). К изучению ботанико-морфологических и биологических особенностей в связи с практической селекцией. Вопросы систематики, генетики и селекции сои. // Тр. ин-та северного зернового хозяйства и зернобобовых культур. 1935. Т. 2. С. 5–168.
32. Дорохов Д.Б. Изучение биоразнообразия и генетической структуры популяции дикорастущего вида сои *Glycine soja* Sieb. & Zucc. в Дальневосточном регионе России (03-04-48997) // Инф. бюлл. РФФИ. М., 2003. № 11.
33. Дымина Г.Д., Горовой П.Г., Дейнеко Е.В. и др. Изучение географического распространения, особенностей экологии и генетического разнообразия популяций дикой сои (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) на юге российского Дальнего Востока как элемента исследований по биобезопасности генетически модифицированной сои, устойчивой к гербициду фосфинотрицину // Современные направления борьбы с сорняками с использованием новых классов гербицидов и трансгенных растений, устойчивых к гербицидам. М., 2001. С. 160–164.
34. Енкен В.Б. К познанию эколого-географических таксонов сои // Тр. по прикладной ботанике, генетике, селекции. Сер. 9. 1932. Вып. 17. С. 47–69.
35. Енкен В.Б. Селекция сои на Северокавказском отделении ВИР // Тр. ин-та зернобобовых культур. 1935. Т. 2. С. 192–209.
36. Енкен В.Б. Соя. М., 1959. 622 с.
37. Епифанова О.И. Гормоны и размножение клеток. М., 1965. 244 с.
38. Епифанова О.И., Терских В.В. Метод радиоавтографии в изучении клеточных циклов. М., 1969. 283 с.
39. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск, 2002. 459 с.
40. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971. 331 с.
41. Жуковский П.М. Эволюционные аспекты полиплоидии растений // Полиплоидия и селекция / Ред. Н.В. Турбин и др. Минск, 1972. С. 9–18.
42. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы): В 2 т. М., 2001.

43. Жученко А.А. Роль рекомбинации в эволюции и селекции растений // Генетика. М., 2003. С. 419–467.
44. Зеленцов С.В. (zelentsov@aport.ru) Полиплоидная рекомбинация генома как фактор формообразования у высших растений // Исследовано в России: Эл. журн. <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2002/035.pdf>. С. 357–365.
45. Золотницкий В.Л. Соя на Дальнем Востоке / Под. ред. Е.А. Старостина. Хабаровск, 1962. 247 с.
46. Карпеченко Г.Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. (К проблеме экспериментального видообразования) // Классики советской генетики. Л., 1968. С. 461–511.
47. Клеточный цикл растений в онтогенезе: Сб. научн. ст. Киев, 1988. 204 с.
48. Ковалев А.Г., Обручева Н.А. Характеристика начального этапа сигмоидальной кривой корня // Физиология растений. 1978. Вып. 2. Т. XXIII.
49. Коварский А.Е., Пынзарь С.Л. К вопросу о новом подвиде сои *Soja hispida* subsp. *slavonicum* Kov. et Pynz. // Тез. докл. научн. конф. Кишиневского с.х. института. Кишинев, 1953. С. 14–19.
50. Козак М.Ф. Изменчивость и фенотипические корреляции признаков у дикого и культурного видов сои и межвидовых гибридов // Растительный и животный мир Дальнего Востока. Хабаровск, 1973. С. 148–169.
51. [Козак М.Ф.](#) Митотическая активность и временные параметры митоза и митотического цикла у двух видов сои и межвидовых гибридов // Цитология и генетика. АН Украины. Киев, 1993. Т. 21. С. 18–22.
52. [Козак М.Ф.](#) Наследование окраски семян (в F₁-F₆) у межвидовых гибридов сои // Оптимизация условий возделывания сои в Приамурье. Новосибирск, 1981. С. 84–98.
53. [Козак М.Ф.](#) Наследование окраски семян у межвидовых гибридов сои // Генетика. 1978. Т. 14. № 1. С. 36–43.
54. [Козак М.Ф.](#) Результаты цитогенетических исследований гибридов культурной и дикорастущей сои // Исходный материал, генетика, систематика и селекция зерновых бобовых культур: Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1990. Т. 135. С. 96–100.
55. [Козак М.Ф.](#) Анатомическая и морфологическая структура стебля межвидовых гибридов сои в связи с исследованием филогенетических связей представителей исходных видов рода *Glucine* L. // Естественные науки: Журнал фундаментальных и прикладных исследований. 2003. № 6. С. 34–47.
56. [Козак М.Ф.](#) Генетические особенности межвидовых гибридов сои // Вопросы биологии / Отв. ред. А.П. Нечаев. Хабаровск, 1974. С. 66–72.
57. [Козак М.Ф.](#) Кариотипы дикого и культурного видов сои // Ученые записки ХГПИ. Сер. Естественные науки / Отв. ред. А.П. Нечаев. 1972. Т. 2. С. 104–111.
58. [Козак М.Ф.](#) Межвидовая гибридизация как фактор изменения клеточных циклов // 5 съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. М., 1987. Т. IV. Ч. 4. С. 9–10.
59. [Козак М.Ф.](#) Мейоз в микроспорогенезе у межвидовых гибридов сои // IV съезд общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. Кишинев, 1982.
60. [Козак М.Ф.](#) Митотическая активность и временные параметры митоза и митотического цикла у двух видов сои и межвидовых гибридов // Цитология и генетика. 1993. Т. 27. № 1. С. 18–22.
61. [Козак М.Ф.](#) Наследование анатомических особенностей строения стебля у межвидовых гибридов сои // Растительный и животный мир Дальнего Востока / Отв. ред. А.П. Нечаев. Хабаровск, 1973. С. 132–147.
62. [Козак М.Ф.](#) Сравнительное анатомо-морфологическое исследование строения стебля представителей рода *Glucine* L. и их гибридов // Тез. докл. 11 Междунар. конф. по

- анатомии и морфологии растений. 14–18 октября 2002 г. СПб. 2002. С. 55.
63. [Козак М.Ф.](#) Фенотипические корреляции признаков у представителей двух видов сои и межвидовых гибридов // Бюлл. Московского об-ва испытателей природы. Сер. Общая биол. 1975. С.126–128.
 64. [Козак М.Ф.](#) Характер наследования некоторых признаков у межвидовых гибридов сои // Вопросы биологии / Отв. ред. А.П. Нечаев. Хабаровск, 1974. С. 73–89.
 65. [Козак М.Ф.](#) Циркадные ритмы митоза клеток корневой меристемы двух видов сои и их гибридов // Ученые записки: Мат-лы докл. итог. научн. конф. Астрахань, 1996. Естественные науки. С. 78–89.
 66. [Козак М.Ф.](#) Цитогенетический анализ мейоза в микроспорогенезе у межвидовых гибридов сои // Цитология и генетика. 1986. Т. 20. № 3. С. 206–208.
 67. Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. Л., 1961. 138 с.
 68. Комаров В.Л., Клобукова-Алисова Е.Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л., 1932. Т. 2. 634 с.
 69. Константинов А.В. Мейоз. Мн., 1971.
 70. Коровина О.Н. Методические указания к систематике растений. Л., 1986. 212 с.
 71. Корсаков Н.И. Географические очаги формообразования сои // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1971. Вып. 3. Т. 45.
 72. Корсаков Н.И. Определитель видов и разновидностей сои. Л., 1972. 189 с.
 73. Корсаков Н.И. Соя: Дис... д-ра сельскохозяйственных наук. Л., 1973. 352 с.
 74. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.
 75. Лебедев П.В., Мельникова М.Ф., Уткина И.А. Суточная ритмика митотической активности клеток верхушечной меристемы кормового люпина // Цитология и генетика. 1974. Т. 8. № 3. С. 241–244.
 76. Лещенко А.К., Касаткин Б.В., Хотулев М.И. Соя. М., 1948. 272 с.
 77. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных / Пер. с англ. Д.А. Транковского; Под ред. К.И. Мейера. М., 1954. 440 с.
 78. Международный кодекс ботанической номенклатуры Л., 1980. 284 с.
 79. Методические указания по селекции и семеноводству сои / Сост. Ю.П. Мякушко, Д.В. Лунин., Д.В. Подкина и др. М., 1981. 34 с.
 80. Михайлов Г.В., Травянко Д.А. Наследование окраски кожуры семян у гибридов сои // Цитология и генетика. Киев, 1987. Т. 21. № 6.
 81. Мюнтцинг А. Генетика. Общая и прикладная. М., 1967. 610 с.
 82. Навашин М.С., Чуксанова Н.А. Число хромосом и эволюция // Генетика. 1970. Т. VI. № 4. С. 71–83.
 83. Немилостивая Т.И. Суточный ритм митотической активности клеток листьев гибридного подсолнечника и его исходных форм // Вестник Харьковского ун-та. Харьков, 1982. С.45–47.
 84. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
 85. Петрова Л.Р. Обзор исследований в области анатомии репродуктивных органов покрытосеменных в СССР за последние 10 лет // Ботанический журнал. 1980. Т. 65. № 12. С. 1681–1695.
 86. Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. М., 1978. 265 с.
 87. Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.
 88. Пробатова Н.С. Рудыко Э.Г. Хромосомные числа некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. наук. 1981. Вып. 2. № 10. С. 77–82.
 89. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
 90. Пружин М.К. Белова Т.А. Влияние фитогормонов на динамику ростовых процессов

- у сои в условиях Курской области // Соя и другие зернобобовые культуры Центрального Черноземья. Воронеж, 2001.
91. Пухальский В.А. Цитологические основы наследственности // Генетика. М., 2003. С. 3–65.
 92. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь / Пер. с нем. М., 1967. 607 с.
 93. Ромейс Б. Микроскопическая техника / Пер. с нем. В.Я. Александрова, З.И. Крюковой. М., 1953. С. 57–575.
 94. Савич И.Н. Соевые бобы в Приморье. Владивосток, 1929.
 95. Савич И.Н. О номенклатуре сортов сои // Семеноводство. 1930. Т. 7–8. № 12.
 96. Савченко М.И. О природе плодолистика покрытосеменных растений // Тр. Ботанического института АН СССР. Сер. 7. Морфология и анатомия растений. Л. 1957. Вып. 4
 97. Сапегін Л.О. Вибрані праці. Киев, 1971. С. 183–211.
 98. Седова Т.С. Межвидовая гибридизация культурной и диких видов сои подродов *Glucine* и *Soja* // Генетика. 1982. Т. 18. № 9. С. 1532–1536.
 99. Седова Т.С. Мутантные и гибридные расщепления в потомстве дикорастущей уссурийской сои // Цитология и генетика. 1983. Т. 17. № 5. С. 22–29.
 100. Сеитова А.М., Игнатов А.Н. Супрунова Т.П. и др. Оценка генетического разнообразия дикорастущей сои (*Glucine soja* Sieb. et Zucc.) в Дальневосточном регионе России // Генетика. 2004. Т. 40. № 2. С. 224–231.
 101. Семенов В. И. Мейоз у автотетраплоидов // Цитология и генетика мейоза. М., 1975. С. 263–291.
 102. Сидоров Б.Н. Соколов Н.Н. Вакуленко Н.А. Огородникова А.Р. Блокада веретена и гипополиплоидный рост при колхициновом митозе // Полиплоидия и селекция. М., Л., 1965. С. 109–122.
 103. Симаков И.Н. Биология цветения сои // Вопросы систематики, генетики и селекции сои: Тр. ин-та зернобобовых культур. 1935. Т. 2. С. 235–250.
 104. Синская Е.Н. Об общих закономерностях эколого–географической изменчивости состава популяций дикорастущих и культурных растений // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1964. Т. 36. № 2. С. 3.
 105. Скворцов Б.В. Дикая и культурная соя Восточной Азии // Вестник Маньчжурии. Секц. естественной истории. Харбин. 1927. № 9. С. 35–43.
 106. Смирнова В. А. История, развития зародышевого мешка сои // Вопросы систематики, генетики и селекции сои. М., 1935. С. 252–267.
 107. Соколов В.А. Изучение механизмов гетерозиса: Дис... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1992. 217 с.
 108. Соколова В.Н. Изучение хромосом сои // Цитология и генетика. 1969. № 1. С. 83–86.
 109. Соя // Генетика и селекция сельскохозяйственных растений. Сер. Общая генетика. М., 1978. Т. 5: С. 64–65.
 110. Соя (The Soybean) // Genetics. Breeding. Physiology. Nutrition. Management / Пер. с англ. Под ред. В.Б. Енкена М., 1970. 292 с.
 111. Соя // Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. Крупяные и зерновые бобовые культуры / Общ. ред. А.В. Пухальского. М., 1949. Т. 2. / Ред. .Н.Р. Иванов, М.С. Савицкий. С. 202–317.
 112. Стегний В.Н. Системная реорганизация генома при видообразовании // Проблемы генетики и теории эволюции: Сб. / Ред. В.К. Шумный и А.О. Рувинский. Новосибирск, 1991. С. 242–252.
 113. Стрельчук С.И. Явление обособления геномов у автотетраплоидных форм кукурузы // Цитология и генетика. 1983. 17. № 3. С. 44–48.

114. Сунь Син-Дун. Соя. / Ред. Е.И. Гутман. М., 1958. 248 с.
115. Сухарева Н.Б., Лукина Л.А. Роль аутосиндеза в селекции земляники // Цитология и генетика культурных растений / Отв. ред. проф. Д.Ф. Петров. Новосибирск, 1967. С. 176–183.
116. Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М., 1974. С. 64–80.
117. Теоретические основы селекции растений / Под ред. Н.И. Вавилова. М., Л., 1935. Т. 1. С. 75–128.
118. Теплякова Т.Е. Номенклатурный анализ основных таксономических систем сои культурной (*Glycine max.* (L.) Merr.) // Сб. научн. тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1997. Т. 152. С. 102–110.
119. Троян В.М., Яворская И.П. и др. Естественная синхронизация начальных периодов митотического цикла при прорастании семян гороха // Физиология и биохимия культурных растений. 1975. Вып. 4 (37). Т. 7. С. 372–376.
120. Тупикова Г.П. Соя // Руководство по апробации селекционных сортов важнейших полевых культур. 1929. Вып. 4. С. 159–208.
121. Фадеева Т.С. Проблемы сравнительной генетики растений. 1. Принципы геномного анализа // Генетика. 1966. № 1. С. 12–16.
122. Фадеева Т.С., Иркаева Н.М. Генетические механизмы, определяющие особенности полиплоидов и эволюционное значение полиплоидов // Теоретические и практические проблемы полиплоидии: Сб. М., 1974. С. 104–114.
123. Фадеева Т.С., Соснихина С.П., Иркаева Н.М. Сравнительная генетика растений / Ред. И.П. Дубровская. Л., 1980. 248 с.
124. Фисенко П.П. Изучение принципов подбора родительских форм для гибридизации при селекции сои в Приморском крае: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Л., 1982. 24 с.
125. Хедрик Ф. Генетика популяций / Пер. с англ. А.А. Лушниковой, Н.В. Петровой. М., 2003. 588 с.
126. Хромосомные числа цветковых растений: Атлас. / Сост. З.В. Болховских, В.Г. Гриф Л., 1969. 926 с.
127. Цитология и генетика мейоза. М., 1975. С. 292–311.
128. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111. Вып. 4. С. 499–507.
129. Чугункова Т.В., Дубровная О.В., Шевцов И.А. Динамика митотической активности и временные параметры клеточного цикла корневой меристемы сахарной свеклы // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1988. № 3. С. 84–87.
130. Чуксанова Н.А. Полиплоидия и видообразование у растений // Теоретические и практические проблемы полиплоидии: Сб. М., 1974. С. 64–80.
131. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор рода *Glycine* L. Л., 1981. 42 с.
132. Эллиот Ф. Селекция растений и цитогенетика / Пер. с англ. М., 1961. 447 с.
133. Энциклопедия современного естествознания / Гл. ред. В.И. Сойфер. 2002. Т. 2,8,10.
134. Эсау К. Анатомия растений / Пер. с англ. М., 1969. 554 с.
135. Яндоло Д.С. Об изучении количественных признаков сои // Тр. ин-та зернобобовых культур. М., 1935. Т. 11. С. 284–301.
136. Darlington C.D., Janaki Ammal. Chromosome atlas of flowering Plants. London, 1955.
137. Darlington C.D., Wylie A.P. Chromosome atlas of flowering Plants. London, 1950.
138. Darlington C.D. Meiosis in diploid and tetraploid *Primula sinensis* // J. Genetics. 1931. V. 24. P. 65.
139. Evert R. Analysis of meristematic activity in the root tip of *Melilotus alba* Der // New phyt. 1968. V. 67. P. 641–647.
140. Fucuda Y. Cytogenetically studies on the wild and cultivated Manchurian soybeans //

- Jap. J. Bot. 1933. V. 6. № 5. P. 489–506.
141. Gizlice Z., Carter T.F., Gerig T.M. et al. Genetic relationships within old US sojabeen cultivar groups // *Crop Sci.* 1996. V. 36. P. 743–752.
142. Hadley H. H., Hymowitz T. // *Soybeans: Improvement, production and uses.* American Society of Agronomy. Madison, 1973. P. 97–116.
143. Härz C.C. Über Soja hispida Moench, die rauchhaarige Sojabohne. Charakteristik der Kulturrassen // *Zeeitsch. Der Landw.* 1883.
144. Herman F.J. A revision of the Genus *Glycine* and its immediate allies // *U. S. Dep. Agric. Techn. Bull.* 1962. № 1268. P. 1–79.
145. Howell R.W. *Soybean Physiology* // *The Soybean.* New-York, London, 1963, 1967. P. 99–164.
146. Hymowitz T., Newell C.A. Taxonomy of the genus *Glycine* domestication and uses of soybeans // *Economic Botany.* 1981. № 35 (3). P. 272–288.
147. Hymowitz T., Singh R.J. Taxonomy and speciation // *Soybeans: improvement, production and uses* / Ed. by J.R. Wilcox. Madison, 1987. P. 23–48.
148. Johnson H.W., Bernhard R.L. *Soybean genetics and breeding* / *The Soybean.* New-York, London, 1963, 1967. P. 10–98.
149. Karasawa K. Crossing experiments with *Glycine soja* and *G. ussuriensis* // *Jap. J. Botany.* 1936. V. 8. № 2. P. 113–118.
150. Kawahara E. Studies on the gene analysts of soybeans // *Bull. of the tohoku National agricultural experiment station Morioka. Japan,* 1963. P. 26–79.
151. Kumar H., Yadav B. Stability and maintenance of induced autotetraploids of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) // *Sesame and safflower newsletters.* India, 1990. № 5. P. 75–78.
152. Kurlovich, B.S., Rep'ev S.I., Shchelko L.G. et. al. // *Theoretical basis of plant breeding.* V. III. The gene bank and breeding of grain legumes (lupine, vetch, soja and bean). St. Petersburg, 1995. 438 p.
153. Lechmann Ch.O. Ein Beitrag zur Systematik der Sojabohnen (*Glycine max.* (L.) Merr.) // *Züchter.* 1962. Bd. 32. Hf. 5. S. 229–249.
154. Lence A. Sure la structure et le fonctionnement do point vegetated de *Vicia faba* L. // *Ann. sci. nat., bot.* 1952. № 11. S. 301–339.
155. Martens Ch. O. *Die Gartenbohnen. Irhe Verbreitung, Kultur und Benützung.* Stuttgart, 1860. 92 s.
156. Matsuura H.A. *Bibliographical Monograph on Plant Genetics.* Hokkaido, 1933. P. 100–110.
157. Nagai J. A genetic-physiological study on the formation of anthocyanin and brown pigments in plants // *Jour. Cold. Agric. Imp. Tokyo.* 1921. V. 8. № 1. P. 1–92.
158. Owen F. V., Merchant J. The influence of environmental factors on pigment patterns in varieties of common beans // *J. Agric. Research.* 1928. V. 37. № 7. P. 1.
159. Owen F.V. Inheritance studies in soybeans. 3. Seed coat color and summary of all other Mendelian characters thus far reported // *Genetics.* 1928. V. 13. P. 50–79.
160. Palmer R.G., Heer H.E. // *Soybean Genetics Newsletter.* 1974. № 1. P. 21–26.
161. Piper C.V., Morse W.J. *The soybean.* New-York, 1923.
162. Ramanathan K. Addendum to list of chromosome numbers in economic plants // *Current Science.* 1950. V. 19. № 5. P. 155.
163. Russell P.J. *Genetics.* Boston, Toronto. 1986.
164. Sen N. K., Vidyabhusan R. V. Tetraploid soybeans // *Euphitica.* 1960. № 9. P. 317–322.
165. Sevelkoul R. Distribution of mitotic activity Nathan the shoot of *Elodea canadensis* // *Amer. J. Bot.* 1957. V. 44 № 3. P. 311–317.
166. [Singh, R.J., Hymovitz, T.](#) The genomic relationship between *Glycine max* (L.) Merr. and *G. soja* Sieb. and Zucc. as revealed by pachytene chromosome analysis // [Theoretical and](#)

[Applied Genetics](#) November 1988, Volume 76, [Issue 5](#), pp 705-711

167. Soybean: Improvement, Production, and Uses. Madison, 1973. 300 p.
168. Tang W. T. Chen C. H. Premimiar studies on the hybridization of the cultivated and wild bean [*Glycine max* Merrill. and *G. formosana* (Hosokava)] // *J. Agr. Assoc. China*. 1959. № 28. P. 17–23.
169. Teplyakova, T.E. 1988. [Nemoral floristic complex in Altai]: // *VINITI*, No 5682-B88 [in Russian].
170. Teplyakova T.E. 1997. Nomenclature analysis of the basis taxonomic systems in soya (*Glycine max* (L.) Merr.) // *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant Breed.* 1997. V. 152. P. 111–118.
171. Terao H. Maternal inheritance in the soybean // *Amer. Naturalist*. 1918. V. 52. № 613. P. 51.
172. Ting C. L. Genetic studies on the wild and cultivated soybeans // *J. Amer. Soc. Agron.* 1946. V. 38. № 5. P. 381–393.
173. Tischler G. Die bedeutung der polyploidy für verbreitung der angiosperm // *Engler's Botan. Jahrb.* 1935. P. 1–67.
174. Titu H., Popovici I. Duration of mitotic cycle phases in the radiicula meristem of diploid and tetraploid sugar but (*Beta vulgaris*) // *Rev. Roum Biol. Ser. botany*. 1970. V. 15. № 1. P. 51–56.
175. Verdcourt B. A proposal concerning *Glycine* // *Taxon*. 1966. V. 15. P. 34.
176. Verdcourt B. Studies in the Leguminosae – Papilionoidae for the // *Flora of Tropical East Africa*. *Kew Bull.* 1970. V. 24. P. 235.
177. Weber C. R. Inheritance and interrelation of some agronomic and chemical characters in an interspecific cross in soybeans, *Glycine max*. × *G. ussuriensis* // *Jowa Agro. Exp. St. Res. Bull.* 1950. № 374. P. 767–816.
178. Williams L. F. Inheritance in a species cross in the soybean // *Genetics*. 1948. V. 33. № 1. P. 131–132.
179. Williams L. F. The inheritance of certain black and brown pigments in the soybeans // *Genetics*. 1952. V. 37. № 2. P 208–215.
180. Woodworth G.M. Genetics and breeding in the improvement of the soybean // *Illinois Univ. Agric. Experiment. Statist. Bull.* 1932. V. 384. P. 257.
181. Woodworth G.M. Inheritance of cotyledon, seed coat, and chillum pubescence colors in soybean. *Genetics*. 1921. V. 6 (6). 481–553.
182. Staudt G. Citogenetische Untersuchungen an *Fragaria orientalis* und ihre Bedeutung für Arthildung und Geschlechtes differenzierung in der Gattung *Fragaria* L. // *Z. f. und Abst. U Vererbungslehre*. 1952. V. 84.
183. Cunbie B.G. // *Anatomical studies in the Leguminosae*. 1960. V. 113. P. 1–47.
184. Соя. Генофонд культурных растений. Отв. Ред. Б.С. Курлович, С.И. Репьев. Л. ВИР, 1990.
185. Abe J., Han O.K., Komatsu K. Shirnamoto Y. Assignment of the E4 locus to Soybean classical linkage group 4 // *Soybean Genetics Newsletter*, 2003. Vol. 30 (online).
186. Abtett G.R. Performance and stability of indeterminate and determinate soybean in short-season environments // *Crop Sci.* 1989. Vol. 29. P. 1428-1433.
187. Anoshenko B. Y. Estimation of parental value for varieties used in plant breeding//*Plant Breeding* 1998. Vol. 117 P. 131-137.
188. Bernard R.L. Two genes for time of flowering and maturity in soybeans//*Crop Sci.* 1971. Vol. 11 P. 242-244.
189. Bernard R.L. Two genes affecting stem termination in soybeans // *Crop Sci.* 1972. Vol. 12. P. 235-239.
190. Buzzell R.I., Votdeng H.D. Inheritance of insensitivity of to long day length // *Soybean Gen, News!*. 1980. Vol. 7. P. 26-29.

191. Cober E.R., Madill J., Voldeng H.D. Early tall determinate soybean genotype E1E1e3e3e4e4dt1dt1 sets high bottom pods // *Can. J. Plant Sci.* 2000. Vol. 80. P. 527-531.
192. Cober E.R.t Stewart D.W.t Voldeng H.D. Photoperiod and temperature responses in early-maturing, near-isogenic soybean lines // *Crop Sci.* 2001. Vol. 41i P. 721-727.
193. Cober E.R., Voldeng H.D. E3 and Dt1 linkage // *Soybean Gen. Newsi.* 1996. Vol. 23. P. 56-57.
194. CoberE.R.t Voldeng H.D. Developing of high-protein, high-yielding soybean populations and lines // *Crop Sci*, 2000. Vol. 40. P. 39 — 42.
195. Cober E.R., Voldeng H.D. A new soybean maturity and photoperiod sensitivity locus linked to El and T // *Crop Sci.* 2001. Vol. 41. P. 698-701.
196. Coghlan A. Splittin headache. Monsanto's modified soya beans arc cracking up in the heat. *New Scientist*, 20.11.1999.
197. Conner A. J., Glare T. R., Nap J.-P. The release of genetically modified crops into the environment. Part II: Overview of ecological risk assessment// *Plant J.* 2003. Vol 33 P. 19-46.
198. De Sitva J.t Verhoeyen M.E. Production and characterization of antisense-exogalactanase tomatoes // Report of the demonstration program on food safety evaluation of genetically modified foods as a basis for market introduction. 1998. P. 99-106.
199. Destro D.r Carpentieri Pipoh V.t Kiihl R.A.S., Almeida LA. Pho-Loperiodism and genetic control of the long juvenile period control in soybean: a review // *Crop Breeding and Appl. Biotchnol* 2001. Vol. 1. P 72-92.
200. ElmoreR.W., Roeth F.W., Nelson L.A.t Shapiro C.A.t Klein R.N., Knezevic S.Z.t Martin A Glyphosate-resistant soybean cultivar yields compared with sister lines // *Agron. J.* 2001, Vol. 93, P, 408-412.
201. Elovson R, Continued breeding for adaptation in Swedish soybeans // *Agri hortique genetica*, 1984. Vol. 2.
202. FAO/WHO. Safety aspects of genetically modified foods of plant origin. Report of joint FAO/ WHO expert consultation of foods derived from biotechnology. Geneva, May 23-June 2, 2000. P. 1-37.
203. Guimet J.J., Nakayama F, Varietal responses of soybeans to long day during reproductive growth // *Japan. J. Crop Sci*, 1984. Vol. 53. P. 299-306.
204. Hartung R.C., Specht J.E,t Williams J.H. Modification of soybean plant architecture by genes for stem growth habit and maturity // *Crop Sci.* 1981. Vol. 21. P. 51-56.
205. Martin S.K.St. Selection limits — how close are we? *Soybean Gen. Newsl.* 2001 (online), www.soygenetics.org/articles/sgn2001-003.htm
206. McBlain B.A., Bernard R.L. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybeans//*J. Hered.* 1987, Vol. 78. P. 160- 162.
207. Mikkelsen T.R., Andersen B.t Jorgensen R.B. The risk of crop trans-gene spread // *Nature.* 1996. Vol. 380. P. 31.
208. Motnar S.J., Rai S.t Charette M, Cober E.R. Simple sequence repeats (SSR) markers linked to El, E3, E4, and E7 maturity genes in soybean // *Genome*, 2003. Vol. 46. P. 1024-1036.
209. Nap J.P., Bijvoet J., Stikema W.J. Biosafety of kanamycin-resis-tant transgenic plants // *Transgenic Res.* 1992. Vol. 1. P. 239-249.
210. Nelson R, The inheritance of a branching type in soybean // *Crop Sci.* 1996. VoL 36. P. 1150-1152.
211. Quist D., Chapela I.H. Transgenic DNA introgressed into traditional maize tandraces in Oaxaca, Mexico // *Nature*, 2001, Vol. 414. P. 541-543.
212. Smith et ai Inhibition and effect on ripening of antisense poly-galacturonidase genes in transgenic tomatoes // *Plant Mol. Biol.* 1990. Vol. 14. P. 369-379.

213. Tasma I.M., Shoemaker R. C. Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity (E) loci // *Crop Sci*, 2003, Vol. 43. P. 319-328.
214. University of Kentucky (online) // www.uky.edu, 2002.
215. University of Maryland (online) // www.agnr.umd.edu/users/nrsl/crops/soybeans/200lediblesoybean.pdf, 2001.
216. University of Wisconsin (online) // [corn, agronomy.wisc.edu](http://corn.agronomy.wisc.edu), 2003.
217. Van der Vossen J.M.B.M., Havekes W.A.L.M., Koster O.S., Ten Brink B., Minekus M., Havenaar R., Huisin U Veld J.H.J., Overeem J., Hendriks N., Hofstra H. Development and application of in vitro intestinal tract model for safety evaluation of genetically modified foods // Report of the demonstration programme on food safety evaluation of genetically modified foods as a basis for market introduction, 1998. P. 81-90.
218. Voldeng Я.Л., Guittemette R.J.D., Leonard D.A., Cober E.R. AC Proteus soybean // *Can. J. Plant Sci.* 1996. Vol. 76. P. 153- 154.
219. Voldeng H.D., Cober E.R., Hume D.J., Gillard C., Morrison M.J. Fifty-eight years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada // *Crop Sci*, 1997. Vol. 37. P. 428-431.
220. Yamanaka N., Ninomiya S., Hoshi M., Tsubokura Y., Yano M., Nagamura Y., Sasaki, Harada K. An informative linkage map of soybean reveals QTLs for flowering time, leaflet morphology and regions of segregation distortion // www.dna-res.kazusa.or.jp/8/2/02/htmla, 2002.
221. Yang Q., Wang J, Agronomic traits correlative analysis between interspecific and intraspecific soybean crosses // *Soybean Gen. Newsl.* (online), 2000, 27: www.soygenetics.org/articles/2000/sgn2000-003-htm
222. Ying-qian Q., Keping M, Wei VK, Kequan Я Biosafety status and responses // *Conserving China's biodiversity*, II. Beijing, 1996. P. 182-187.
223. Zhang G., Du W. The effects of daylength on the growth of soybean and the creation of wide-adaptation germplasm // *Soybean Gen. Newst.* (online) 1999, 26: www.soygenetics.org/articles/sgn1999-001.html
224. Фадеева Т.С. Буренин В.И. (ред.). Генетика культурных растений. Л.: Агропромиздат, 1990. — 287 с.
225. Щелко Л.Г. Соя // *Генофонд и селекция зерновых бобовых культур*. СПб: ВИР - 1995, С. 196-305,

МАРГАРИТА ФЕДОРОВНА КОЗАК

**Вопросы эволюционной морфологии
и цитогенетики сои**

Монография

*Редактор С.Н. Лычагина
Компьютерная правка Н.П. Туркиной
Компьютерная верстка Е.Н. Францевой*

Ризография. Уч.-изд. л. 11,0. Усл. печ. 10,2.
Формат 60x84. Заказ № 533. Тираж 500 экз. (Первый завод 50 экз.)

Издательский дом «Астраханский университет»
414056, г. Астрахань, ул. Татищева, 20
факс (8512) 25-17-18, тел. (8512) 54-01-87, 54-01-89;
E-mail: asupress@yandex.ru

