

633.34

A 45

А. Я. АЛА, В. А. ТИЛЬБА

СОЯ:

генетические методы селекции

G. max (L.) Merr. x *G. soja*

С. Вильямс, 2005

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ СОИ

А.Я. АЛА, В.А. ТИЛЬБА

СОЯ:
генетические методы селекции
G. max (L.) Merr. x G. soja

Благовещенск, 2005

УДК 633.853.52:631.52

Ала А.Я., Тильба В.А. Соя: генетические методы селекции *G. max* (L.) Merr. x *G. soja*. - Благовещенск: ПКИ «Зея», 2005. - 128 с.

Книга написана известными российскими учеными доктором сельскохозяйственных наук А.Я. Ала и доктором биологических наук, академиком РАСХН В.А. Тильба.

В книге с позиции генетики рассматриваются вопросы селекционного процесса сои при межвидовой гибридизации. Описан разработанный способ получения в F₁ культурного типа растений и изучена передача наследственной информации от родителей к потомкам по хозяйственно-ценным и морфологическим признакам. Открыто и описано два новых гена *Cu* и *Wi*, детерминирующие культурный и дикий тип растений соответственно у межвидовых гибридов.

Особое внимание уделено генетическим ресурсам дикого вида *G. soja* и созданию генетической коллекции культурного вида.

Книга рассчитана на широкий круг специалистов, интересующихся вопросами генофонда, генетики, селекции, семеноведения и семеноводства.

Рецензенты: Тарасенко Н.Д., д.б.н., Шиндин И.М., д.с.-х.н.

© А.Я. Ала, В.А. Тильба, 2005

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. СИСТЕМАТИКА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОИ.....	5
1.1. Систематика рода <i>Glycine</i>	5
1.2. Происхождение культурной сои.....	9
2. СОЗДАНИЕ И ИЗУЧЕНИЕ ГЕНОФОНДА ДИКОЙ И КУЛЬТУРНОЙ СОИ.....	9
2.1. Мобилизация генофонда дикой сои <i>G. soja</i>	10
2.1.1. Специфические проблемы генофонда.....	11
2.1.2. Интродукция и сохранение генофонда.....	12
2.1.3. Характеристика генофонда дикой сои по хозяйственно-ценным признакам.....	14
2.1.4. Создание экспериментальной модели происхождения культурной сои <i>G. max</i> из дикой <i>G. soja</i>	31
2.1.5. Характеристика генофонда дикой сои по морфологическим признакам.....	34
2.2. Мобилизация генетической коллекции культурной сои <i>G. max</i>	35
3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ.....	37
3.1. Изменчивость и наследование количественных признаков у межвидовых гибридов.....	40
3.2. Связь между генами, контролирующими окраску кожуры семян, с количественными признаками в F_5 - F_7 <i>G. max</i> x <i>G. soja</i>	64
3.3. Корреляция между признаками в F_5 , F_7 <i>G. max</i> x <i>G. soja</i>	70
3.4. Характеристика гибридов F_2 - F_4 после однократного беккроссирования.....	72
3.5. Изменчивость, наследуемость и отбор в популяциях, F_3 , F_4 после двукратного беккроссирования.....	76
3.5.1. Изменчивость, наследуемость и отбор в F_3 BC_2	76
3.5.2. Изменчивость в популяциях F_4 BC_2	77
3.6. Получение межвидовых гибридов <i>G. max</i> x <i>G. soja</i> с культурным типом роста.....	80
3.6.1. Наследование типа роста в F_1 <i>G. max</i> x <i>G. soja</i>	83
3.6.2. Наследование морфологических и хозяйственно-ценных признаков в F_1 <i>G. max</i> x <i>G. soja</i>	87
3.6.3. Наследование морфологических и количественных признаков в F_2 - F_3 <i>G. max</i> x <i>G. soja</i>	89
3.6.4. Характеристика межвидовых гибридов по хозяйственно-ценным признакам.....	101
3.6.5. Беккроссирование межвидовых гибридов формами дикой сои (интрогрессивная гибридизация).....	105
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	108
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	110
ПРИЛОЖЕНИЕ	118

ВВЕДЕНИЕ

Значение исходного материала для селекции общеизвестно. Еще в 1934 г. Н.И. Вавилов писал, что успех селекционной работы зависит, прежде всего, от генетического разнообразия исходного материала.

Следует заметить, что ареал сои *G. soja* (Амурская область, Хабаровский и Приморский края) совпадает с ареалом культурной сои, так как до сих пор Дальневосточный регион является основным производителем сои в Российской Федерации. Данное явление обуславливает возможность естественного и искусственного отбора хозяйственно-ценных и морфологических признаков и адаптивных генных комплексов.

Местные формы дикой сои *G. soja* представляют большую ценность и не имеют аналогов в других странах, так как они прошли длительную эволюцию в дальневосточном почвенно-климатическом регионе. В Зейском, Серышевском, Шимановском районах северного ареала дикой сои Амурской области сосредоточены оригинальные реликтовые формы, сочетающие в геноме высокую продуктивность, повышенное содержание белка в семенах (45-50%) с исключительной скороспелостью (80-90 дней). В центральной зоне Амурской области в Ивановском, Благовещенском и др. районах произрастают исключительно высокопродуктивные формы. Так из Благовещенского района была интродуцирована форма, которая по массе семян одного растения превысила сорт сои ВНИИС-1, используемый в качестве стандарта, на 300%. В южной зоне Амурской области встречаются длинностебельные, высокопродуктивные, с повышенным содержанием белка в семенах формы с большим числом боковых ветвей. Все формы дикой сои адаптированы к местным почвенно-климатическим условиям. В настоящее время мы в значительной степени знаем, где искать ценные формы культурных сороричей. За три десятилетия работы института (1972-2004 гг.) были проведены активные поиски по привлечению отечественных (амурских) геноресурсов дикой сои, их изучение и использование в качестве исходного материала и разработки генетических методов межвидовой гибридизации для адаптивной селекции. Во ВНИИ сои создан генофонд диких форм по хозяйственно-ценным и морфологическим признакам, насчитывающий на 1 января 2005 г. 1500 образцов.

Изучение и использование генофонда дикой сои позволило разработать способы получения и отбора межвидовых гибридов, не имеющих аналогов в мире, так как в F_1 трансформируются не только растения промежуточного и дикого, но и культурного типа развития.

Анализируя передачу наследственной информации от родителей к потомкам при межвидовой гибридизации, мы, во-первых, использовали методологию Менделя, т.е. современный генетический (гибридологический) анализ признаков и их генный контроль. И второе, глубокий исторический анализ по проблеме межвидовой (отдаленной) гибридизации, где предшественники терпели неудачу. Известно, что предшественники Менделя при анализе передачи наследственной информации обращали основное внимание на растения в целом у родителей и потомков. Однако следует заметить, что Мендель не смог объяснить наследование признаков при межвидовой гибридизации.

Суть нашего анализа — это синтез менделизма и предшественников Менделя (Дарвин, Нэгели, Кельрейтер и др.), или гибридологический анализ как

отдельных признаков, так и селекционный анализ индивидуальных растений, линии по типу роста, развития и т.д. Анализ действия отдельных генов и отдельных генотипов в F_1 , F_2 и в дальнейших поколениях - обязательное условие при установлении закономерностей передачи наследственной информации от родителей к потомкам при межвидовой гибридизации (или отдаленной гибридизации). Синтез двух методологий позволил установить общие закономерности передачи наследственной информации при межвидовой гибридизации, которые существенно отличаются от внутривидовой, т.е. от менделизма.

Освоение технологии селекционного процесса при межвидовой гибридизации позволит ускорить «осеверение» соеводства России, так как расширится ареал культурной сои. Кроме того, внедрение сортов сои, имеющих в геноме адаптивные гены дикой сои, создаст растениеводство, устойчивое к экстремальным условиям внешней среды. Внедрение соеводства в новые регионы России мы видим посредством сортов с участием дикой сои.

Соя - одна из ценнейших технических культур. Семена сои содержат много масла, которое легко рафинируется, гидрогенизируется и дает жидкие и твердые высококачественные пищевые, а также технические масла. Масло сои состоит на 94-95% из нерастворимых глицеридов жирных кислот, из них ненасыщенных 80-94 и насыщенных 6-20%. Ненасыщенная часть состоит из кислот: линолевой - 50-64% всего жира, олеиновой - 20-36 и линоленовой - 2-3%. Насыщенные кислоты представлены: пальмитиновой - 4-11%, стеариновой - 3-7, арахиновой - 0,4-1 и лигноцериновой - 0,1% (Золотницкий В.А., 1962).

Соевое масло используется и для изготовления различных пластмасс, заменителей каучука и резины.

В пищевой промышленности из сои изготавливают хлеб и хлебобулочные изделия, молоко и молочные продукты, кондитерские изделия, различного рода напитки, пищевое масло, маргарин, сливочное масло и т.д. (Мякушко Ю.П., 1983).

Изучение генофонда местных форм дикой сои позволило нам выделить генотипы с отношением белковых веществ к небелковым как 1:0,9.

Высоко и агротехническое значение сои. Являясь азотфиксирующей культурой и обладая активной усвояющей способностью корней, она использует малодоступные и труднорастворимые для злаков минеральные соединения не только из пахотного слоя, но и из более глубоких горизонтов почвы. Оставляя 150-200 кг азота на 1 га, соя является хорошим предшественником для многих культур (Кеферов К.Н., 1982).

1. СИСТЕМАТИКА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОИ

1.1. Систематика рода *Glycine*

Соя относится к отделу Magnoliophyta (Angiospermae), классу Magnoliata (Dicotyledonea), подклассу Rosidae, подряду Fabales Nakai, семейству Fabaceae Lindley (Papilionaceae Giseke), роду *Glycine* L. (Тахтаджян А. Л., 1966).

У рода *Glycine* бурная история систематики. Исследования гербарных образцов, цитологические и морфологические анализы живых коллекционных

форм, дополненные химико-систематическими исследованиями, привели к необходимости ревизии рода.

В таксономии сои произошли крупные изменения. В 1962 г. в США была опубликована монография F. Hermann, согласно которой род *Glycine* дифференцирован на три подрода: *Leptocyamus*, *Glycine* и *Soja*. Если прежде род *Glycine* объединял более 40 видов, то после ревизии он содержит только 10 видов (Жуковский П.М., 1971).

Географическое распространение и число хромосом видов рода *Glycine* (по Hermann F., 1962)

Подрод *Leptocyamus*

<i>G. clandestine</i> Wendl.	40	Австралия, Океания
<i>G. falcata</i> Benth.	40	Австралия
<i>G. latrobeana</i> (Meissn.) Benth.	40	Австралия
<i>G. canescens</i> F. Herm.	40	Австралия
<i>G. tabacina</i> (Labill) Benth.	80	Австралия, Китай, Океания
<i>G. tomentella</i> Hayata.	40, 80	Австралия, Филиппины, Китай

Подрод *Glycine*

<i>G. petitiانا</i> Verdc.	22, 44	Кения, Танзания, Замбия
<i>G. javanica</i> Verdc.	22, 44	Центральная Африка

Подрод *Soja*

<i>G. ussuriensis</i> Reg. and Maack	40	Китай, Япония; Корея, Россия
<i>G. max</i> (L.) Merr.	40	В культуре

В. Вердкорт предложил, что *G. soja* - законное название для дикой сои, поскольку она описана в 1846 г. Siebold and Zuccarini как новый вид, а не основывается на линнеевской *Dolichos soja*, как считалось ранее. *G. soja* поэтому вновь сменило название *G. ussuriensis*, которое с 1861 г. обычно употреблялось для дикой сои (Verdcourt V., 1966, 1970).

Н.И. Корсаков (1973) в классификации Германа дикую и культурную сою предложил объединить в один вид *G. soja*. Он рассматривал дикую сою как один из подвидов вида, объясняя это единым первичным ареалом их происхождения, одинаковостью спектров иммуноэлектрофореграмм белков семян. Однако следует заметить, что современные систематики не разделяют точку зрения Н.И. Корсакова (Hymowitz T., Newell S., 1981 и др.).

Если вид определить как обособившуюся в процессе эволюции систему клонов или популяций, объединенную общими признаками (морфологическими, экологическими, биохимическими, генетическими, цитологическими и другими), общим происхождением и общим географическим ареалом и достаточно четко отделенную от близких видов

как совокупностью своих признаков, так и различными (у разных видов разными) изолирующими барьерами (Dobzhansky T., 1937; Mayr E., 1963; Grant V., 1977; Тахтаджян А., 1984; Грант Б., 1984), тогда против концепции Н.И. Корсакова можно сделать следующие основные возражения.

Сравнительный анализ признаков культурной и дикой сои (масса 1000 семян, масса кожуры семян, диаметр стебля и др.) показывает, что у культурной сои они в среднем от 7 до 20 раз превышают дикую (Ала А.Я., 1984). Кроме этого, в природных популяциях исключается гибридизация дикой сои с культурной, так как последняя в природных условиях существовать не может из-за наличия рецессивных генов, контролирующих структуру кожуры семян, действие которых направлено в противоположную сторону по сохранению вида. G.max поддерживается человеком в условиях культуры. При скрещивании G.max с G.soja в ряде комбинаций в первом поколении была обнаружена 50%-ная стерильность (Williams L., 1946), что позволило сделать вывод о генетических различиях двух видов. Морфологический и цитогенетический анализы у культурной и дикой сои позволили высказать предположение о том, что G.max и G.soja - два самостоятельных вида (Hadley H., Hymowitz T., 1976).

Показано, что гибриды F_1 G.max x G.soja имели нарушенный мейоз. Это свидетельствует о том, что хромосомы этих видов различаются по двум или большему числу парацентрических инверсий. Часто при первом делении наблюдались отставшие биваленты, хромосомы которых не были способны двигаться к различным полюсам клетки (Ahmad Q., Britten E., Byth D., 1977, 1979). Эти результаты свидетельствуют о том, что G.max и G.soja являются двумя разными видами.

Последние данные по анализу содержания ДНК у 32 сортообразцов культурной сои из различных стран и 31 формы дикой, интродуцированных из Японии, Китая, Кореи и СССР, позволили сделать заключение о существенных различиях у G.max и G.soja (Jamamoto K., Nagato G., 1984).

При анализе больших выборок F_2 у межвидовых гибридов по генам W_1 и w_1 , T и t мы обнаружили появление отклонений от ожидаемого расщепления 3:1. Данное явление указывает, что виды G.max и G.soja по структуре хромосом негомологичны.

Вовлечение диких видов в селекционный процесс поможет избежать генетического однообразия у современных сортов (Luedders V.D., 1977; Седова Т.С., 1986). Установлено, что дикие виды несут ряд полезных свойств: засухо- и жароустойчивость, солеустойчивость, нечувствительность к длине дня (Marschall D.R., Вгопе R., 1981), устойчивость к настоящей мучнистой росе (Newell C.A., Hymowitz T., 1975), грибным болезням (Жуковская С.А., Седова Т.С., 1981) и вирусу мозаики сои (Рейфман В.Г., Седова Т.С., Андреева И.В., 1984). В связи с этим изучение систематики рода сои имеет не только большое теоретическое, но и практическое значение.

Согласно последним данным, род сои *Glycine L.* насчитывает девять видов, входящих в два подрода: Soja (Moench) F. Herm. и *Glycine Willd.* Soja включает культурную сою G.max (L.) Merr. и её дикого предка - G.soja Sieb. et. Zucc, произрастающего в России (Амурская область, Хабаровский

и Приморский края), Китае, Японии, на полуострове Корея и на о. Тайвань. В *Glycine* Willd входят семь многолетних видов, распространенные преимущественно в Австралии (Newell С.А., Нумовитз Т., 1908).

Современное состояние рода *Glycine*
(по Нумовитз Т., Newell С.А., 1981; Newell С.А., Нумовитз Т., 1982)

Виды	Число хромосом	Распространение
Подрод <i>Glycine</i> Willd		
<i>G. clandestine</i> Wendl.	40	Австралия
<i>G. falcata</i> Benth.	40	Австралия
<i>G. latifolia</i> (Benth.) Newell, Нумовитз	40	Австралия
<i>G. latifolia</i> (Meissn.) Benth.	40	Австралия
<i>G. canescens</i> F. Herm.	40	Австралия
<i>G. tabacina</i> (Labill.) Benth.	40, 80	Австралия, Китай, о. Риу-киу, о-ва Тихого океана
<i>G. tomentella</i> Hayata	38, 40, 78, 80	Австралия, Китай, Филиппины, Новая Гвинея
Подрод <i>Soja</i> (Moenh.) F. J. Herm.		
<i>G. soja</i> Sieb. et. Zucc.	40	Китай, Тайвань, Япония, Корея, Россия
<i>G. max</i> (L.) Merr.	40	В культуре

Российскими исследователями Б.В. Скворцовым, В.А. Золотницким, В.Б. Енкеным, Н.И. Корсаковым и др. предложен ряд классификаций сои. Излагается систематика вида культурной сои, основанная на биологических и морфологических признаках растений (Мякушко Ю.П., 1984).

Классификация культурной сои В.Б. Енкена (1959), дополненная С.Г. Тедорадзе (1966) и Н.И. Корсаковым (1973), наиболее полно отражает морфологические, биологические, физиологические особенности культуры и дает возможность использовать её для селекции и семеноводства. В.Б. Енкен (1959) при изучении мирового генофонда культурную сою разделил на пять географо-экологических подвидов (индийский, китайский, маньчжурский, корейский и славянский).

Генетический анализ изменчивости, наследуемости морфологических, биохимических, биологических и хозяйственно-ценных признаков в F_1 - F_4 *G.max* x *G.soja*, а также литературный анализ вопроса указывают на то, что *G.max* и *G.soja* являются двумя самостоятельными видами сои.

1.2. Происхождение культурной сои

Н.И. Вавилов (1926), В.Б. Енкен (1959) родиной культурной сои считали Юго-Восточную Азию. Вся её история связана с Китаем, Кореей, Японией. Соя была одной из основных полевых культур Китая более 4000 лет тому назад. Здесь сосредоточено огромное разнообразие аборигенных сортов, имеются примитивные, с признаками дикарей, выющиеся культурные формы, здесь же распространен и родственный сорный вид *G.gracilis* и дикорастущий родич *G.soja*.

Исторически и географически считается, что восточная часть Северного Китая является районом, где впервые появилась соя как культурное растение, примерно в II в. до н.э. Позже северо-восточный Китай стал вторичным центром зародышевой плазмы (Нумовитц Т., Newell С.А., 1977).

В литературе широко распространено мнение, что возделываемая соя *G.max* произошла от дикорастущей *G.soja*.

У. Фукуда (Fucuda Y., 1933) на основе генетических и цитологических данных высказал предположение, что культурная соя могла произойти от дикарей. Карасава (Karasawa K., 1936) при изучении гибридов культурной сои с дикой пришел к выводу, что культурная могла произойти от дикой посредством накопления качественных и количественных изменений, обусловленных генными мутациями.

В.Б. Енкен (1959) считал, что основной ареал происхождения культурной сои, давшей наибольшее разнообразие возделываемых форм, находится в Китае, что культурная соя могла возникнуть вероятнее всего там, где были сосредоточены наиболее древние очаги земледелия прокитайского населения и где, вместе с тем, произрастает дикорастущая, которая является предком культурной.

Согласно А. Декандолю (по Енкену В.Б., 1959), культурная соя впервые в весьма отдаленную эпоху могла возникнуть в Южной Японии и южной части Индокитая в результате возделывания дикорастущей сои.

К.А. Давидович (по Енкену В.Б., 1959) с соавторами, довольно подробно разбирая вопрос о происхождении культурной сои, считал Индию её родиной или одной из стран, где соя вошла в культуру, быть может, одновременно с Китаем.

Генетический анализ изменчивости, наследуемости морфологических, биохимических и хозяйственно ценных признаков F_1 - F_4 , а также гибридологический анализ межвидовых гибридов указывают на неправомерность объединения *G.max* и *G.soja* в один вид.

Анализ литературного обзора свидетельствует о том, что культурная соя *G. max* могла произойти от дикой *G. soja*, хотя экспериментально это не установлено.

2. СОЗДАНИЕ И ИЗУЧЕНИЕ ГЕНОФОНДА ДИКОЙ И КУЛЬТУРНОЙ СОИ

Н.И. Вавиловым (1966) установлено, что для планомерной и крупномасштабной работы по мобилизации мировых геноресурсов культурных

растений и дикорастущих родичей в интродукционно-селекционных целях требуется сильная «поисковая система», в качестве которой выступала и поныне отчасти продолжает выступать его теория генцентров.

2.1. Мобилизация генофонда дикой сои *G. soja*

Перевод в культуру диких растений является неизбежным моментом в истории развития земледелия. С древних времен и до настоящих дней состав культурной флоры периодически обогащался введением в культуру новых диких видов растений (Купцов А.И., 1971).

Проблема сохранения генофонда существующих видов растений входит в общую проблему охраны живой природы во всем его многообразии.

Идею создания коллекции семян — генного банка — различных сортов культурных растений и их диких сородичей высказал еще в 20-е годы XX в. и впервые в гигантском масштабе осуществил в нашей стране Н.И. Вавилов во Всесоюзном НИИ растениеводства.

Территория Амурской области, Приморского и Хабаровского краев России является одним из основных центров генетического разнообразия диких родичей культурной сои.

Целесообразность широкого использования дикой сои в генетико-селекционных исследованиях, на наш взгляд, обусловлена следующими причинами (Ала А.Я., 1978, 1984).

1. Необходимость создания сортов с повышенным содержанием белка в семенах с улучшенным качеством.

2. Интрогрессия генов в культурные сорта с повышенной устойчивостью к неблагоприятным факторам климата (холодостойкость, скороспелость и т.д.).

3. Введение в культуру новых доминантных генов, обуславливающих, как правило, экологическую пластичность, высокий гомеостаз, устойчивость к болезням и вредителям и т.д.

Дикая соя *G. soja* - синоним уссурийская *G. ussuriensis* (рисунок 1) — единственное однолетнее растение ($2n=40$) из рода *Glycine*, растущее в диком состоянии на Дальнем Востоке России. Стебли очень тонкие, вьющиеся, поднимающиеся по опоре, как лиана, или стелющиеся, 0,5-3 м высотой, весьма ветвистые, ветвление начинается у самой земли, главный стебель и ветви почти по всей длине одинаковой толщины (Енкен В.Б., 1959). Окраска венчика цветка фиолетовая, окраска опушения растений рыжая, окраска кожуры семян темно-умбровая (Ала А.Я., 1982). Масса 1000 семян варьирует от 15 до 50 г, масса кожуры составляет 20-25% от массы семян при 6-7% у культурной сои (Ала А.Я., 1977). Форма семян колеблется от овально-удлиненных до овально-плоских, иногда встречаются угловатые.

Первичный генцентр: Дальний Восток России (Амурская область, Приморский и Хабаровский края), Китай, Монголия, Корея, Япония, Вьетнам, остров Тайвань (Золотницкий В.А., 1962; Жуковский П.М., 1971; Корсаков Н.И., 1973; Ала А.Я., 1977, 1984).



Рисунок 1.
Дикая соя *G. soja*

2.1.1. Специфические проблемы генофонда

Концентрация и специализация сельскохозяйственного производства ставят перед генетической наукой ряд новых проблем, связанных с ускорением селекционного процесса выведения новых высокопродуктивных, адаптивных к различным экологическим условиям сортов, отвечающих требованиям промышленной технологии.

Улучшение существующих сортов или создание новых с большей потенциальной урожайностью возможно только при наличии богатого наследственного разнообразия в исходном материале и его систематическом изучении. А между тем известно, что в современных условиях старый, веками формировавшийся генофонд исчезает и чрезвычайно важно сохранить его, причем сохранить не отдельные особи дикого вида, а популяции для всего комплекса эколого-географических условий. Лишь в таком виде мы сбережем на Земле не только все многообразие видов, но и многообразие генов, которое содержит в себе; ценнейшие итоги приспособительной эволюции (Дубинин Н.П., 1981).

Используя такие гены, можно решать важнейшую задачу селекционного процесса, связанную с генетической адаптацией сортов к условиям региона, что заметно устранил зависимость урожая от изменений климатических и других условий.

Большими резервами изменчивости и адаптивности обладают дикие

популяции, что и объясняет их высокую приспособленность к неблагоприятным условиям окружающей среды. В противоположность естественным популяциям интенсивные сорта отличаются исключительной однородностью, а это приводит к ограничению их адаптивного потенциала.

В настоящее время установлено, что дикие виды по белковым фракциям более полиморфны по сравнению с культурными видами (Созинов А.А., 1985), что сопряжено, возможно, с высокой адаптивностью растений-дикарей.

Проблема генофонда дикой сои включает такие аспекты, как сбор, изучение, сохранение и использование в генетико-селекционных исследованиях.

2.1.2. Интродукция и сохранение генофонда

Учение об исходном материале Н.И. Вавилов (1926, 1966) рассматривал в качестве центрального вопроса генетических основ селекции растений. Разработанная им программа мировых генетических ресурсов ознаменовала новую эру современной селекции растений.

Культурная флора большинства стран, в том числе и России, характеризуется бедным видовым составом, в то время как в мировой флоре существует более 3000 видов культурных растений и свыше 7500 видов полезных дикорастущих растений, перспективных для обогащения культурной флоры (Агаев М.Г., 2001).

Генетическая однородность сортов и сужение их генетической основы приводит к значительным потерям вследствие гибели посевов от болезней, поражений вредителями, неблагоприятных условий выращивания. Использование экзотической зародышевой плазмы с желательными хозяйственными признаками в селекционных программах по улучшению сои может способствовать скорейшему выведению высокопродуктивных сортов. В селекции сои экзотическая зародышевая плазма с целью повышения продуктивности используется в двойных, тройных скрещиваниях с последующим отбором (Bernard R.L., 1973).

Проблема генофонда в последние годы выдвинулась в одну из ведущих мировых проблем, связанных с интенсификацией сельскохозяйственного производства и наиболее полным удовлетворением человечества в продуктах питания, улучшением биологической среды человека и удовлетворением его духовных потребностей (Брежнев Д.Д., 1981).

В современный период актуальность проблемы мобилизации генофонда как культурных, так и дикорастущих растений не только снижается, а наоборот резко возрастает. Это связано, с одной стороны, с ростом потребностей целого ряда важнейших прикладных наук, таких как селекция, интродукция, конструктивная экология и др., в новом фитогенофонде в качестве исходного материала, а с другой стороны, с резкой интенсификацией процессов эрозии генетического разнообразия и вымирания видов растений — основных носителей генофонда (Агаев М.Г., 2001).

Успех селекционной работы, как известно, определяется в значительной

мере исходным материалом. Местный материал, подвергшийся длительному действию естественного отбора и приспособленный для тех или иных условий, конечно, представляет большую ценность, и он должен быть всемерно использован для селекции. С него надо начинать селекционную работу (Вавилов Н.И., 1966).

В 1985 г. сделан критический анализ проблемы интродукции растений, в которой сделана попытка осмыслить ее с позиции современной генетики (Тарасенко Н.Д., 1985).

Для современной селекции растений характерен целый ряд особенностей. По многим сельскохозяйственным культурам созданы сорта, включающие в свою генетическую структуру все лучшее, что имеется в генофонде возделываемых видов. Их дальнейшее улучшение требует значительных усилий. Прогресс возможен при расширении методологических возможностей селекционеров за счет новейших методов отдаленной гибридизации, трансгенеза, ускоренной гомозиготизации гибридных потомств и т.д.

С целью создания генофонда во ВНИИ сои с 1971 г. ежегодно осуществляются экспедиции в районы Дальнего Востока для сбора дикой сои.

Генофонд создается с учетом потребностей селекции. Исследователь, изучающий генетические ресурсы растений, должен предвидеть модель сорта на перспективу. Для этого ему нужны различные формы. Кроме того, многолетний опыт по интродукции показывает, что часто дикие формы в естественных условиях по хозяйственно ценным признакам не проявляют каких-либо различий. Однако при выращивании в условиях культуры они могут существенно различаться по продуктивности, длине стебля, числу ветвей и т.д. При селекции на химический состав семян невозможно предвидеть отбираемую форму с тем или иным выражением среднего значения признака.

Морфологические признаки у диких форм сои, как правило, контролируются доминантными генами. Поэтому при сборе форм нельзя руководствоваться только морфологическими различиями, хотя не должны быть упущены и уникальные генетические варианты.

Так была найдена новая форма дикой сои, которая характеризуется тем, что первый и второй тройчатый лист расположены супротивно по отношению к главному стеблю. Эта форма представляет интерес в селекционно-генетических исследованиях при идентификации гибридности, а также в семеноводстве при апробации.

При интродукции очень важен вопрос о генетической представительности в природе выборки растений, а также множество других аспектов генетики, вытекающих из самой логики ее развития.

А.С. Серебровский (1976) определяет генофонд как совокупность наследственных задатков, генов какой-либо группы организмов. Следовательно, можно говорить о генофонде дикой уссурийской сои географического района, области, региона и т.д., а также о генофонде сорта, линии, популяции. Можно выделить какой-либо признак в качестве генофонда белка, масличности, продуктивности, имея в виду совокупность генов, контролирующих тот или иной признак.

А.С. Серебровский (1976) писал: «Раз запас тех или иных генов в данной местности может длительно сохраняться, то мы должны рассматривать этот запас как своего рода естественное богатство, подобное, например, запасу нефти, золота, каменного угля и пр.».

Известно, что наиболее эффективной формой сохранения, консервации зародышевой плазмы в настоящее время является закладка семян в хранилище (генетические банки) на длительное время. Опыты показали, что семена дикой сои при хранении в обычных условиях в течение 30 лет не потеряли жизнеспособности. Вероятно, всхожесть отдельных семян сохранится и более длительное время (50-100 лет и более).

Дальний Восток России, где произрастают многочисленные формы дикой сои, является уникальным природным генным банком.

При мобилизации генофонда дикой сои важно решить такие задачи, как сбор форм из различных районов Амурской области, Хабаровского и Приморского краев; инвентаризация диких форм с указанием места сбора; сохранение семян в генетических банках и в естественных условиях, а также путем репродукции семян в условиях культуры; изучение влияния пересева на изменчивость генетической структуры популяции; создание агроэкологических карт и ареалов дикой сои, карты, на которые нанесено то, что имеется в коллекции.

2.1.3. Характеристика генофонда дикой сои по хозяйственно-ценным признакам

Дикая соя *G. soja* (Негманн, 1962), известная в Приамурье под названием «амурский бобик», широко распространена в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, а также почти по всему Северо-Восточному Китаю, Корее, Японии и США. Она растет по кустарникам и засоряет посевы (Золотницкий В.А., 1962; Ала А.Я., 1984).

Дикая соя - однолетник с тонким выющим стеблем, обычно оплетающим другие растения, с мелкими листьями и бобами. Стебли, листья и бобы покрыты бурыми волосками, направленными вниз. Листья сложные, тройчатые, обычно опадающие (Золотницкий В.А., 1963).

По данным В.А. Золотницкого, на севере Амурской области встречаются разновидности с неоппадающими листьями. Нами были найдены аналогичные формы в центральных и южных зонах Амурской области. Цветки очень мелкие, в коротких пазушных кистях, окраска венчика фиолетовая, кодируемая доминантным геном W_1W_1 , бобы мелкие, 7-30 мм длины, мышино-серые, при созревании растрескиваются по брюшному и спинному швам. Семена овально-плоские и овально-удлиненные, темно-умбровые, матовые, глянцевые, с мелкой желтовато-бурой мозаикой, покрыты буроватым, землянистым нестирающимся налетом, очень мелкие (масса 1000 семян 18-30 г, реже до 35-50 г). При растрескивании бобов семена разлетаются на расстояние 1-3 м от растения. На корнях образуются многочисленные клубеньки.

Семена дикой сои прорастают при минимальной температуре (5°C).

Кожура семян толстая, прочная, не пропускает воду. В связи с этим, семена перед посевом нужно скарифицировать с противоположной стороны рубчика (Золотницкий В.А., 1963).

Б.В. Скворцов (1927), В.Л. Комаров и К.Н. Клобукова-Алисова (1932) различают у дикой сои две разновидности: *var. lanceolata* Skv. с узкими листочками и *var. ovata* Skv. (*var. brevifolia* Kom.) с овальными листочками.

Изучение популяции может вестись чисто описательным методом. В этом случае дается фенотипическая характеристика разнообразия форм данного сообщества, его биологических особенностей и т.д.

Так, В.А. Золотницкий (1963) в Благовещенском, Свободненском и Шимановском районах Амурской области, на водоразделе между Амуром и Зеей, а также в Хабаровском и Приморском краях описал одиннадцать новых разновидностей (популяций) дикой сои. Хотя такое исследование и необходимо, однако оно не раскрывает еще внутреннего, потенциального разнообразия и направления эволюции популяции дикой сои. Поэтому анализ популяции по фенотипу не является достаточным. Генетические методы дают возможность составить более полное представление о наследственных потенциях популяции и ее приспособительных особенностях (Лобашев М.Е., 1967).

Первое научное изучение популяции, совместившее в себе генетические и статические методы, было предпринято В. Иоганнсенем (1935).

Перед нами стояла задача изучить дикую сою методами количественной генетики (изменчивость, наследуемость и отбор).

Стебель. Анализ изменчивости длины стебля в 1981 г. в зависимости от районов сбора свидетельствует о том, что белогорская популяция имела максимальную среднюю и, наоборот, формы, интродуцированные из Зейского района, оказались достоверно ниже благовещенской и белогорской популяций. По коэффициенту вариации дикие популяции различались незначительно (21,1-27,8%). Судя по лимитам, формы с максимальной длиной стебля были в белогорской популяции. Изучение этих же форм в 1982 г., наиболее благоприятном для роста и развития сои по температурным факторам, показало, что длина стебля, за исключением архаринской популяции, существенно возросла (таблица 1).

Таблица 1. Изменчивость длины стебля у дикой сои (1981-1984 гг.)

Район	Средние, см	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
1981 г.			
Зейский	90 ± 2,8а	25,9	17-129
Архаринский	98 ± 4,3ав	24,4	55-140
Белогорский	110 ± 4,2б	21,1	77-165
Благовещенский	102 ± 4,2аб	27,8	50-145

1	2	3	4
1982 г.			
Зейский	102 ± 4,0а	25,7	50-160
Архаринский	82 ± 4,3б	26,9	36-145
Белогорский	124 ± 6,0в	32,6	43-200
Благовещенский	131 ± 5,4в	30,5	30-200
Михайловский	172 ± 6,7д	27,6	90-250
1983 г.			
Янтарная	58 ± 0,6	16,0	29-80
КТ-156 (ст.)	87 ± 3,1	31,8	40-175
Зейский	76 ± 2,4	32,2	34-188
Архаринский	66 ± 8,0	31,4	34-188
Белогорский	80 ± 2,8	31,3	23-140
Благовещенский	82 ± 2,9	32,7	30-141
Михайловский	86 ± 3,0	33,0	30-180
1984 г.			
Янтарная	61,0 ± 0,5	12,2	32-90
КТ-156 (ст.)	102 ± 1,9	21,9	45-191
Зейский	101 ± 2,0	25,4	37-170
Архаринский	92 ± 1,9	27,3	25-155
Белогорский	103 ± 1,9	21,7	50-185
Благовещенский	100 ± 1,9	24,2	40-155
Михайловский	99 ± 2,0	24,6	52-172

Примечание. Разные буквы указывают на достоверные различия средних между популяциями при 5%-ном уровне значимости.

В 1982 г. к четырем популяциям была добавлена пятая, состоящая из форм, интродуцированных в 1981 г. из Михайловского района. По длине стебля эта популяция резко выделяется высокорослостью. Средняя длина составила 172 см при 131 и 124 см соответственно у форм, собранных из Благовещенского и Белогорского районов. Дикая соя из Архаринского района имела минимальную высоту — $82 \pm 4,3$ см. Отдельные растения из Михайловского района имели высоту 250 см, что выше архаринской популяции на 105 см. С целью сравнения изменчивости дикой сои с культурной с 1983 г. в опыт был включен сорт Янтарная, а в качестве стандарта - высокопродуктивная форма дикой сои КТ-156, интродуцированная из Тамбовского района Амурской области. Сравнительная характеристика изменчивости культурной и дикой сои позволяет заметить, что по длине стебля все дикие популяции

существенно превысили культурную. В 1983 г. по коэффициенту вариации естественные популяции колебались от 31,3 (белогорская) до 33% (михайловская) при 16% у сорта Янтарная. Если сравнить лимиты растений различных популяций, то можно увидеть, что наиболее высокорослые встречались из Зейского, Архаринского и Михайловского районов. Высота растений у культурной сои в 1984 г. составила $61 \pm 0,5$ см, что на 3 см выше, чем в 1983 г. Естественные (дикие) популяции также увеличили высоту по сравнению с прошедшим годом. Наиболее высокорослые формы оказались в Белогорском районе ($103 \pm 1,9$). Коэффициент вариабельности длины стебля был в 2 раза выше у дикой сои по сравнению с культурной.

Наследуемость длины стебля в естественных популяциях варьировала от 24,4 (зейская) до 43,2% (архаринская) (Ала А.Я., 1984).

В приложении представлена изменчивость длины стебля за 1981-1984 гг. в природных популяциях и проведены результаты плюс отбора по этому признаку. Анализ средних величин по годам позволяет выделить формы 5606А и 5623 из Зейского района, у которых длина стебля за 4 года была стабильно выше 100 см. У формы 5606А высота по годам составила 102,3, 102,7, 104 и 113 см, а у линии 5623 - 103, 117,5, 106 и 105 см соответственно. По тепловым ресурсам 1981 и 1983 гг. были менее благоприятными для роста и развития сои. Однако эти формы по длине стебля слабо реагировали на погодные условия. В 1981-1984 гг. по длине стебля выделились формы 5631 и 5632, интродуцированные из Архаринского района. Первая форма в 1981 г. имела высоту 135, 1982 - 115, 1983 - 86, 1984 г. - 120,7 см, вторая соответственно 135 см, 115, 101 и 109,3 см. Погодные условия 1983 г. существенно снизили длину стебля у обеих форм. Аналогичный отбор форм из Белогорского района свидетельствует о том, что их средняя (128,6 см) уступила только михайловской популяции. Причем форма 5662 в 1981 г. имела длину стебля 128, 1982 - 170, 1983 - 133,6, 1984 г. - 102,4 см, а у формы 5668 соответствующие параметры были: 1981 г. - 95, 1982 - 200, 1983 - 86, 1984 г. - 114,2 см. Анализ изменчивости длины стебля в течение четырех лет более чем у 100 форм дикой сои позволил выделить высокорослые линии 5695 и 5704 в благовещенской, 6405 и 6412 - в михайловской популяциях. Однако все они сильно реагировали на погодные условия. Так, в 1982 г. средние значения этого признака у линий 6405 и 6412 были 245 и 214,5 см, а в 1984 г. - 107,1 и 71,2 см соответственно. О возможности использования таких линий в селекционном процессе потребуются еще дополнительная информация.

Изучение изменчивости высоты растений в течение четырех лет позволило выделить источники 5606А и 5623 из Зейского, 5631 и 5632 из Архаринского, 5662 и 5668 из Белогорского, 5695 и 5704 из Благовещенского, 6405 и 6412 из Михайловского районов. Эти формы целесообразно использовать в селекционном процессе при передаче генов высокорослости культурным сортаобразцам (Ала А.Я., 2002).

Число узлов на главном стебле. Средние величины этого признака в 1981 г. у дикой сои не различались. Коэффициент вариации колебался от 18,7 до 21,1%. Несмотря на то, что для роста и развития сои 1982 г. был более благоприятным, чем 1981 г., число узлов у зейской популяции осталось без изменения. При этом благовещенская и белогорская популяции увеличили число узлов на 2,8 и 3,9. Формы Архаринского района имели минимальные

значения. У отдельных форм Белогорского, Архаринского и Благовещенского районов на главном стебле было соответственно 33, 33 и 40 узлов (таблица 2). Такие формы целесообразно использовать в генетико-селекционных исследованиях в качестве источников и доноров генов повышенного числа узлов на главном стебле. При этом дикие формы характеризуются неограниченным характером роста и при благоприятных условиях он резко увеличивается и долго не прекращается.

Таблица 2. Изменчивость числа узлов на главном стебле у дикой сои (1981-1984 гг.)

Район	Средние	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
1981 г.			
Зейский	16,6 ± 0,4	18,7	9-25
Архаринский	17,1 ± 0,6	20,2	13-23
Белогорский	16,7 ± 0,4	18,9	8-23
Благовещенский	17,9 ± 0,6	21,1	10-24
1982 г.			
Зейский	16,3 ± 0,3а	5,5	11-25
Архаринский	14,5 ± 0,7а	32,1	10-33
Белогорский	20,6 ± 0,5б	16,9	9-33
Благовещенский	20,7 ± 0,9б	32,3	8-40
Михайловский	20,0 ± 0,6б	23,0	12-24
1983 г.			
Янтарная	17 ± 0,2а	13,7	8-22
КТ-156 (ст.)	14 ± 0,4б	23,5	7-21
Зейский	12 ± 0,3в	25,6	5-24
Архаринский	13 ± 0,3	27,5	4-26
Белогорский	14 ± 0,5б	33,1	5-26
Благовещенский	14 ± 0,4б	30,2	4-24
Михайловский	13 ± 0,4	31,4	5-21
1984 г.			
Янтарная	16,6 ± 0,2	18,3	10-22
КТ-156 (ст.)	13,7 ± 0,2	13,5	4-23
Зейский	13,4 ± 0,2	22,7	4-21
Архаринский	13,3 ± 0,2	22,2	5-22

1	2	3	4
Белогорский	13,7 ± 0,3	29,5	7-22
Благовещенский	13,5 ± 0,3	27,8	5-22
Михайловский	13,4 ± 0,4	37,1	4-28

Примечание. Разные буквы указывают на достоверное различие средних между популяциями при 5%-ном уровне значимости.

У культурных сортообразцов даже в самых благоприятных условиях Амурской области число узлов главного стебля не превышало 24 (Ала А.Я., 1984). Изменчивость признака у диких форм в 1982 г. по районам колебалась от 5,5 (зейская) до 32,3% (благовещенская). У культурного сорта Янтарная в 1983 г. было в среднем 17 узлов на главном стебле, что значительно выше естественных популяций. Однако отдельные формы у дикой сои в менее благоприятных условиях для роста и развития по температурным факторам формировали по 26 узлов, что больше на 4 узла, чем у культурной сои. Сравнивая коэффициент вариации числа узлов культурного сорта Янтарная с формой КТ-156 и популяциями дикой сои, можно заметить, что у культурной сои он в 1,7 раза меньше, чем у формы КТ-156. В 1984 г. число узлов у сорта Янтарная сохранилось на уровне 1983 г. и составило 16,6. Такое же явление наблюдается у формы КТ-156. Однако следует заметить, что коэффициент вариации у сорта был несколько выше, чем у формы КТ-156, но в 2 раза уступил естественным формам, интродуцированным из Михайловского района. С максимальным числом узлов была выделена форма в 1984 г. из Архаринского района, которая превысила культурную сою на 6 узлов.

Наследуемость числа узлов на главном стебле варьировала по районам от 4,7 (зейская) до 82,3% (архаринская) (Ала А.Я., 1984). Благовещенская и белогорская популяции заняли среднее положение. Судя по коэффициенту наследуемости, отбор форм по числу узлов на главном стебле должен давать очень высокий эффект среди архаринской популяции и средний - из благовещенской и белогорской. По-видимому, из форм Зейского района из-за малого наследственного разнообразия вести массовый отбор не эффективно. Поскольку ареал дикой сои охватывает самые обширные регионы с относительно холодным (Зейский район Амурской области, 54° с.ш.) и жарким (Юго-Восточная Азия) климатом, постольку в процессе эволюции этого вида сформировались приспособительные механизмы для сохранения вида в целом. Различные разновидности по-разному приспособились к факторам внешней среды.

Если отзывчивость у культурной сои на изменение светового режима изучена весьма обстоятельно (Енкен В.Б., 1959), то у дикой сои недостаточно. Однако, учитывая, что генетический дикий вид имеет много общего с культурным, можно полагать, что при использовании диких сортообразцов в селекционных программах наиболее ценными будут те формы, которые совпадают с широтой местности производства культурной сои.

В приложении приведены сведения по числу узлов на главном стебле в естественных популяциях в среднем за 4 года. В зейской популяции отдельные формы варьировали от 12,5 до 16,6 за 1981-1984 гг. Аналогичная вариация числа узлов в Архаринском, Белогорском, Благовещенском и Михайловском районах составила от 11,7 до 18,6, от 12,6 до 19,0, от 12,4 до 18,4 и от 12,9 до 19,5 соответственно. При индивидуальном отборе форм с повышенным числом узлов, были получены существенные генетические сдвиги (приложение В). Из Зейского района в качестве источников повышенного числа узлов целесообразно использовать формы 6616 и 5618, из Архаринского - 5631 и 5632, из Белогорского - 5662 и 5666, из Благовещенского - 5698 и 5702, из Михайловского - 6410 и 6411. Все эти формы дикой сои целесообразно использовать в качестве источников повышенного числа узлов на главном стебле при межвидовой гибридизации.

Число бобов одного растения. У форм, собранных в Зейском районе, средние величины колебались от 157 (1982 г.) до 244 (1984 г.) (таблица 3). В архаринской популяции средние колебались от 169 (1983 г.) до 303 (1984 г.). Форма КТ-156, интродуцированная из Тамбовского района Амурской области, в 1984 г. была самой продуктивной и насчитывала в среднем 500 бобов. В этом же году были выделены во всех популяциях растения с числом бобов более 1100. Форма из Михайловского района имела 1445 бобов на растении. В 1980 г. из Архаринского района была выделена форма с 2256 бобами. Наследуемость числа бобов у диких форм варьировала от 35,5 до 58,3% (Ала А.Я., 1984). Коэффициент вариации у культурного сортообразца составил в 1983 г. 27,8, а в 1984 г. -32,3%, соответствующие величины у дикой формы КТ-156 равнялись 70,3 и 50,5%. Естественные популяции по коэффициенту вариации превысили сорт Янтарная от 2,0 (михайловская) до 2,9 раза (благовещенская) в 1983 г., а в 1984 г. от 1,7 (белогорская) до 2,1 раза (зейская). Незначительное превышение популяции имели и над формой КТ-156, за исключением Михайловской в 1983г.

Таблица 3. Изменчивость числа бобов одного растения у дикой сои (1981-1984 гг.)

Район	Средние	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
1981 г.			
Зейский	177 ± 9,3а	44,1	27-395
Архаринский	228 ± 80аб	47,6	84-496
Белогорский	223 ± 17аб	55,9	56-614
Благовещенский	232 ± 22бег	63,3	37-471
1982 г.			
Зейский	157 ± 18а	74,0	26-729

1	2	3	4
Архаринский	184 ± 18б	53,2	13-352
Белогорский	259 ± 33в	76,8	8-630
Благовещенский	210 ± 30б	57,1	6-980
Михайловский	385 ± 68е	38,6	260-600
1983 г.			
Янтарная	84 ± 2а	27,8	24-149
КТ-156 (ст.)	287 ± 23б	70,3	26-908
Зейский	163 ± 12в	79,1	23-737
Архаринский	169 ± 11в	76,8	10-896
Белогорский	277 ± 24б	77,2	28-1279
Благовещенский	235 ± 20г	79,9	35-1029
Михайловский	216 ± 15г	67,2	11-623
1984 г.			
Янтарная	187 ± 2а	32,3	33-185
КТ-156 (ст.)	500 ± 21б	50,5	100-1175
Зейский	244 ± 13в	68,3	30-1140
Архаринский	303 ± 13г	57,9	38-1110
Белогорский	451 ± 21б	56,3	86-1180
Благовещенский	426 ± 19б	56,7	23-1261
Михайловский	322 ± 16г	59,2	61-1445

Примечание. Разные буквы указывают на достоверное различие средних между популяциями при 5%-ном уровне значимости.

Число бобов одного растения у отдельных форм, интродуцированных из Зейского, Архаринского, Белогорского, Благовещенского и Михайловского районов, варьировало от 53 до 526 (приложение). При отборе двух форм с повышенным числом бобов их средние в архаринской и михайловской популяциях имели максимальные величины - 472 и 493 соответственно.

В качестве источников генов повышенного числа бобов можно использовать формы: 560б, 560бА из Зейского, 5631 и 5632 из Архаринского, 567б и 5681 из Белогорского, 569б и 1589 из Благовещенского, 6409 и 6410 из Михайловского районов.

Число ветвей первого порядка. В таблице 4 сведены данные по средним величинам, коэффициенту вариации и лимитам по числу ветвей культурной сои, формы КТ-156 и естественных популяций дикой сои. Зейская популяция уступила по средним величинам другим популяциям. У сорта Янтарная средние величины колебались от 4 до 5,6 ветвей. Формы, собранные в Архаринском районе, имели в 1981 г. в среднем $10,7 \pm 0,6$, а в 1983 г. $7 \pm 0,2$ ветвей. По

средним величинам остальные популяции имели незначительные различия. По коэффициенту вариации числа ветвей сорт Янтарная как в 1983 г., так и в 1984 г. значительно превысил форму КТ-156 и естественные популяции. Отдельные формы Зейского района на растении имели по 21 ветви. Аналогичное явление мы наблюдали у форм белогорской популяции (Ала А.Я., 1984).

При отборе форм дикой сои с повышенным числом ветвей их целесообразно использовать в селекционном процессе при выведении кормовых сортов с большой вегетативной массой. Наибольший интерес будут представлять формы 5612 и 5627 с коротким вегетационным периодом из Зейского района, насчитывающие 9,0 и 8,4 ветвей, 5631 и 5632 из Архаринского района (приложение).

Следует отметить, что из Архаринского района было выделено четыре формы с числом ветвей от 10 до 10,4. Из Белогорского и Михайловского районов таких форм оказалось по одной 5676 и 6403, соответственно. Благовещенская популяция насчитывала три формы (5697, 5692 и 5703) с числом 10,4; 10,6 и 11,4 ветвей. Отбор форм с максимальным числом ветвей свидетельствует о том, что наибольшие сдвиги получены из благовещенской популяции.

Таблица 4. Изменчивость числа ветвей первого порядка в естественных популяциях (1981-1984 гг.)

Район	Средние, шт.	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
1981 г.			
Зейский	6,7 ± 0,3а	37,6	2-15
Архаринский	10,7 ± 0,68	32,5	2-18
Белогорский	9,7 ± 0,4гв	29,7	4-15
Благовещенский	9,9 ± 0,6	39,4	3-16
1982 г.			
Зейский	5,1 ± 0,1а	15,6	1-12
Архаринский	6,7 ± 0,5	43,2	3-17
Белогорский	7,1 ± 0,66	53,5	3-15
Благовещенский	9,7 ± 0,5в	39,1	4-15
Михайловский	9,5 ± 0,6в	48,4	4-12
1983 г.			
Янтарная	4 ± 0,1а	56,2	0-13
КТ-156 (ст.)	7 ± 0,36	42,7	1-18
Зейский	6 ± 0,26	38,9	2-15
Архаринский	7 ± 0,26	36,9	3-16

1	2	3	4
Белогорский	$6 \pm 0,36$	42,5	2-14
Благовещенский	$7 \pm 0,46$	51,3	2-15
Михайловский	$6 \pm 0,26$	34,2	2-15
1984 г.			
Янтарная	$5,6 \pm 0,3a$	71,2	0-15
КТ-156 (ст.)	$8,0 \pm 0,36$	39,2	2-19
Зейский	$7,8 \pm 0,36$	57,5	1-21
Архаринский	$8,9 \pm 0,36$	47,4	1-19
Белогорский	$7,9 \pm 0,36$	44,4	2-20
Благовещенский	$8,0 \pm 0,36$	42,4	1-17
Михайловский	$7,5 \pm 0,36$	53,9	2-18

Примечание. Разные буквы указывают на достоверное различие средних между популяциями при 5%-ном уровне значимости.

Масса семян одного растения. По этому признаку наследуемость между формами из Архаринского района была самая высокая и составила 70,1%. (Ала А.Я., 1984). В 1982 г. резко возросла продуктивность семян с растения в благовещенской и михайловской популяциях. Пересев этих популяций на следующий год не подтвердил их высокой продуктивности. В 1984 г. по продуктивности выделяются архаринская, благовещенская, белогорская популяции и форма КТ-156. Коэффициент вариации массы семян с растения по годам у сорта Янтарная колебался от 21 до 29%, у формы КТ-156 от 42 до 90%, в популяциях — от 32 до 62% минимальные значения и от 65 до 86% максимальные (таблица 5).

Таблица 5. Изменчивость массы семян одного растения у дикой сои (1981-1984 гг.)

Район	Средние, г	Коэффициент вариации, %	Лимиты, г
1	2	3	4
1981 г.			
Зейский	$8,0 \pm 0,4$	45	2,0-18,0
Архаринский	$9,0 \pm 1,0a$	62	1,4-24,4
Белогорский	$6,2 \pm 0,56$	63	0,4-19,0
Благовещенский	$6,0 \pm 0,7$	70	1,0-18,2
1982 г.			
Зейский	$6,8 \pm 0,7a$	68	2,2-20,2

1	2	3	4
Архаринский	11,3 ± 1,1б	58	2,3-37,2
Белогорский	8,7 ± 1,3а	86	0,2-24,7
Благовещенский	17,2 ± 1,7в	68	0,1-45,4
Михайловский	17,4 ± 1,3б	50	0,3-43,5
1983 г.			
Янтарная	28,7 ± 0,3	29	6,1-50,3
КТ-156 (ст.)	9,8 ± 1,0	90	0,2-36,8
Зейский	8,1 ± 0,5	62	0,8-27,6
Архаринский	10,4 ± 0,7	72	0,9-34,6
Белогорский	9,6 ± 0,9	82	0,5-38,6
Благовещенский	8,7 ± 0,8	86	0,3-32,4
Михайловский	7,3 ± 0,5б	70	0,1-24,9
1984 г.			
Янтарная	27,8 ± 0,4	21	7,8-45,4
КТ-156 (ст.)	15,9 ± 0,6	42	3,3-35,1
Зейский	12,6 ± 0,5б	48	2,3-29,3
Архаринский	17,0 ± 0,8ав	65	2,5-40,9
Белогорский	15,2 ± 0,5авг	40	2,7-39,4
Благовещенский	16,0 ± 0,4ав	32	1,3-39,4
Михайловский	11,4 ± 0,6б	38	2,1-42,2

Примечание. Разные буквы указывают на достоверное различие средних между популяциями при 5%-ном уровне значимости.

Следует заметить, что, несмотря на большой избыток осадков в июле-августе в 1984 г. (превышение нормы в 2,5 раза), дикая соя по массе семян была наиболее продуктивной за все годы испытания. Отдельные формы, собранные из Архаринского, Белогорского, Благовещенского и Михайловского районов, превысили сорт Янтарная от 42 до 52%. По-видимому, дикая соя значительно лучше переносит переувлажнение по сравнению с культурной соей.

По массе семян одного растения из Зейского района выделяются формы 5623 и 5606А (приложение). Аналогичный отбор в других популяциях позволил выделить высокопродуктивные формы 1322, 5632 из Архаринского района с массой семян 17,0 и 20,3 г, из белогорской популяции - 15,7 и 17,7 г (5673 и 5681). Наиболее продуктивные формы были в Михайловском районе - 6409 и 6411 (17,9 и 20,6 г). Из Благовещенского района в качестве исходного материала можно использовать источники высокой продуктивности 5697 и 5702.

Масса семян одного растения у диких форм в 1992 г. изменялась от 4,5 до 57,6 г (линия 49). Линия 49 дикой сои превысила по продуктивности сорт ВНИИС-1 в 3,3 раза. Кроме этой линии с повышенной продуктивностью

выделились линии 13, 15, 16, 32, 73. Все они созрели раньше стандартного сорта. Эти формы представляют интерес как источники высокой продуктивности и скороспелости при межвидовой гибридизации (Ала А.Я., 1997).

Масса 1000 семян у дикой сои (таблица 6) по средним значениям варьировала в 1982 г. от 16,5 (белогорская, михайловская) до 25,8 г (архаринская), в 1983 г. - от 19 (михайловская) до 34 г (архаринская), в 1984 г. - от 14,8 (михайловская) до 24,1 г (зейская). Лимиты отдельных форм колебались от 4 (белогорская) до 32 г (зейская, архаринская, благовещенская) в 1982 г., от 12 (зейская, белогорская, михайловская) до 50 (архаринская) и 58 г (зейская) в 1982 г. и 4 (белогорская) до 45 (зейская) и 48 г (благовещенская) в 1984 г.

Михайловская популяция имела самые мелкие семена, зейская и архаринская - наиболее крупносемянные.

Таблица 6. Изменчивость массы 1000 семян у дикой сои (1981-1984 гг.)

Район	Средние, г	Коэффициент вариации, %	Лимиты, г
1	2	3	4
1982 г.			
Зейский	21,5 ± 0,6а	17,0	14-32
Архаринский	25,8 ± 1,5ав	31,1	18-32
Белогорский	16,5 ± 0,76г	27,9	4-23
Благовещенский	18,0 ± 0,42а	13,8	14-32
Михайловский	16,5 ± 0,46г	18,1	14-23
1983 г.			
Янтарная	193 ± 1,4	10,3	145-240
КТ-156 (ст.)	20 ± 0,7а	29,8	10-41
Зейский	31 ± 0,9б	28,3	12-58
Архаринский	34 ± 0,6в	18,0	13-50
Белогорский	21 ± 0,8аг	31,3	12-36
Благовещенский	23 ± 0,8гд	30,5	14-44
Михайловский	19 ± 0,7ае	30,8	12-43
1984 г.			
Янтарная	156,2 ± 0,4	3,3	126-192
КТ-156 (ст.)	16,3 ± 0,2а	14,8	10-33
Зейский	24,1 ± 0,5б	24,9	8-45
Архаринский	21,7 ± 0,7в	46,1	11-38
Белогорский	14,9 ± 0,6а	45,2	4-31
Благовещенский	17,3 ± 0,4г	30,7	10-48
Михайловский	14,8 ± 0,4а	31,5	10-33

Примечание. Разные буквы указывают на достоверное различие средних между популяциями при 5%-ном уровне значимости.

Ввиду того, что для дикой сои отсутствует классификация по массе 1000 семян, мы предлагаем выделить три группы: мелкие - до 15 г, средние - от 16 до 30 и крупные - более 30 г. Коэффициент вариации крупности семян у культурной сои варьировал по годам от 3,3 до 10,3%. У формы дикой сои КТ-156 он составил 14,8 и 29,8%. Между естественными популяциями этот параметр в 1982 г. колебался от 13,9 до 31,1%, в 1983 г. - от 18 до 31,3%, в 1984 г. - от 24,9 до 46,1%.

Изменчивость крупности семян у дикой сои КТ-156 в 1983 г. превысила сорт Янтарная в 2,9, а в 1984 г. - в 4,5 раза.

Средние величины между 1983 и 1984 гг. изменялись к культурной сое на 24%, формы КТ-156 на 23%, зейской, архаринской, белогорской, благовещенской и михайловской популяций соответственно 29; 57; 41; 33 и 28%.

Подводя итог изложенному, необходимо отметить, что по массе 1000 семян дикие популяции имеют значительно больший резерв изменчивости, чем культурная соя. При беккроссной селекции в качестве исходного материала целесообразнее использовать формы с максимальной крупностью. В связи с этим наибольший интерес могут представить формы 5612, 5623, 5627 из Зейского района и 5643, 5653, 1325, 203 из Архаринского района с массой 1000 семян более 30 г (приложение).

Длина вегетационного периода является важным признаком, определяющим возможность использования форм в определенной агроклиматической зоне. В каждом конкретном районе нужно создавать сорта сои с таким по длине вегетационным периодом, чтобы они были приспособлены к окружающим условиям и давали наибольший урожай. Формы дикой сои из Архаринского района имели максимальный вегетационный период - до 125 дней. У форм, собранных в Зейском районе, вегетационный период колебался от 75 до 90 дней в зависимости от факторов среды (год, осадки, температура). Известно, что с перемещением южных форм на север они попадают в условия более длинного дня и продолжительность вегетации затягивается. И, наоборот, формы северного происхождения ускоряют свое развитие и уменьшают высоту растений.

Содержание белка в семенах. При создании исходного материала на повышенное содержание белка в семенах кроме культурных сортообразцов целесообразно также использовать формы дикой сои в качестве источников высокобелковости (Ала А.Я., 1976).

По данным (Нумовитц Т.Р., Palmer R.G., Hadley Н.Н., 1972), содержание белка у дикой сои колебалось от 40,5 до 52,4%. В наших опытах (Ала А.Я., 1977, 1981) содержание белка в семенах у дикой сои варьировало от 27,6 до 51,6%.

Для создания генофонда с повышенным содержанием белка в семенах среди диких форм проводится индивидуальный отбор высокобелковых генотипов с последующей проверкой по потомству в течение двух-трех и более лет.

Анализ генофонда диких форм показывает, что в течение двух лет (1972-1973) выделилось значительное количество высокобелковых линий (таблица 7).

Таблица 7. Изменчивость содержания белка в семенах различных форм дикой сои

Классы белка, %	Частоты классов	
	1972 г.	1973 г.
26,1-28	2	-
28,1-30	5	-
30,1-32	7	10
32,1-34	9	13
34,1-36	14	15
36,1-38	12	10
38,1-40	12	8
40,1-42	29	7
42,1-44	30	26
44,1-46	12	20
46,1-48	2	9
48,1-50	2	3
50,1-52	-	3
Выборка	135	124
Средние, %	39,2 ± 0,4	39,9 ± 1,5
Коэффициент вариации, %	12,2	16,5
Лимиты, %	27,6-49,3	30,3-51,6

Так, в 1972 г. из 135 линий *G. soja* 30 имели белковость 42,1-44,0%, 12 — 44,1-46,0%. В 1973 г. с аналогичным содержанием белка выделилось соответственно 26 и 20 линий. Более того, в течение двух лет выделилось пять линий с содержанием белка 48,1-50,0%, в 1973 г. — три линии с содержанием белка 50,1-52,0%. Необходимо заметить, что 1972 г. характеризовался избыточным переувлажнением, а 1973 г. — недостатком влаги. Многие авторы также отмечают, что в засушливые годы выделяются генотипы с повышенным содержанием белка в семенах. Ю.П. Мякушко (1971) предлагает вести отбор высокобелковых генотипов. Н.И. Корсаков (1973) сообщил, что при подборе исходного материала для селекции на белок необходимо учитывать не только высокое содержание белка в семенах, но и такие признаки, как продуктивность растений, устойчивость к болезням и др.

Приведенный анализ позволяет заключить, что из популяции дикой сои, которая была представлена в основном формами Амурской области, можно отобрать отдельные линии с содержанием белка 50% и более.

Среднее содержание белка в семенах в различных популяциях дикой сои (1982, 1997, 2001 гг.) варьировало от 43,8 до 51,1%. Формы дикой сои родом из Белогорского района в 2001 г. имели максимальное значение белковости. Минимальный коэффициент вариации признака был у образцов, отобранных в Зейском районе (2,9%), при максимальном в архаринской популяции (5,4%) и формы КТ-156 (5,9%). Следует заметить о более высокой стабильности белковости у дикой сои по сравнению с культурной. Лимиты отдельных форм по белковости достигали более 50% (таблица 8).

Таблица 8. Содержание белка в семенах у дикой сои

Район	Средние, %	Коэффициент вариации, %	Лимиты, %
1	2	3	4
1982 г.			
КТ-156 (ст.)	44,4 ± 0,7	5,9	41,1-51,1
Зейский	44,1 ± 0,3	2,9	42,0-45,7
Архаринский	44,0 ± 0,6	5,4	40,8-50,7
Белогорский	43,8 ± 0,4	3,4	41,6-46,7
Благовещенский	45,6 ± 0,4	3,8	42,4-49,4
Михайловский	44,7 ± 0,4	4,2	42,0-48,0
1997 г.			
Октябрь 70 (ст.)	40,6 ± 0,4	6,0	38,4-41,4
КТ-156 (ст.)	46,8 ± 0,7 ⁺	3,1	45,4-48,4
Архаринский	47,2 ± 0,5 ⁺	4,1	44,4-50,0
Белогорский	47,5 ± 0,5 ⁺	3,4	46,4-48,8
Зейский	46,5 ± 0,3 ⁺	3,8	44,0-49,6
2001 г.			
Октябрь 70 (ст.)	40,0 ± 0,5	6,2	38,6-40,8
КТ-156 (ст.)	47,7 ± 0,6 ⁺	3,2	45,1-49,1
Архаринский	47,6 ± 0,5 ⁺	4,2	45,3-51,1
Белогорский	51,1 ± 0,5 ⁺	3,5	48,9-54,4
Благовещенский	47,9 ± 0,4 ⁺	3,7	46,0-49,3
Зейский	47,5 ± 0,4 ⁺	3,4	45,6-51,2

Примечание. ⁺ различие средних достоверно при 5%-ном уровне значимости.

Содержание масла в семенах. Среднее содержание масла в семенах по годам у форм из Белогорского района составило в 1973 г. 8,1 ± 0,3, 1974 — 8,9 ± 0,2 и в 1982 — 10,4 ± 0,2% (таблица 9).

Таблица 9. Изменчивость содержания масла в семенах у форм дикой сои Белогорского района

Статистические параметры	1973 г.	1974 г.	1982 г.
Выборка	73	165	114
Средние, %	8,1 ± 0,3	8,9 ± 1,2	10,4 ± 0,2
Коэффициент вариации, %	30,1	33,4	16,3
Точность опыта, %	3,6	2,6	1,52
Лимиты, %	5,0-12,1	6,1-12,3	7,1-15,5

Коэффициент вариации масличности по годам варьировал от 16,3 до 33,4%. У отдельных форм содержание масла колебалось от 5 до 15,5%.

Жирнокислотный состав семян дикой сои. Анализ содержания жирных кислот в соевом масле дикой сои показал, что наибольшее количество пальмитиновой кислоты было у линии 4 (КА-1396) – 12,02% при 11,54% у культурной сои Октябрь 70. Наибольшее содержание олеиновой кислоты у дикой сои КЗ-6359 – 24,5%, что в 1,5-2 раза выше стандарта как дикой КТ-156, так и культурной сои. Эта же линия имела и наибольшее содержание линолевой кислоты (52,51%) (таблица 10). По линоленовой кислоте дикие формы существенно превысили культурную сою. По-видимому, этот признак можно косвенно при отборе использовать в качестве теста на адаптивность. По стеариновой кислоте различные формы имели очень близкие величины с культурной соей.

Таблица 10. Содержание жирных кислот в семенах дикой сои (2000 г.), %

№	Происхождение	Пальмитиновая	Стеариновая	Олеиновая	Линолевая	Линоленовая
1	2	3	4	5	6	7
0	Октябрь 70 (ст.)	11,54	3,52	10,67	50,31	6,21
1	КТ-156 (ст.)	11,43	3,72	15,60	51,10	10,46
2	КА-1344	11,52	3,65	14,43	51,56	12,36
3	КА-1388	11,90	3,75	13,40	50,47	10,40
4	КА-1396	12,02	3,70	14,07	49,60	12,14
5	КА-1403	11,92	3,71	12,53	49,86	13,09
6	КА-1413	11,12	3,71	18,97	51,51	11,10
7	КА-1442	11,40	3,59	15,64	50,20	12,05
8	КА-1433	11,42	3,71	18,71	49,71	11,37
9	КА-1444	11,90	3,73	13,00	49,44	12,58
12	КБ-104	11,31	3,68	16,07	50,47	11,23
13	КБ-103	11,26	3,69	17,71	50,30	12,66

1	2	3	4	5	6	7
14	КБ-95	10,73	3,69	21,47	51,90	9,77
15	КБ-106	11,04	3,68	19,48	50,64	11,91
16	КБ-49	10,94	3,73	20,87	51,26	11,07
17	КЗ-6313	10,93	3,72	19,97	51,27	9,49
18	КЗ-6315	11,62	3,69	14,66	49,57	12,80
19	КА-1414	11,64	3,73	14,38	50,39	12,34
22	КЗ-6324	11,16	3,68	18,57	50,72	10,88
23	КЗ-6316	11,11	3,73	17,86	51,62	11,48
24	КЗ-6359	10,56	3,73	24,50	52,51	9,50
25	КЗ-671	10,92	3,70	19,83	51,22	10,97
26	КЗ-1236	11,19	3,72	17,59	50,59	12,76
27	КЗ-6332	11,52	3,80	15,34	51,06	10,16
28	КЗ-6328	11,13	3,74	17,11	51,77	11,29
29	КЗ-6329	11,38	1,81	17,00	50,77	12,16
32	КЗ-6358	11,21	3,72	17,89	50,87	12,23
33	КЗ-6365	10,97	3,75	20,00	52,15	11,32
34	КЗ-49	10,61	3,60	20,28	52,39	8,48
35	КЗ-6337	11,22	3,72	17,55	51,42	10,91
36	КЗ-6349	11,16	3,71	18,29	50,73	11,43
37	КЗ-6350	11,11	3,61	17,06	51,38	9,77

Примечание. К – каталог, Т – Тамбовский, Б – Белогорский, А – Архаринский, З - Зейский районы Амурской области.

Аминокислотный состав белка семян. Известно, что животные в отличие от растений не способны синтезировать ряд аминокислот и должны получать их в готовом виде с пищей. Эта группа аминокислот получила название незаменимых. Отсутствие их в пище приводит к серьезным нарушениям.

Высказывается мнение, что в организме животных образование незаменимых аминокислот невозможно по термодинамическим причинам - их синтез требует слишком больших затрат энергии. Выяснилось, что незаменимые аминокислоты в целом крупнее по размерам, имеют не только большее суммарное содержание углерода и водорода, но они и более гидрофобны, менее окисленные, более энергоемкие молекулы (Коньшев В.А., 1982).

В этой связи получение дополнительной информации об изменчивости аминокислотного состава белка семян дикой сои представляет определенную ценность.

У сои белок лимитирован серосодержащими аминокислотами метионином и цистином. Поиск источников и доноров повышенного содержания этих аминокислот - одна из актуальнейших задач современной селекции.

По данным японских генетиков (Таира Н., Таира Н., 1976), содержание белка в семенах отрицательно коррелировало с содержанием как отдельно

серосодержащих аминокислот, так и их суммой. Белки различных генотипов сои, выращенных в разных климатических условиях, отличаются аминокислотным составом (Соколова И., 1976).

Генетическое улучшение качества белка в семенах можно достичь путем увеличения сульфатсодержащих аминокислот на единицу массы белка.

Данные формы могут быть хорошими источниками генов для улучшения содержания белка без нежелательных эффектов, влияющих на его качество.

Такие аминокислоты, как аспарагиновая, глутаминовая, глицин, валин, фенилаланин и лизин у дикой сои варьировали весьма незначительно (5,4-9,7%). Аргинин, гистидин, изолейцин, пролин, треонин, тирозин и лейцин у уссурийской сои имели коэффициент вариации от 12,4 до 24,4%. Аминокислоты аланин, метионин и цистин у дикой сои варьировали больше всего от 29,9 до 32,4%. Судя по коэффициенту вариации, отбор по лизину, пролину, глутаминовой кислоте должен быть эффективным. И наоборот, отбор на повышенное содержание серосодержащих аминокислот метионина, а также треонина и терозина будет малоэффективным (Ала А.Я., Волошина З.Ф., 1981).

Корреляция и отбор количественных признаков. При анализе корреляции между массой семян одного растения с другими количественными признаками в зависимости от района сбора диких форм установлена высокая сопряженность урожая семян с числом бобов. Однако степень сопряженности по растениям варьировала от 0,75 до 0,94. Максимальная корреляция была у благовещенской и минимальная у архаринской популяции (Ала А. Я., 1984а).

С числом узлов достоверную зависимость массы семян одного растения наблюдали в зейской и архаринской популяциях. Причем у зейской популяции связь была средняя, а у благовещенской - сильная (0,94). Аналогичные данные были получены между массой семян и длиной стебля. У форм, собранных в Архаринском и Белогорском районах, с числом узлов главного стебля и длиной стебля достоверной связи не было. Корреляция массы семян одного растения с числом ветвей в трех районах была положительная, однако, по степени связи популяции сильно различались. У растений из Белогорского района достоверной связи не было обнаружено.

В нашей работе (Ала А.Я., 1984а) показана эффективность плюс-отбора по хозяйственно-ценным признакам у дикой сои. По числу узлов популяции как бы выравниваются, за исключением благовещенской. Количество ветвей при усреднении 10 максимальных форм варьировало от 11,8 (зейская) до 15,9 (благовещенская). Отобранные варианты по числу бобов белогорской и благовещенской популяции превысили зейскую и архаринскую более чем на 100 бобов. Эти популяции имели аналогичное превышение и по длине стебля. По массе семян одного растения 10 лучших форм из Архаринского района превысили все аналогичные популяции из других районов от 2 до 3 г.

2.1.4. Создание экспериментальной модели происхождения культурной сои *G. max* из дикой *G. soja*

Происхождение культурной сои *G. max* (L.) Мегг. точно не установлено. В.Л. Комаров встречал дикорастущую сою во многих местах Дальнего Востока нашей страны и в Северо-Восточном Китае, в связи с чем он

полагал, что культурная соя могла произойти от: 1) дикорастущей *G. soja*; 2) гибридов *G. soja* с войлочной соей *G. tomentella* Северного Китая и Южной Маньчжурии; 3) исчезнувших диких предков при участии сои *G. soja*. Вторую гипотезу В.Л. Комаров считал наиболее вероятной, поскольку в дикорастущей сое, по его мнению, отсутствуют возможности появления новых форм, свойственных культурной сое.

С этим нельзя согласиться. Наши материалы и некоторые литературные источники указывают на известную близость сои *G. soja* к мелкосеменным, тонкостебельным, стелющимся и поникающим разновидностям культивируемой сои (Енкен В.Б., 1959; Ала А.Я., 1976; Ала А.Я., Кузин В.Ф., Алексеенко Б.И., 1976).

В целях выяснения вопроса о происхождении культурной сои мы подвергли облучению 50 форм дикой сои гамма-лучами 10 кр. Результаты отбора в опытных и контрольных популяциях по массе 1000 семян приведены в нашей работе (Ала А.Я., 1976), а по габитусу куста, форме листьев и толщине стебля на рисунках 2-5.



Рисунок 2.
Исходная форма сои *G. soja*



Рисунок 3.
Мутант 17 *G. soja*, полученный
после однократного отбора по
габитусу куста,
размеру семени и толщине стебля



Рисунок 4.
Мутант G. soja, полученный после двукратного отбора по габитусу куста, размеру семени и толщине стебля



Рисунок 5.
Мутант 61, полученный после трехкратного отбора

Из M_2 было выделено несколько растений с менее выющимся главным стеблем, чем у исходной формы. Проверка по потомству подтвердила наследственную основу этих мутантов. В M_3 и в дальнейших поколениях отбор по вышеуказанным признакам повторялся. Результаты однократного отбора по габитусу куста представлены на рисунке 3. Из данного рисунка видно, что у мутанта кроме габитуса куста изменились также листья, стебли и другие признаки. Результаты двукратного отбора по габитусу куста и форме стебля представлены на рисунке 4. После двукратного отбора выделено растение с полностью прямостоячим кустом. Потомки унаследовали данный признак, они оказались короче по сравнению с G. soja. В 1973 г. как измененные, так и неизмененные растения были посеяны в поле для идентификации мутантности. Отборы повторили на потомках 1973 г. Из мутанта 61 выделилось значительное количество растений, которые имели прямостоячий главный стебель и слабо выющиеся боковые ветви. Из линии этого мутанта было отобрано растение, которое по фенотипу напоминало культурное растение. После его размножения этого растения вся линия была без выющихся стеблей.

По форме листа, так же как и по габитусу куста, аналогичным образом удалось выделить ряд форм с большими и широкими листьями. У мутанта б1 (рисунок 5) были изменены кроме габитуса куста форма листьев, размер бобов, масса 1000 семян, окраска кожуры семян, окраска бобов и другие признаки. Однако, не удалось изменить форму семян и окраску опушения ни у одного мутанта, которые были обработаны гамма-лучами. Г.О. Штуббе (1966) на томатах доказал возможность возникновения культурных форм растений от их дикорастущих сородичей на основе накопления микромутаций (мелких изменений генетических структур клеток).

Отмеченная разница в размере семян, а также в ряде случаев одновременное изменение габитуса растений в направлении культурного типа могли быть результатом повторного возникновения полигенных мутаций культурности (крупносемянности и др.) в вегетирующих растениях. Кроме того, вероятно, могли произойти сопутствующие (ценные) мутации в интегрированных генетических системах, локализованных на отдельных участках хромосом.

Работа над проблемой получения мутантов *G. soja*, несущих культурные признаки и свойства, неожиданно быстро привела к положительным результатам, так что мы находимся на пути к экспериментальному воспроизведению этапов исторического развития культурной сои.

Известно, что культурные признаки отличаются от диких в первую очередь увеличением тех органов, которые используются человеком. Путем постоянного искусственного отбора в определенном направлении нам удалось из дикого признака получить культурный.

2.1.5. Характеристика генофонда дикой сои по морфологическим признакам

Изучение дикой сои в условиях культуры (1972-2004 гг.) по морфологическим признакам приведена ниже.

Окраска кожуры семян — темно-умбровая, окраска рубчика семян — черная, окраска волосков опушения — рыжая (коричневая), окраска венчика цветка — фиолетовая.

Характер роста растения — незаконченный (индетерминантный). У форм дикой сои с незаконченным характером роста формирование новых узлов происходит в течение всего периода роста, цветение более продолжительное, а верхушечная кисть не образуется. Этот признак диких форм в неблагоприятных условиях по гидротермическому режиму имеет преимущество перед детерминантным и полудетерминантным характером роста и контролируется доминантным геном. Следует заметить, что все морфологические признаки у дикой сои детерминированы доминантными генами и как правило обуславливают адаптивность (Ала А.Я., Ала В.С., Супряга Ю.А., 2000).

Форма куста у диких форм — широкая с большим числом ветвей первого, второго и третьего порядка. Растений с фасцированным стеблем у дикой сои нами не обнаружено.

Растрескиваемость бобов — приспособительный признак и как правило достигает 100% у дикой сои.

Прикрепление нижних бобов в зависимости от погодных условий у различных форм колеблется от 3 до 10 см.

2.2. Мобилизация генетической коллекции культурной сои *G. max*

Одним из важнейших элементов прогресса сельскохозяйственного производства является широкое использование генетических ресурсов. Коллекции полезных растений являются национальным достоянием России.

Сбор, изучение и сохранение полезных для человека растений в наши дни приобретают особое значение, т.к. наблюдается исчезновение биологических видов в результате активной антропогенной деятельности.

При создании генетической коллекции культурных сортов образцов мы руководствовались следующими принципами: в геноме у культурных сортов образцов необходимо иметь максимальное количество рецессивных генов, детерминирующих морфологические признаки (белая окраска венчика цветка, белая окраска кожуры семян, серое опушение, зеленая окраска гипокотилия и т.д.) и хозяйственно-ценные признаки (масса 1000 семян, содержание масла в семенах, тип роста, размер бобов, семян, листьев, толщина стебля, форма семян и т.д.).

Таким образом, генетическая коллекция культурных сортов образцов должна иметь в геноме комплекс рецессивных генов, детерминирующих хозяйственно-ценные и морфологические признаки.

При скрещивании сортов образцов генетической коллекции с комплексом рецессивных генов любой формы дикой сои, в первом поколении можно получать не только промежуточный и дикий тип растений, но и культурный. В таблицах 11 и 12 представлена информация по хозяйственно-ценным и морфологическим признакам генетической коллекции культурных сортов образцов с преобладанием рецессивных генов.

Таблица 11. Характеристика генетической коллекции культурных сортов образцов по хозяйственно-ценным признакам (1996-200 гг.)

№ линии	Происхождение	Урожайность, ц/га	Откл. от стандарта, ц/га	Содержание в семенах, %		Масса 1000 семян, г	Вегетац. период, дни
				белка	масла		
0	ДЯ-1 (ст.)	22,4	-	40,4	20,0	148	112
2	F ₃ <i>G. max</i> х Садовый х <i>G. soja</i> КБл. 550	23,6	+1,2	40,2	19,7	200	113
7	<i>G. max</i> ДЯ-1 х <i>G. soja</i> КЗ 6330	24,5	+2,1	40,5	19,6	169	111
12	<i>G. max</i> ДЯ-1 х <i>G. soja</i> КЗ 6323	27,3	+4,9	39,6	20,7	184	108
15	<i>G. max</i> Юбилейная х <i>G. soja</i> КЗ 6330	21,8	-0,6	39,8	21,1	177	112
23	Садовый	22,2	-0,2	40,3	21,0	156	110
25	Юбилейная	24,1	+1,7	41,1	20,1	201	109
НСР _{0,05} (ц/га)		2,0					

Примечание. Все сортообразцы имеют в геноме гены, детерминирующие рецессивные признаки: белую окраску венчика цветка, желтую окраску кожуры семян и зеленую окраску гипокотыля.

Таблица 12. Характеристика сортообразцов генетической коллекции культурной сои с комплексом рецессивных генов (2001 г.)

№ линии	Происхождение	Урожайность, ц/га	Откл. от стандарта, ц/га	Содержание в семенах, %		Выход белка, ц/га	Выход масла, ц/га	Вегетац. период, дни
				белка	масла			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	ДЯ-1 (ст.) (Россия)	25,6	-	38,4	20,8	9,8	5,3	113
2	F ₁₃ G. max Сад. х G. soja КБл. 550 (Россия)	27,8	2,2	39,0	21,6	10,8	6,0	114
4	G. max Л 62 х G. soja КА-318 (Россия)	32,0	6,4	39,0	19,5	12,5	6,2	113
8	G. max ДЯ-1 х G. soja КЗ 6310 (Россия)	24,8	2,8	38,3	19,3	10,9	5,5	110
11	G. max ДЯ-1 х G. soja КЗ 6323 (Россия)	32,8	7,2	38,1	19,5	12,5	6,4	110
13	Л 686 (Россия)	29,4	3,8	37,5	20,3	11,0	6,0	108
31	F ₇ G. max Л 686 х G. soja КЗ 571 (Россия)	32,0	6,4	38,2	19,4	12,2	6,2	111
33	Гармония (Россия)	29,4	3,8	37,6	20,7	11,1	6,1	112
37	КП-6 (Россия)	28,9	3,3	38,3	19,2	11,1	5,5	112
44	И-56294 (Польша)	30,0	4,4	38,3	20,2	11,5	6,1	112
48	И-58773 (Чехия)	30,2	4,6	38,6	20,2	11,6	6,0	111
49	И-9992 ВНИИОЗ (Россия)	30,6	5,0	38,9	19,2	11,9	5,9	112
51	К-9983 (Беларусь)	29,7	4,1	39,6	21,1	11,8	6,3	112
63	К-9491 (Китай)	33,0	7,4	38,8	21,5	12,8	7,1	115

НСР_{0,05} (ц/га) 2,29

Средняя урожайность семян у сортообразцов за пять лет (1996-2000 гг.) варьировала от 21,8 до 27,3 ц/га при 22,4 ц/га у стандарта. Содержание белка и масла в семенах колебалось у этих сортообразцов от 39,8 до 41,1% от 19,6 до 21,1%, соответственно. Масса 1000 семян колебалась от 156 до 201 г, длина вегетационного периода от 108 до 113 дней (Ала А.Я., Ала В.С., Кашуба Л.К., 2000).

Изучение генетической коллекции в 2001 году (таблица 12) позволило выделить сортообразцы с урожайностью 27,8-33,0 ц/га при 25,6 ц/га у стандарта. Выход белка и масла с гектара у сортообразцов колебался от 9,8 до 12,8 ц и 5,3 до 7,1 ц соответственно. Длина вегетационного периода у линий в генетической коллекции изменялась от 108 до 115 дней.

3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ

«Проблема использования диких видов в эволюции культурных растений является для генетиков и селекционеров наиболее долговечной, если ее нельзя назвать вечной».

(Жуковский П.М., 1959)

Первый научный анализ межвидовой гибридизации принадлежит И. Г. Кельрейтеру (по Цицину Н.В., 1954). Накопив экспериментальные данные о наличии пола у растений и изучив биологию размножения отдельных растений, Кельрейтер впервые в истории науки применил межвидовую гибридизацию растений, им получены гибриды между более чем 50 видами, относящимися к более чем десятку родов (Гайсинович А.Е., 1967).

К.Ф. Гэртнер проделал около 10 тыс. опытов по скрещиванию растений, относящихся к 700 видам, и получил 250 гибридных форм. Однако общие выводы, к которым он пришел, настолько неотчетливы, многословны и часто противоречивы, что не могли привести к установлению серьезных теоретических выводов (Гайсинович А.Е., 1965).

Г. Мендель (1965) о работе К.Ф. Гэртнера заметил, что существенное отличие мы встречаем у тех гибридов, которые остаются константными в потомстве и размножаются как чистые виды.

Ч. Дарвин (1937) показал, что скрещивание создает огромное разнообразие растительных организмов. Он писал: «У растений скрещивание между различными разновидностями или между особями той же разновидности, но различного происхождения, сообщает приплоду особую силу и плодовитость».

Отдаленная гибридизация широко и эффективно использована у вегетативно размножаемых культур. Особое место занимают работы И.В. Мичурина, создавшего этим путем 36 сортов яблонь, 24 сорта вишен и т.д. (Мичурин И.В., 1948, 1948а). Им получены гибриды вишни и черешни, рябины и груши, вишни и черемухи. Широко известны и работы Бербанка, Гонзена и

Бремера по отдаленной гибридизации (Терновский М.Ф., 1971).

Отдаленная гибридизация в настоящее время является крупным самостоятельным разделом генетики и селекции (Петров Д.Ф., 1967). Этот метод является неисчерпаемым резервом создания новых форм культурных растений, отвечающих самым высоким требованиям современного растениеводства. Он позволяет создавать совершенно новые, невиданные ранее растения.

Отдаленная гибридизация - важнейший метод селекционной работы. Теперь нет ни одной сельскохозяйственной культуры, которой бы не коснулся этот высокоэффективный метод. С его помощью созданы ценные сорта зерновых, разновидности и формы гибридов между пыреем и пшеницей, пыреем и рожью, пшеницей и элимусом, пшеницей и рожью и др. Новые огромные площади занимают посевы высокомасличного подсолнечника, вилтоустойчивого хлопчатника, ракоустойчивого картофеля, иммунного по многим болезням табака, плодовых, ягодных, декоративных и других культур - целый ряд ценных сортов, и все они получены на основе метода отдаленной гибридизации. Это пока единственный метод создания принципиально новых растений, объединяющих в своей наследственной основе наиболее ценные черты и признаки культурных и дикорастущих растений (Цицин Н.В., 1981).

По Г.Д.Карпеченко (1935) среди отдаленных скрещиваний можно различать две основные группы: 1) конгруэнтные скрещивания, когда родительские формы, несмотря на большое различие в генах, имеют соответствующие хромосомы, которые могут комбинировать у гибридов без понижения жизнеспособности или фертильности их, по крайней мере, в большинстве случаев; 2) инконгруэнтные скрещивания, когда родительские формы имеют уже «несоответственные» хромосомы или иное число их, или различия в плазме...

Не вызывает сомнения, что межвидовые гибриды *G.mah* x *G.soja* относятся к конгруэнтной группе отдаленных гибридов.

В.К. Шумный, Л.А. Першина, А.И. Щапова (1979) при скрещивании дикой ячменной травы *H. jubatum* L. с двумя видами ржи получили межродовые гибриды промежуточного типа.

К.Дж. Фрей (по Мережко, 1984) детально изучил разнообразие дикорастущего овса из районов Средиземноморья. Он обнаружил у *A. sterilis* блоки генов, способные резко повысить продуктивность сортов культурного овса: экспериментально было показано, что в этом случае с помощью беккроссов можно получить линии на 25-30% более урожайные, чем реципиент.

Для создания новых высокопродуктивных зерновых культур в Главном ботаническом саду РАН продолжается изучение пшенично-ржаных гибридов или тритикале. Получены сорта с прочным коротким стеблем и крупным стекловидным зерном, причем в одном колосе содержится 70-90 зерен, а урожайность культуры превышает 100 ц/га.

Высокоурожайный сорт тритикале Восе 2 создан в Таджикистане совместно с ВИР. Следует особо отметить высокую активность фотосинтетического аппарата этой культуры (Овчинников Ю.А., 1983).

Первые удачные скрещивания в 30-е годы прошлого века осуществлены

между видами культурной и дикой сои, относящихся к одному подроду *Soja* (Оганьян В.Н., 1937; Берлянд С.С., 1938).

Гибриды между культурной и дикой соей получены В.А. Золотницким (1962). Кроме того, ему удалось получить весьма ценные формы: Хабаровская 5 и Хабаровская 23 путем индивидуального отбора из межвидовых гибридов с вегетационным периодом 75 дней.

При анализе гибридов культурная х дикая соя (Karasawa K., 1936) показано, что в F_1 форма листа, время цветения, размер и форма бобов, размер и масса семян имеют промежуточное наследование.

C.R. Weber (1950) весьма обстоятельно изучил гибриды между культурной и дикой соей по размеру семян, времени созревания, содержанию белка и масла в семенах и йодному числу масла.

L.P. Williams (1948) нашел, что высокое содержание белка доминировало в F_1 и F_2 и наблюдалась трансгрессия по этому признаку у межвидовых гибридов.

М.Ф. Козак (1978, 1981) отмечает, что в анатомической структуре стебля у межвидовых гибридов сочетаются черты строения обеих родительских форм. Наследование окраски семянной кожуры у межвидовых гибридов находится под контролем, по крайней мере, семи пар аллелей основного действия, нескольких генов - модификаторов и комплементарных генов.

Т.С. Седова изучала возможность гибридизации между четырьмя дикими видами сои подрода *Glucine*, дикорастущей уссурийской и сортами культурной сои подрода *Soja* в шести типах скрещиваний. Делаются заключения о реализации межвидовой несовместимости между видами подродов *Glucine* и *Soja* на постзиготной стадии и о значительной генетической дивергенции этих диких и культурного вида сои (Седова Т.С., 1982, 1984).

Изучение хозяйственно-ценных признаков у беккроссированных форм F_4BC_2 показало, что по массе семян одного растения, массе 1000 семян и т.д. межвидовые гибриды пригодны для практического использования (Ала А.Я., 1983, 1984).

Показано, что при скрещивании диких форм с сортом Юбилейная, имеющим в своем геноме большое количество рецессивных генов, получаются гибриды, пригодные для практического использования, без беккроссирования (Ала А.Я., Гамолин А.А., 1985; Ала А.Я., 1987).

По данным П.В. Тихончука (1990), дикую сою целесообразно использовать в качестве источника скороспелости и повышенного содержания белка в семенах, высокой ветвистости и большого числа бобов на растении. При скрещивании *G. max* и *G. soja* среди гибридов культурного типа выделены трансгрессивные формы по высоте (до 16%) и по массе семян с растения (до 161%). Получены гибриды, превышающие материнские формы по числу ветвей на 175%, бобов — на 148%, содержанию белка в семенах на 5,1%.

Методом беккроссирования с использованием *G. soja* выведены американские сорта: Canatto, IA 2005, SS 201, SS 202, Nattosan, Nattowa (Coble C. et. al., 1991).

Изучение генетической системы, детерминирующей признаки у гибридов дикой и культурной сои, представляет интерес как общебиологическая проблема, затрагивающая механизм адаптации растений к разнообразным

условиям выращивания и имеющая прикладной характер при использовании новых перспективных вариантов в генетико-селекционных исследованиях.

Однако следует заметить, что в настоящее время как в нашей стране, так и за рубежом, перспективные формы дикой сои в генетико-селекционных исследованиях при выведении новых сортов используются недостаточно. Отчасти это объясняется тем, что до сих пор не разработаны схемы, этапы и принципы скрещивания, беккроссирования и отбора хозяйственно-ценных признаков у гибридов *G. max* x *G. soja*.

3.1. Изменчивость и наследование количественных признаков у межвидовых гибридов

Задачи увеличения производства продуктов питания, рационального использования энергоресурсов с особой остротой поставили вопрос об увеличении адаптивного потенциала культивируемых видов растений. Одним из наиболее перспективных путей получения принципиально новых генетических вариантов является скрещивание культурных сортов с дикими формами.

В настоящее время установлена решающая роль отдаленной гибридизации в эволюции многих видов растений (Шкутина Ф.М., Будашкина Е.Б., 1974). П.М. Жуковский (1959) отмечал, что ценность отдаленной гибридизации заключается в том, что она обеспечивает приток новых генов.

В последнее время в литературе все чаще освещаются вопросы относительно прогрессирующего процесса обеднения генофонда по ряду важных продовольственных культур. Все настойчивее раздаются требования о необходимости создания банков генетического материала и сходных организмов. В этом отношении отдаленная гибридизация с мощным формообразовательным процессом способна решить проблему пополнения культурных видов (Брежнев Д.Д., 1981).

Современные методы генетики позволяют значительно расширить генетический потенциал хозяйственно-ценных признаков благодаря отдаленной гибридизации культурной сои с дикорастущими формами. В связи с этим селекционная ценность отдельных особей в каждом поколении будет определяться не только значением признака у этих особей и их потомков, но и степенью гомозиготности последних (Гинсбург Э.Х., 1984).

В.А. Драгавцевым (1993) предложен системный подход к изучению количественных признаков. Он показал, что эколого-генетическая формула количественного признака есть система взаимосвязанных количественных и лимитирующих факторов внешней среды. Наши исследования (Ала А.Я., Остапенко Т.Ф., 1979; Ала А.Я., Волошина З.В., 1981; Ала А.Я., Куш Т.Ф., 1981, 1981; Ала А.Я., 1982, 1984), которые согласуются с литературными данными (Ting C.L., 1946; Золотницкой В.А., 1963; Hymowitz T., Hadley H., Palmer R., 1972; Erichson L.R., Beversdorf W.D., Ball S.T., 1982), показали, что дикорастущий вид в зависимости от мест сбора имеет в своих популяциях отдельные генотипы с повышенным содержанием белка в семенах, увеличенным числом узлов на главном стебле. Отдельные формы насчитывают более 4 тыс. семян на растении, что представляет особую ценность при создании сортов интенсивного типа.

Масса семян одного растения. По данным (Ала А.Я., Остапенко Т.Ф., 1979), масса семян одного растения в трех популяциях межвидовых гибридов без отбора в F₂, Амурская 382 x дикая, Амурская 310 x дикая и Смена x дикая соответственно составила $17,5 \pm 2,2$, $14,7 \pm 0,9$ и $13,9 \pm 1,2$ при $11,3 \pm 0,6$ г у стандартного сорта Амурская 310. По коэффициенту вариации межвидовые гибриды от стандартного сорта не отличались. При выращивании этих же гибридов в условиях, близких к производственным, они существенно уступили сорту Амурская 310 по урожайности (Ала А.Я., 1984).

В таблице 13 представлены данные по изменчивости и наследованию массы семян одного растения в F₂ G. max x G. soja.

Таблица 13. Изменчивость и наследование массы семян одного растения в F₂ G. max x G. soja (1982)

Родители, потомки	Средние, г	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
G. max			
Юбилейная	$41 \pm 1,2$	36,5	4-89
Линия 685	$42 \pm 1,3$	29,7	11-70
Линия 62	$42 \pm 1,7$	38,0	9-77
Budgoska	$38 \pm 1,1$	32,1	9-65
G. soja			
Архаринская КА 304	$22 \pm 1,0$	24,1	13-33
Архаринская КА 318	$20 \pm 2,2$	55,9	3-41
Белогорская КБ 222	$19 \pm 1,3$	44,3	3-36
Белогорская КБ 82	$18 \pm 1,4$	51,7	3-34
Белогорская КБ 214	$20 \pm 1,9$	60,9	4-53
Зейская КЗ 602	$19 \pm 0,9$	47,1	3-48
Зейская КЗ 580	$20 \pm 2,2$	56,0	2-42
Зейская КЗ 603	$7 \pm 0,6$	37,5	2-12
F ₂ G. max x G. soja			
Юбилейная x КЗ 602	$50 \pm 3,3^+$	43,2	6-109
Юбилейная x КБ 222	$51 \pm 4,8^+$	50,1	36-81
Юбилейная x КБ 82	$44 \pm 7,4$	50,1	14-81
Юбилейная x КЗ 580	$42 \pm 4,0$	50,9	8-77
Юбилейная x КБ 214	$38 \pm 5,5$	74,8	4-93
Юбилейная x КА 304	$38 \pm 4,3$	51,6	10-72
Линия 685 x КЗ 603	$56 \pm 4,5^+$	38,5	8-105

1	2	3	4
Линия 685 x КА 318	44 ± 4,3	58,3	11-99
Линия 685 x КБ 82	50 ± 6,8 ⁺	50,8	11-100
Линия 685 x КЗ 580	52 ± 3,6 ⁺	62,9	16-98
Линия 685 x КБ 214	86 ± 3,7 ⁺	30,6	67-104
Линия 62 x КА 318	38 ± 4,2	38,4	21-100
Линия 62 x КБ 222	83 ± 7,1 ⁺	71,4	25-174
Линия 62 x КБ 82	47 ± 3,6	61,5	9-105
Линия 62 x КБ 214	38 ± 4,9	81,9	8-100
Budgoska x КЗ 602	45 ± 2,7	35,4	15-77
Budgoska x КБ 82	41 ± 4,1	29,7	22-66
Budgoska x КБ 222	30 ± 3,9	58,6	6-68
Budgoska x КБ 214	51 ± 4,1	40,0	20-103

Примечание. + средние достоверно превышают материнские сортообразцы.

У культурной сои масса семян максимальной была у линий 685 и 62, затем у Юбилейной. Польский сорт Budgoska несколько уступил по массе семян одного растения вышеуказанным сортообразцам. Дикие формы, за исключением КЗ 603, по урожайности различались незначительно. Архаринская форма КА 304 превысила другие изучаемые номера. Гибриды F₂ Юбилейная x КЗ 602, Юбилейная x КБ 222, Юбилейная x КБ 82 превысили материнский сорт по средним соответственно на 7,8 и 3 г. Аналогичные гибриды с линией 685 еще больше увеличили средние величины. Так, у межвидового гибрида F₂ линия 685 x КБ 214 превышение составило 44 г, у этого гибрида гетерозис составил 205%. У гибрида F₂ линия 685 x КЗ 603 масса семян с растения превысила материнскую форму на 14 г или на 133%. Гибриды F₂ линия 685 x КБ 82, линия 685 x КЗ 580 превысили по продуктивности культурную сою на 8 и 10 г соответственно.

Скращивание линии 62 культурной сои с дикой КБ 222, собранной в Белогорском районе, позволило выделить в F₂ трансгрессивную форму с массой семян одного растения 174 при 77 и 36 г соответственно у родителей культурной и дикой сои. В F₂ у этого гибрида средняя масса семян одного растения составила 83 г или на 41 г больше культурной сои.

По данным У. Уильямс (1968), трансгрессивное расщепление может возникать лишь в тех случаях, когда один или оба родителя не обладают крайней степенью выражения фенотипа, которое может дать генетическая система, и когда оба родителя имеют положительные и отрицательные аллели в разных локусах.

Межвидовые гибриды Budgoska x КЗ 602 и Budgoska x КБ 214 оказались выше материнской формы на 7 и 13 г соответственно.

Анализ межвидовых гибридов позволяет заметить, что в F₂ не только по массе семян одного растения получено большое количество трансгрессивных форм, но и по средним величинам 14 гибридных комбинаций оказались выше

культурного родителя. Во всех этих случаях уместно говорить о сверхдоминировании массы семян одного растения в сторону культурного родителя. Ввиду того, что сверхдоминирование, как правило, обусловлено гетерозисом, отбор элитных растений целесообразно проводить после затухания гетерозиса.

Ряд авторов (Mehta S.K., Lal M.S., Beohar A.V., 1984) показали, что гетерозис по массе семян с одного растения в F_1 варьировал от 3,6 до 249,4% по отношению к лучшему родителю и от 8,5 до 291,8% по отношению к среднему родителю.

Коэффициент вариации массы семян одного растения у культурной сои колебался от 29,7 (линия 685) до 38% (линия 62) и значительно уступил дикой сое. У последних изменчивость этого признака варьировала от 24,1 (КА 304) до 60,9% (КБ 214). Межвидовые гибриды F_2 сорт Юбилейная x КБ 214, линия 62 x КБ 222, линия 62 x КБ 214 существенно превысили по коэффициенту вариации родительские формы. Однако следует заметить, что форма дикой сои КБ 214 с максимальными линейными размерами изменчивости передала это свойство гибридам с Юбилейной и линией 62. В F_2 коэффициент вариации массы семян одного растения колебался от 30,6 (линия 685 x КБ 214) до 81,9% (линия 62 x КБ 214). Легко заметить, что при скрещивании формы дикой сои КБ 214 с сортообразцом 685 коэффициент вариации у гибридных растений приблизился к культурной сое, а при скрещивании этой формы с линией 62 изменчивость массы семян в F_2 резко возросла и превысила отцовскую дикую форму на 21%.

Число семян одного растения. Корреляция урожая семян с растения с числом семян у межвидовых гибридов варьировала от 0,88 до 0,95 в зависимости от окраски кожуры семени (Ала А.Я., 1984).

Число семян одного растения у культурных сортообразцов по лимитам варьировало от 63 до 963, у диких форм - от 35 до 5056, в F_2 - от 19 до 4901 (таблица 14). Средние величины в этих популяциях составили соответственно от 194 до 269, от 303 до 2320, от 170 до 1905, соответственно. При скрещивании формы КБ 214 дикой сои, насчитывающей максимальное количество семян на одно растение (1517), с линией 685 в F_2 имеет место высокая комбинационная способность. Так, число семян на растении у этого гибрида составило 1297.

Таблица 14. Изменчивость и наследование числа семян одного растения в F_2 G. max x G. soja (1982)

Родители, потомки	Средние, г	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
G. max			
Юбилейная	194 ± 5	35,8	70-549
Линия 685	233 ± 6	27,8	63-347
Линия 62	246 ± 8	38,7	42-415
Budgoska	269 ± 9	38,4	80-963
G. soja			
Архаринская КА 304	769 ± 37	34,4	203-1303

1	2	3	4
Архаринская КА 318	1386 ± 155	57,3	203-2598
Белогорская КБ 222	2320 ± 94	49,6	203-3028
Белогорская КБ 82	1267 ± 107	54,1	182-2685
Белогорская КБ 214	1517 ± 166	69,4	196-5056
Зейская КЗ 602	713 ± 31	43,4	35-2003
Зейская КЗ 580	394 ± 32	45,8	110-821
Зейская КЗ 603	303 ± 22	39,2	92-562
F ₂ G.max x G. soja			
Юбилейная x КЗ 602	493 ± 53 ⁺⁺⁺	70,8	35-2003
Юбилейная x КБ 222	312 ± 116 ⁺⁺⁺	64,8	188-546
Юбилейная x КБ 82	289 ± 48 ⁺⁺⁺	50,0	85-442
Юбилейная x КЗ 580	422 ± 56 ⁺⁺⁺	71,5	76-1270
Юбилейная x КБ 214	602 ± 172 ⁺⁺⁺	85,7	39-1555
Юбилейная x КА 304	443 ± 47 ⁺⁺⁺	54,4	100-974
Линия 685 x КЗ 603	415 ± 43 ⁺⁺⁺	51,0	108-1171
Линия 685 x КА 318	685 ± 105 ⁺⁺⁺	55,3	127-1321
Линия 685 x КБ 82	636 ± 117 ⁺⁺⁺	66,3	130-1534
Линия 685 x КЗ 580	672 ± 170 ⁺⁺⁺	62,3	178-1128
Линия 685 x КБ 214	1297 ± 630 ⁺⁺⁺	50,5	834-1760
Линия 685 x КЗ 602	929 ± 58 ⁺⁺⁺	55,6	86-1540
Линия 62 x КА 318	330 ± 37 ⁺⁺⁺	43,9	142-594
Линия 62 x КБ 222	1905 ± 78 ⁺⁺⁺	92,5	569-4901
Линия 62 x КБ 82	1041 ± 90 ⁺⁺⁺	75,4	124-2533
Линия 62 x КБ 214	642 ± 40 ⁺⁺⁺	85,1	120-2140
Линия 62 x КЗ 602	389 ± 89 ⁺⁺⁺	60,8	179-885
Budgoska x КЗ 602	667 ± 54 ⁺⁺⁺	48,7	218-1449
Budgoska x КБ 82	693 ± 72 ⁺⁺⁺	31,4	468-1127
Budgoska x КБ 222	170 ± 21	56,4	27-364
Budgoska x КБ 214	359 ± 24 ⁺⁺⁺	34,6	176-574
Budgoska x КБ 304	594 ± 70 ⁺⁺⁺	53,1	19-1169
Budgoska x КБ 603	291 ± 24	27,1	215-452

Примечание. +++ p < 0,001 средние достоверно превышают материнские сортообразцы.

Однако у межвидовых гибридов, полученных с сортами Юбилейная, Budgoska и линией 62 форма дикой сои КБ 214 характеризуется низкой комбинационной способностью. Средние величины у этих гибридов составили 602, 359 и 642 соответственно. Гибридная комбинация F_2 линия 685 x КБ 214 по числу семян превысила другие гибриды, полученные с формой КБ 214 от 2,4 до 4,2 раза. Из этих данных видно, что у гибрида F_2 линия 685 x КБ 214 при наследовании числа семян одного растения имеет место неполное доминирование генов дикой сои. Данное явление наводит на мысль, что виды различаются реципрокной транслокацией. По-видимому, в эволюции генома дикой сои сыграла определенную роль транслокация.

Генный материал дикой сои по отношению к культурной, вероятно, в такой степени генетически дивергентен, что гомологичного синапсиса в профазе мейоза между ними не происходит, что вызывает появление транслокации хромосом.

В Нобелевской лекции Т. Морган, говоря о свойствах гена, заметил, что не отдельные хромосомы, а скорее отдельные гены стремятся лечь рядом при приближении хромосом друг к другу в процессе синапсиса в профазе мейоза (Лобашев М.Е., 1966).

Гибриды F_2 линия 62 x КБ 222 и линия 62 x КБ 82 также насчитывали большое число семян на растении (1905 и 1041) и по типу семян (окраска кожуры, форма) напоминали дикую сою. У первого гибрида было выделено растение, насчитывающее 4901 семя, у второго - 2533 при максимальных значениях у отцовских форм (дикая соя) 3028 и 2685 соответственно. Все эти растения имели весьма мелкие семена, хотя значительно превысили дикую сою.

Коэффициент вариации числа семян одного растения у культурной сои варьировал от 27,8 (Л 685) до 38,7% (Л 62), у дикой - от 34,4 (КА 304) до 69,4% (КБ 214), в F_2 - от 27,1 (Budgoska x КЗ 603) до 92,5% (Л 62 x КБ 222).

Следует отметить, что, как и следовало ожидать, средние величины по числу семян одного растения у межвидовых гибридов значительно выше по сравнению с культурными сортами. Кроме этого, при скрещивании линии дикой сои КА 318, КБ 82, насчитывающих наибольшее количество семян на растении, с культурными сортообразцами, гибридные растения второго поколения наследовали это свойство от диких форм. Эти формы дикой сои можно рекомендовать в качестве источников генов при межвидовой гибридизации к культурным сортообразцам.

Масса 1000 семян. К. Karasawa (1936) при скрещивании культурной сои с дикой обнаружил, что масса 1000 семян у гибридов первого поколения составила 62 г при 297 и 18 г соответственно у родителей. По данным G.R. Weber (1950), аналогичные параметры в F_1 , F_2 у культурной и дикой сои соответственно составили 58, 50, 162 и 16 г. Лимиты растений по этому признаку в F_2 колебались от 26 до 90 г. Когда K.L. Vuhg (1976) скрестил сорт Hill (198г) с дикой соей (7г), ранги линии F_3 по крупности семян варьировали от 28 до 72 г. В опытах М.Ф. Козак (1974) масса 1000 семян в F_1 составила 53 г при 141 и 13 г у культурной и дикой сои. В наших опытах А.Я. Ала (1984), при оценке наследования массы 1000 семян между G. max (166 г) и G. soja (31 г), было выявлено, что растения F_1 , (51 г), F_2 (61 г) уклонились в сторону дикой сои. При этом лимиты отдельных растений по крупности семян

варьировали в F_1 от 33 до 61, в F_2 - от 48 до 82 г. У гибридов F_4 , $G. \text{max}$ Амурская 382 x $G. \text{soja}$ дикая, Амурская 310 x дикая, Смена x дикая масса 1000 семян составила 60, 86 и 68 г соответственно. Ранги отдельных растений в F_4 Амурская 310 x дикая колебались от 45 до 150 г, что свидетельствует о возможности отбора отдельных крупносемянных форм в старших поколениях. При сравнении матовых семян с глянцевыми у одних и тех же гибридов седьмого поколения последние оказались значительно крупнее. Однако среди растений с глянцевыми семенами наиболее крупносемянными (98 г) были темносемянными. Аналогичные формы с матовыми семенами имели массу 1000 семян всего лишь 56 г. Среди матовых семян наиболее крупными оказались растения с желтой окраской кожуры.

По массе 1000 семян имеются большие различия как между культурными сортообразцами, так и дикими формами (таблица 15). Наиболее крупносемянный сорт Юбилейная превысил дикие формы в 8-16 раз, а менее крупносемянный Budgoska в 6-10 раз.

Таблица 15. Изменчивость и наследование массы 1000 семян в F_2 $G. \text{max}$ x $G. \text{soja}$ (1982)

Родители, потомки	Средние, г	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
$G. \text{max}$			
Юбилейная	220 ± 2,8	16,4	100-297
Линия 685	178 ± 1,9	10,9	124-247
Линия 62	181 ± 2,2	12,9	68-288
Budgoska	144 ± 1,7	13,5	90-196
$G. \text{soja}$			
Архаринская КА 304	26 ± 0,4	11,3	21-33
Архаринская КА 318	14 ± 0,5	16,9	11-17
Белогорская КБ 222	15 ± 0,3	14,9	11-27
Белогорская КБ 82	14 ± 0,2	8,3	12-17
Белогорская КБ 214	14 ± 0,4	19,3	12-28
Зейская КЗ 602	29 ± 0,5	15,0	22-53
Зейская КЗ 580	22 ± 0,5	12,1	18-28
Зейская КЗ 603	24 ± 0,7	16,8	18-32
F_2 $G. \text{max}$ x $G. \text{soja}$			
Юбилейная x КЗ 602	119 ± 0,7	38,2	47-213
Юбилейная x КБ 222	174 ± 13,1	13,0	149-193
Юбилейная x КБ 82	156 ± 6,6	12,6	129-183
Юбилейная x КЗ 580	126 ± 9,3	39,7	44-188

1	2	3	4
Юбилейная х КБ 214	77 ± 15,2	59,1	45-186
Юбилейная х КА 304	93 ± 8,1	44,3	29-187
Линия 685 х КЗ 603	142 ± 6,5	22,4	44-198
Линия 685 х КА 318	58 ± 5,2	32,1	34-95
Линия 685 х КБ 82	90 ± 7,0	29,0	49-144
Линия 685 х КЗ 580	82 ± 8,9	26,7	58-118
Линия 685 х КБ 214	70 ± 10,5	21,4	59-80
Линия 685 х КЗ 602	58 ± 2,0	11,8	48-73
Линия 62 х КА 318	144 ± 4,7	12,8	122-186
Линия 62 х КБ 222	49 ± 7,4	34,1	36-77
Линия 62 х КБ 82	59 ± 4,9	33,3	30-93
Линия 62 х КБ 214	60 ± 3,9	25,0	45-87
Линия 62 х КА 304	82 ± 11,1	38,3	49-134
Линия 62 х КЗ 602	85 ± 5,0	15,5	63-104
Budgoska х КЗ 602	75 ± 4,3	34,8	33-158
Budgoska х КЗ 603	143 ± 6,1	13,6	118-178
Budgoska х КБ 82	61 ± 4,1	20,1	48-80
Budgoska х КБ 222	182 ± 9,8	23,4	52-233
Budgoska х КБ 214	139 ± 4,0	14,5	112-185
Budgoska х КА 304	70 ± 4,6	29,6	38-116

По международному классификатору СЭВ (Корсаков Н.И. и др., 1981) по массе 1000 семян сортообразцы Budgoska, линии 685 и 62 относятся к средним, Юбилейная - крупным, дикие формы - к очень мелким. В F₂ по крупности семян выделяются Юбилейная х КБ 82 и Юбилейная х КБ 222. В обоих случаях масса 1000 семян наследовалась по принципу неполного доминирования материнского сорта. Спектр расщепления у этих гибридов в F₂ варьировал соответственно от 129 до 183 и от 149 до 193 г, что значительно меньше, чем у материнского сорта. Судя по средним величинам, можно заметить о незначительной роли генов дикой сои в выражении признака в этих комбинациях. Гибриды Юбилейная х КЗ 602 и Юбилейная х КЗ 580 имели аддитивный характер наследования. В гибридах с дикими формами КБ 214 и КА 304 на характер наследования размера семени доминирующее влияние оказывали гены дикой сои.

Линия 685 превысила в 6 раз самую крупносемянную дикую форму КЗ 602 и в 17 раз мелкосемянные КА 318, КБ 82 и КБ 214. Перспективная комбинация линия 685 х КЗ 603 в F₂ имела максимальную крупность 142 г и размер семени наследовался по принципу неполного доминирования генов

культурной сои. Отдельные растения у этого гибрида имели крупность семян от 44 до 198 г при 124-247 г у материнского сортообразца и 18-32 г — у отцовской формы. Средние величины у других пяти гибридов с линией 685 варьировали от 58 до 90 г. Следовательно, можно говорить о неполном доминировании генов дикой сои, контролирующих размер семени. Комбинационная способность диких форм с линией 685, так же как и с сортом Юбилейная, по массе 1000 семян оказалась различной.

Топкроссные скрещивания диких форм с линией 62 позволили выделить в F_2 гибридную комбинацию линия 62 x КА 318 с массой 1000 семян $144 \pm 4,7$ при $181 \pm 2,2$ и $14 \pm 0,5$ г соответственно у родительских форм. Спектр расщепления в F_2 колебался от 122 до 186 г, у культурной сои - от 68 до 288 г, дикой - от 11 до 17 г. Однако следует заметить, что самая мелкосемянная форма дикой сои показала наивысшую комбинационную способность с линией 62.

При скрещивании польского сорта Budgoska с различными формами дикой сои в комбинации F_2 Budgoska x КБ 222 наблюдается сверхдоминирование генов культурного сорта, который был использован в качестве материнской формы. Масса 1000 семян у гибрида составила $182 \pm 9,6$ при $144 \pm 1,7$ и $15 \pm 0,3$ г соответственно у родительских форм.

По крупности семян гибрид превысил сорт Budgoska на 38 г, или на 26%, а дикую сою на 167 г. С таким явлением при скрещивании культурных сортов с дикими формами мы сталкиваемся впервые. Вместе с тем следует отметить, что во втором поколении межвидового гибрида Budgoska x КБ 222 выщепилось одно растение с диким типом куста и массой 1000 семян 52 г, ряд растений оказался с промежуточным типом, а абсолютное большинство было похоже на материнский сорт. Самая крупносемянная форма превысила культурный сорт на 89 г, или на 62%.

У гибридов Budgoska x КБ 214 размер семени наследовался в F_1 по принципу доминирования, в F_2 — неполного доминирования генов материнского сорта.

Генетический анализ F_1 - F_2 G. max x G. soja позволяет заметить, что в F_1 появлялись желтосемянные, черноссемянные растения, а также других оттенков.

Анализ связи крупносемянных гибридов, полученных от скрещивания желтосемянных культурных сортообразцов с дикими формами, позволяет заметить, что в F_1 появились в основном желтосемянные растения (80-90%) и реже с черной, зеленой, коричневой окраской кожуры семени. Однако, среди желтосемянных выделяется 20-30% растений с темным или коричневым рубчиком, которые могут иметь темный или коричневый рисунок. Все крупносемянные гибриды унаследовали от дикой сои фиолетовую окраску венчика цветка, антоциановую окраску гипокотилия и рыжее опушение.

Следует отметить, что иногда среди межвидовых гибридов выявляли растения (потомство F_1) по окраске кожуры семян желтые с темным седлом от рубчика, придающего зеленый оттенок, которые были гомозиготны и в дальнейших поколениях F_3 — F_5 не расщеплялись. Гибриды F_2 , константные по морфологическим и хозяйственно-ценным признакам, следует включать в селекционный процесс по сокращенной схеме (селекционный питомник, конкурсное сортоиспытание).

Изучение изменчивости и наследования массы 1000 семян показало, что при скрещивании диких форм с сортами Юбилейная и Budgoska выделено по четыре гибрида, с линиями 685 и 62 - по одному, у которых средняя крупность

семян приблизилась к культурным сортообразцам. Анализ растений F_2 показал, что наследование размера семени связано в основном с типом гибрида. У гибридов с культурным типом доминирующую роль играют гены культурных сортообразцов, у гибридов с промежуточным и диким типом - гены диких форм.

Стебель. Тип роста растений у сои имеет важное значение в селекционной работе, так как этот признак в значительной мере характеризует пригодность сорта к интенсивным технологиям. Сорта сои, у которых рост стебля прекращается в период цветения и на верхушке образуется хорошо развитая цветочная кисть, относится к группе с ограниченным, детерминантным типом роста. Растения диких видов и ряд сортов культурной сои имеют неограниченный, индетерминантный рост, который продолжается и после цветения (Щелко Л.Г., 1995). Доминирует неограниченный тип роста, обусловленный геном Dt_1 . Наблюдения М.Ф. Козак (1974) показали, что нижняя часть стебля в F_1 у межвидового гибрида по толщине устойчива к полеганию, а по фасциации почти не отличалась от стебля культурной сои. Для остальной части стебля, от начала ветвления до верхушки, характерна тонкостебельность и сильная склонность к ветвлению и завиванию.

При скрещивании сортов Амурская 310, Амурская 382 и Смена с дикой соей (Ала А.Я., Остапенко Т.Ф., 1979), как и следовало ожидать, вариация длины стебля значительно увеличилась по сравнению с культурной соей. Кроме этого, гибриды по типу куста были или промежуточными, или близкими к дикому. В F_2 не было выделено ни одного растения по типу куста культурной сои. Все эти гибриды в дальнейшей селекционной работе целесообразно дважды беккроссировать культурными сортообразцами (Ала А. Я., 1984).

Характер наследования стебля в F_1 - F_4 $G. max$ x $G. soja$ прямых и обратных гибридов представлен в таблицах 16 и 17.

Таблица 16. Наследование длины стебля в F_1 - F_4 $G. max$ x $G. soja$

Родители, потомки	Средние, см	Коэффициент вариации, %	Лимиты, см
1	2	3	4
1979 г.			
$G. max$ Садовый	70,3 ± 4,0	17,0	55-98
F_1	95,4 ± 7,1 ⁺	16,7	75-115
F_2	89,3 ± 6,5 ⁺	25,1	56-140
$G. soja$ КТ 110	93,0 ± 1,6	4,1	86-95
1981 г.			
$G. max$ сорт МК-1	38,4 ± 1,1	12,4	33-43
F_3	62,0 ± 2,9 ⁺	23,2	36-90
F_4	61,6 ± 2,6 ⁺	19,0	31-80
$G. soja$ КТ 158	55,7 ± 3,4	25,2	30-75
$G. max$ сорт ВНИИС-1	47,7 ± 1,6	16,2	35-57

1	2	3	4
F ₃ ВНИИС-1 x КТ 110	48,9 ± 2,9	27,1	26-75
F ₃ КТ 110 x ВНИИС-1	48,6 ± 2,9	25,3	23-70
G. soja КТ 110	74,6 ± 4,7	17,8	55-95
G. max Goldsoy	42,6 ± 1,5	17,4	30-57
F ₃ Goldsoy x Л. 158	52,1 ± 2,3 ⁺	23,1	30-75
F ₃ Л. 158 x Goldsoy	54,7 ± 3,8 ⁺	32,6	35-105
G. soja Л. 158	59,0 ± 7,0	33,2	42-90
1982 г.			
G. max Юбилейная	48 ± 3,2	24,1	23-68
F ₂	70 ± 2,3 ⁺	18,2	49-96
G. soja КБ 233	108 ± 6,4	23,1	92-163
G. max мутант 28	47 ± 2,0	24,4	32-61
F ₃	71 ± 2,0 ⁺	20,4	48-98
G. soja КБ 550	140 ± 0,5	26,5	120-155

Примечание. + - средние значения достоверно превышают культурную сою.

Родительские формы по длине стебля сильно различались. В первом поколении G. max Садовый x G. soja КТ 110 наследование шло по принципу сверхдоминирования дикой сои. Во втором поколении средняя величина несколько снизилась, но спектр расщепления, как и следовало ожидать, был значительно шире, чем в F₁. При скрещивании весьма короткостебельного сорта МК-1 с формой дикой сои КТ 158, у которой высота в среднем превысила сорт на 17,3 см, в F₃, F₄ средняя длина стебля возросла на 23,6 и 23,2 см соответственно. Следует заметить, что у сорта МК-1 короткостебельность является главным недостатком. Однако, с помощью межвидовой гибридизации этот недостаток легко устраняется.

При скрещивании сорта ВНИИС-1 с дикой соей КТ 110 у рецiproчных гибридов третьего поколения цитоплазматического эффекта по длине стебля не было обнаружено. Так, длина стебля у гибридов составила 48,9 и 48,6 см при 47,7 см у сорта ВНИИС-1, т.е. средние увеличились на 1 см, но отдельные растения превысили культурную сою от 13 до 18 см.

У прямого гибрида G. max Goldsoy x G. soja линия 158 и обратного G. soja линия 158 x G. max Goldsoy произошло увеличение средней длины стебля соответственно на 9,5 и 12,1 см по сравнению с культурной соей. При использовании дикой сои в качестве материнской формы максимальной была не только средняя величина, но и лимиты отдельных растений, превысившие прямой гибрид на 30 см, что говорит, возможно, и о цитоплазматическом эффекте.

Скрещивание короткостебельного сорта Юбилейная с формой дикой сои КБ 233 и низкорослого мутанта 28 с КБл. 550 увеличило длину стебля в F₂, F₃ на 22 и 24 см соответственно по отношению к материнским формам.

В таблице 17 представлены данные по наследованию длины стебля в F_2 , $G. max$ x $G. soja$. Родительские сорта по этому признаку сильно различались. Так, культурные сортообразцы Садовый, ДЯ 1 и Юбилейная имели длину стебля $53,8 \pm 1,1$, $62,5 \pm 1,4$ и $47 \pm 0,8$ см соответственно. У форм дикой сои длина стебля колебалась от $94,5 \pm 6,9$ до $162 \pm 15,1$ см. В F_2 у гибридов, полученных с мутантом Садовый, длина стебля заметно возросла. Максимального значения она достигла у гибрида Садовый x КЗ 6323 ($71,1 \pm 1,8$ см), что больше материнской формы на 17,3 см.

Таблица 17. Наследование длины стебля в F_2 , $G. max$ x $G. soja$ (1984)

Родители, потомки	Средние, см	Коэффициент вариации, %	Лимиты, см
1	2	3	4
$G. max$			
Садовый	$53,8 \pm 1,1$	14,1	42-80
ДЯ 1	$62,5 \pm 1,4$	14,5	48-79
Юбилейная	$47,1 \pm 0,8$	12,3	30-58
$G. soja$			
КЗ 6310	$162,0 \pm 15,1$	20,8	120-205
КЗ 6323	$117,6 \pm 4,7$	18,3	70-152
КЗ 6352	$114,6 \pm 3,3$	13,1	86-142
КЗ 6354	$94,5 \pm 6,9$	25,4	58-143
F_2			
Садовый x КЗ 6310	$58,4 \pm 1,4^+$	16,6	41-81
Садовый x КЗ 6323	$71,1 \pm 1,8^+$	17,4	44-91
Садовый x КЗ 6352	$64,6 \pm 1,6^+$	15,3	43-80
Садовый x КЗ 6350	$62,5 \pm 2,0^+$	20,5	37-92
Садовый x КЗ 6354	$68,1 \pm 1,6$	14,5	52-89
ДЯ 1 x КЗ 6310	$69,3 \pm 1,6$	15,0	46-88
ДЯ 1 x КЗ 6323	$73,0 \pm 1,2^+$	10,9	50-87
ДЯ 1 x КЗ 6352	$77,2 \pm 1,2^+$	11,3	58-100
ДЯ 1 x КЗ 6350	$65,1 \pm 1,0$	11,2	47-77
ДЯ 1 x КЗ 6354	$65,0 \pm 1,2$	12,5	50-80
Юбилейная x КЗ 6310	$68,1 \pm 1,4^+$	15,3	50-100
Юбилейная x КЗ 6323	$59,6 \pm 1,4^+$	16,0	37-85
Юбилейная x КЗ 6352	$63,0 \pm 1,4^+$	16,5	40-85
Юбилейная x КЗ 6350	$67,1 \pm 1,66^+$	16,0	48-96
Юбилейная x КЗ 6354	$62,2 \pm 1,3^+$	14,4	45-80

Примечание. + - средние значения достоверно превышают культурную сою.

Следует заметить, что не все высокорослые дикие формы передали гибридам гены длинностебельности. Так, при скрещивании Садового с самой длинностебельной формой КЗ 6310 во втором поколении средняя величина составила всего лишь $58,4 \pm 1,4$ см и была минимальной. При скрещивании сорта ДЯ 1 с дикими формами у гибридов ДЯ 1 x КЗ 6323 и ДЯ 1 x КЗ 6352 длина стебля была достоверно выше по сравнению с ДЯ 1 x КЗ 6350 и ДЯ 1 x 6354. Гибридная комбинация ДЯ 1 x КЗ 6352 превысила еще и гибрид ДЯ 1 x КЗ 6310. Формы дикой сои КЗ 6323 и 6352 увеличили длину стебля у гибридов с ДЯ 1 на 10,5 и 14,7 см соответственно, формы КЗ 6310, КЗ 6350 и КЗ 6354 - на 7,0, 2,6 и 2,5 см. Высота растений у сорта Юбилейная значительно уступила мутантам. С этим сортом были получены межвидовые гибриды с минимальной высотой. Средние величины во втором поколении Юбилейная x дикая соя варьировали от $59,6 \pm 1,4$ до $68,1 \pm 1,4$ см. Однако, абсолютный прирост длины стебля здесь максимальный. Так, у гибрида Юбилейная x КЗ 6310 длина стебля превысила материнскую форму на 21 см.

У самого низкорослого гибрида превышение составило на 12,5 см, что в относительных величинах выше, чем у гибридов с Садовым и ДЯ 1.

Отбор элитных растений по длине стебля позволяет заметить, что максимальный эффект должен быть в гибридной популяции второго поколения Юбилейная x КЗ 6310, где отдельные гибриды достигли высоты 100 см.

Коэффициент вариации длины стебля у культурной, дикой сои и межвидовых гибридов варьировал соответственно от 12,3 до 14,5, от 13,1 до 25,4 и от 10,9 до 20,5% (таблица 17).

Таким образом, гибридологический анализ наследования средних величин и лимитов у межвидовых гибридов позволяют заметить, что дикую сою целесообразно использовать в качестве источника генов длинностебельности к культурным сортообразцам. В ряде случаев при скрещивании форм дикой сои с длинным стеблем гены высокорослости не удается передать культурной сое, что говорит о сложном характере наследования длины стебля у межвидовых гибридов.

Число узлов главного стебля. Изучение фенотипического выражения у межвидовых гибридов позволило выделить (Козак М.Ф., 1973) формы, превышающие родительские сорта Амурская 41 и Амурская бурая 57 от 3,4 до 4,3 узлов на главном стебле. Число узлов главного стебля после скрещивания культурных сортов с длинностебельными формами дикой сои у межвидовых гибридов существенно возросло. Так, если у мутантов 28 и Садовый число узлов на главном стебле составляло по 14,4, у сорта Юбилейная - 13,3; то у межвидовых гибридов - 18,2, 17,6 и 16,9 соответственно (таблица 18).

Таблица 18. Изменчивость числа узлов на главном стебле в F_2 , F_3 G. max x G. soja и G. soja x G. max (1982 г.)

Родители, потомки	Средние	Коэффициент вариации, %	Лимиты
1	2	3	4
♀ G. max Мутант 28	$14,4 \pm 0,6$	23,4	10-22

1	2	3	4
F ₃	18,2 ± 0,6 ⁺	24,2	13-22
♂ G. soja КБ 550	23,0 ± 0,7	22,6	18-26
♀ G. max Садовый	14,4 ± 0,6	15,5	10-17
F ₂	17,6 ± 1,3 ⁺	23,3	13-25
♂ G. soja КБ 53	20,0 ± 1,1	20,4	14-22
♀ G. max Юбилейная	13,3 ± 0,9	26,3	5-20
F ₂	16,9 ± 0,9 ⁺	20,7	13-21
♂ G. soja КБ 233	19,5 ± 0,8	18,5	14-22
♂ G. max ВНИИС-1	13,1 ± 0,4	13,8	8-16
F ₃ ВНИИС-1 x КТ 110	11,3 ± 0,4	17,4	8-16
F ₃ КТ 110 x ВНИИС-1	11,3 ± 0,7	24,3	6-18
♂ G. soja КТ 110	14,0 ± 0,8	16,0	11-17

Примечание. + - средние значения достоверно превышают культурную сою.

При анализе гибридов, полученных при реципрокном скрещивании дикой сои КТ 110 с сортом ВНИИС-1 и наоборот, число узлов на главном стебле в третьем поколении достоверно ниже по сравнению с родительскими формами. Однако отдельные растения у гибрида G. soja КТ 110 x G. max ВНИИС-1 в F₃ превысили лимиты дикой сои по числу узлов.

В таблице 19 приведены сведения по числу узлов на главном стебле у межвидовых гибридов второго поколения, полученных по топкроссной схеме скрещивания. У культурных сортов средние колебались от 10,5 (Юбилейная) до 12,6 (ДЯ 1), а отдельные растения насчитывали от 14 до 17 узлов. У дикой сои этот признак варьировал от 11,1 (КЗ 6354) до 18,2 (КЗ 6310). При скрещивании диких форм с мутантом Садовый у гибрида F₂ Садовый x КЗ 6354 максимальное среднее.

Во втором поколении у гибридов Садовый x КЗ 6350 и Садовый x КЗ 6354 отдельные растения имели до 20 узлов на главном стебле. Статистический анализ межвидовых гибридов, полученных от скрещивания диких форм с мутантом ДЯ 1, также позволяет заметить о возрастании числа узлов на растении. Так, у гибрида ДЯ 1 x КЗ 6352 среднее число составило 15,4 ± 0,3, что значительно выше не только культурной сои, но и дикой, то есть сверхдоминирования генов дикой сои, контролирующих число узлов на главном стебле. Явление сверхдоминирования наблюдали и у других гибридов, за исключением ДЯ 1 x КЗ 6310, где можно говорить об аддитивном характере наследования этого признака.

Таблица 19. Изменчивость и наследование числа узлов на главном стебле в F_2 G. max x G. soja (1984 г.)

Родители, потомки	Выборка	Средние	Коэффициент вариации, %	Лимиты
G. max				
Садовый	51	10,9 ± 0,4	22,8	6-15
ДЯ 1	44	12,6 ± 0,4	21,6	8-17
Юбилейная	48	10,5 ± 0,2	14,7	5-14
G. soja				
КЗ 6310	5	18,2 ± 0,6	7,2	17-20
КЗ 6323	21	14,0 ± 0,4	13,4	9-17
КЗ 6352	21	13,6 ± 0,4	12,8	10-17
КЗ 6350	21	12,8 ± 0,6	19,9	8-16
F_2				
Садовый x КЗ 6310	48	11,4 ± 0,4	22,1	6-16
Садовый x КЗ 6323	46	13,3 ± 0,4 ⁺	21,4	7-18
Садовый x КЗ 6352	40	13,9 ± 0,4 ⁺	18,7	8-19
Садовый x КЗ 6350	43	14,0 ± 0,4 ⁺	18,3	9-20
Садовый x КЗ 6354	37	15,2 ± 0,4 ⁺	14,1	10-20
ДЯ 1 x КЗ 6310	42	14,0 ± 0,5 ⁺	24,6	8-19
ДЯ 1 x КЗ 6323	43	15,1 ± 0,3 ⁺	14,0	9-18
ДЯ 1 x КЗ 6352	53	15,4 ± 0,3 ⁺	12,4	12-20
ДЯ 1 x КЗ 6350	52	14,2 ± 0,3 ⁺	17,1	9-19
ДЯ 1 x КЗ 6354	44	12,8 ± 0,4	19,0	7-17
Юбилейная x КЗ 6310	52	14,6 ± 0,4 ⁺	18,0	9-20
Юбилейная x КЗ 6323	43	12,1 ± 0,4	23,0	6-18
Юбилейная x КЗ 6352	53	13,3 ± 0,4	23,0	8-20
Юбилейная x КЗ 6350	47	14,7 ± 0,5 ⁺	21,8	8-21
Юбилейная x КЗ 6354	46	13,7 ± 0,4 ⁺	17,5	9-18

Примечание. + - средние значения достоверно превышают культурную сою.

У межвидовых гибридов с сортом Юбилейная число узлов значительно возросло и составило от 12,1 ± 0,4 (Юбилейная x КЗ 6323) до 14,7 ± 0,5 (Юбилейная x КЗ 6350). В гибридных популяциях, полученных при

скрещивании сорта Юбилейная с дикими формами, отдельные растения насчитывали до 21 узла на главном стебле, что выше, чем у диких форм. Коэффициент вариации анализируемого признака как у культурной и дикой сои, так и у межвидовых гибридов практически не различался.

Анализ передачи наследственной информации от родителей к межвидовым гибридам второго поколения позволяет сделать заключение о перспективах использования диких форм в качестве источника генов повышенного числа узлов на главном стебле.

Сравнивая длину стебля у межвидовых гибридов с числом узлов главного стебля, можно заметить, что в ряде случаев (Садовый x КЗ 6354) максимальное число узлов связано не с самыми высокорослыми растениями. Гибриды ДЯ1 x КЗ 6350 и ДЯ 1 x КЗ 6354 по высоте не различались, но существенно различались по числу узлов в пользу первого, хотя отцовские формы различались как по высоте, так и по числу узлов (таблицы 18, 19).

Известно, что карликовые сорта сои обычно более устойчивы к полеганию, чем высокорослые (Kilen T.C., 1977). Однако, как правило, более высокорослые сортообразцы имеют увеличенное число узлов на главном стебле и поэтому несут большее количество потенциальных цветков и бобов (Bernard R.L., Weiss M.G., 1973).

Анализ расщепления F_2 , F_3 показал, что характер наследования числа узлов может колебаться от аддитивного до сверхдоминирования. В среднем дикие формы увеличили число узлов на главном стебле у гибридов от 2,8 до 4,3 по сравнению с культурной соей. Отдельные растения F_2 , F_3 насчитывали по 23 - 25 узлов. Поэтому в селекционном процессе дикие формы целесообразно использовать в качестве источника генов повышенного числа узлов на главном стебле.

Число бобов одного растения - сложный полигенный признак, имеющий важное селекционное значение при отборе растений в той или иной гибридной комбинации. Отбор растений по этому признаку в полевых условиях будет эффективным, если известна масса 1000 семян. У межвидовых гибридов F_2 , F_3 , как правило, сильно варьирует масса 1000 семян, что затрудняет эффективный отбор по числу бобов на растении. Тем не менее, в ряде случаев удается провести весьма эффективный отбор по этому признаку. Как правило, дикие формы значительно превышают культурные сорта по числу бобов на растении.

Средние величины числа бобов на растении у дикой сои варьировали от 85 до 392 (таблица 20). Форма дикой сои КЗ 6310, интродуцированная из Зейского района Амурской области, превысила культурные сортообразцы от 7,3 (ДЯ 1) до 5,8 раз (Садовый) по этому признаку. При скрещивании пяти форм *G. soja* с тремя сортообразцами *G. max* по топкроссной схеме во втором поколении среднее число бобов на растении было увеличено от 1,3 (Юбилейная x КЗ 6323) до 1,8 раза (Садовый x КЗ 6354) по сравнению с материнскими формами.

У гибрида Садовый x КЗ 6350 наблюдали неполное доминирование генов дикой сои, а у Садовый x КЗ 6354 - сверхдоминирование. Причем у последнего гибрида число бобов превысило как дикую, так и культурную - на 57 (таблица 20).

При скрещивании мутантного сорта ДЯ 1 с формами дикой сои КЗ 6323 и КЗ 6352 средние величины увеличились до 28 и 49 соответственно. У гибрида

ДЯ 1 x КЗ 6323 число бобов оказалось ниже полусуммы родительских форм. У межвидовых гибридов, полученных с формой КЗ 6352, во втором поколении наблюдалось неполное доминирование генов дикой сои, кодирующих синтез бобов.

Гибриды F₂ Юбилейная x К₃ 6310 и F₂ Юбилейная x КЗ 6350 превысили материнскую форму соответственно на 39 и 43 боба. В гибридной комбинации Юбилейная x КЗ 6352 число бобов было обусловлено в основном от эффекта аддитивных генов. У гибрида Юбилейная x КЗ 6354 число бобов наследовалось по принципу неполного доминирования генов дикой сои. Среди отдельных растений межвидовых гибридов были отобраны растения с 251 (Садовый x КЗ 6350) и 284 бобами (Юбилейная x КЗ 6352).

Таблица 20. Наследование и изменчивость числа бобов одного растения в F₂ G. max x G. soja (1984 г.)

Родители, потомки	Выборка	Средние	Коэффициент вариации, %	Лимиты
G. max				
Садовый	51	68 ± 3,3	35,3	22-131
ДЯ 1	44	54 ± 3,3	40,7	15-100
Юбилейная	48	64 ± 2,2	24,4	18-99
G. soja				
КЗ 6310	5	362 ± 73	41,8	219-576
КЗ 6323	21	135 ± 12	41,4	34-236
КЗ 6352	21	132 ± 13	45,9	47-302
КЗ 6350	21	120 ± 12	44,1	32-225
КЗ 6354	12	85 ± 12	47,1	32-173
F ₂				
Садовый x КЗ 6350	43	109 ± 7 ⁺	43,1	34-251
Садовый x КЗ 6354	37	125 ± 7 ⁺	32,6	61-239
ДЯ 1 x КЗ 6323	46	82 ± 2,7 ⁺	21,4	45-118
ДЯ 1 x КЗ 6352	53	103 ± 3,6 ⁺	25,8	60-170
Юбилейная x КЗ 6310	52	103 ± 5,2 ⁺	36,6	42-211
Юбилейная x КЗ 6323	43	82 ± 5 ⁺	40,2	31-147
Юбилейная x КЗ 6352	53	97 ± 5,8 ⁺	43,0	40-284
Юбилейная x КЗ 6350	47	107 ± 5,8 ⁺	36,8	38-203
Юбилейная x КЗ 6354	46	83 ± 3,3 ⁺	27,0	46-131

Примечание. + - средние достоверно превышают культурную сою.

По коэффициенту вариации дикие формы имели максимальные величины по сравнению с культурными сортаобразцами и гибридами.

Анализ наследования числа бобов в системе родители – потомки позволяет заметить, что вовлечение в селекционный процесс форм дикой сои открывает перспективы по отбору многобобовых генотипов.

Содержание масла в семенах. Селекция на повышенное содержание масла в семенах – важное направление. В зависимости от генотипических и паратипических факторов у культурных сортаобразцов признак колеблется от 17 до 25%, у диких форм – от 7 до 15%.

По данным С.Р. Weber (1950), среднее значение масличности в F_1 G. max x G. soja (12,78), F_2 G. max x G. soja (12,68) было промежуточным между родительскими формами (6,65 и 20,6%). Средние F_2 от беккросса G. max x (G. max x G. soja) были промежуточными соответственно между средними F_1 и высокомасличным родителем (15,7%). Наследование масла в семенах было обусловлено аддитивными генами. Наследуемость признака масла составила 64%, что и было обусловлено большим числом генов. Содержание масла в семенах положительно коррелировало с массой 1000 семян и отрицательно с белком.

Связь между масличностью семян и массой 1000 семян у межвидовых гибридов была 0,744 (Malik S.S., Singh B.V., 1982).

При отборе на повышенное содержание масла в семенах особое внимание следует обращать на количество его в семядолях (Мякушко Ю.П., 1971). Среднее содержание масла в кожуре культурной сои составило 0,5-0,6%, дикой – 0,6, в семядолях соответственно 22-20,6 и 11%. У межвидовых гибридов первого и второго поколений процент масла в кожуре был значительно ниже родительских форм. Содержание масла в семядолях у гибридов наследовалось по аддитивной схеме. Так, у культурных сортаобразцов среднее содержание масла в семядолях составило 22%, дикой сои – 11%, у межвидовых гибридов колебалось от 16,3 до 18,5%, т.е. заняло промежуточное положение (Ала А.Я., 1976).

Анализ изменчивости и наследования масличности в F_3 G. max x G. soja (Ала А.Я., Остапенко Т.Ф., 1979) при пересеве популяций без отбора свидетельствует о том, что средняя величина несколько приблизилась к культурной сое. Отдельные растения у межвидовых гибридов превысили аналогичные растения у культурной сои, что свидетельствует о возможности отбора форм с высокой масличностью.

Анализ изменчивости средних величин и лимитов в F_1 - F_6 G. max ВНИИС-1 x G. soja КТ-158 показывает (таблица 21), что при репродукции гибридных растений до четвертого поколения масличность семян не изменяется.

Таблица 21. Изменчивость содержания масла в семенах в F_1 - F_6 межвидового гибрида ВНИИС-1 x КТ 158 (1973-1978 гг.)

Родители, потомки	Средние, %	Лимиты, %
1	2	3
G. max ВНИИС-1	19,63	17,9-21,5
F_1 ВНИИС-1 x КТ-158	15,55	12,5-18,3
F_2 ВНИИС-1 x КТ-158	15,48	11,7-19,7

1	2	3
F ₃ ВНИИС-1 x КТ-158	15,45	12,7-18,5
F ₄ ВНИИС-1 x КТ-158	15,40	13,1-17,2
F ₅ ВНИИС-1 x КТ-158	14,56	12,1-15,4
F ₆ ВНИИС-1 x КТ-158	13,59	13-14,7
G. soja КТ 158	11,58	10,3-12,1

Примечание. Объем выборки в F₂-F₆ – 100 линий.

Начиная с F₁ G. max x G. soja и до F₆ у простых межвидовых гибридов промежуточного типа, содержание масла в семенах снижается от 15,5 до 13,59% при 19,63 и 11,58% соответственно у культурной и дикой сои. Если в гибридной комбинации Амурская 382 x КТ 110 естественный отбор благоприятствовал генам культурной сои (Ала А.Я., Остапенко Т.Ф., 1979), то у гибрида ВНИИС-1 x КТ 158, наоборот, естественный отбор после F₄ был направлен против генотипов с повышенным содержанием масла в семенах (таблица 21). Судя по лимитам, межвидовые гибриды значительно уступили по масличности сорту ВНИИС-1. В шестом поколении у элитного растения содержание масла в семенах оказалось на 6,8% меньше, чем у культурной сои. Следовательно, по содержанию масла в семенах межвидовые гибриды с промежуточным типом не пригодны для практического использования без беккроссирования.

Содержание белка в семенах. Селекция на повышенное содержание белка в семенах диктуется необходимостью увеличения производства дефицитного и самого дешевого растительного белка. Он немногим отличается от белка куриного яйца или молока, содержит все необходимые в рационе человека и животных незаменимые аминокислоты: лизин, лейцин, изолейцин, трионин, триптофан, метионин, валин, фенилаланин. Содержание всех указанных незаменимых аминокислот в белке сои превосходит стандартные показатели идеального белка, за исключением метионина. Подтверждением особой пищевой ценности сои служит тот факт, что только из ее зерна готовят искусственное молоко и разнообразные молочные продукты (Баранов В.Ф., Клюка В.И., Кочегура, 2000).

Самое ценное в сое не только высокое содержание белка в семенах, но и исключительно благоприятное качество его по растворимости и усвояемости.

Чем больше белка, тем выше питательная (кормовая) ценность продукта, так как белок в продуктах питания и кормах находится в дефиците (Павлов А.Н., 1984).

Гены, кодирующие синтез белков семян сои, активируются в раннем эмбриогенезе, репрессированы в зрелых семенах и не выражаются в иных клетках растения (Marx J.L., 1982). Запасные белки у сои, состоящие в основном из 11S и 7S фракций, хорошо растворимы в воде (Шванке К.Д., 1977).

Наиболее важным показателем качества белка в семенах является аминокислотный состав (Неделько Е.Я., 1971). По данным О.Н. Прокудиной

(1984), семена сои докучаевской репродукции содержат больше белка по сравнению с воронежской.

Содержание белка в семенах весьма строго детерминировано генетически (Hymowitz T. et al, 1972; Lal V.S. et al, 1973; Caviness G.E., 1974; Kaizuma N., 1979; Simpson A.M. и Wilcox J.R., 1983).

При скрещивании культурных сортообразцов Амурская 382, Амурская 310 с дикой соей КТ 110 содержание белка варьировало во втором поколении у гибридов с промежуточным типом от 41,3 до 49,7, в третьем - от 37 до 51%. Однако следует иметь ввиду, что без беккроссирования межвидовые гибриды по количественным признакам не пригодны для практического использования (Ала А.Я., Остапенко Т.Ф., 1979).

Опубликованные данные о материнском или цитоплазматическом контроле за содержанием белка в семенах у сои противоречивы. В скрещивании *G. max* (42,34% белка) x *G. soja* (52,04% белка) G.R. Weber (1950) сообщил, что семена, полученные в первом поколении, содержат в среднем 50,8% белка. Реципрокные гибриды первого поколения по белковости не различались. При межвидовой гибридизации цитоплазматического эффекта не обнаружено. Наследование содержания белка в семенах во втором поколении было обусловлено неполным доминированием генов дикой сои. Содержание белка имело высокую отрицательную зависимость с содержанием масла и слегка умеренную с размером семян. Наследуемость белковости составила 70% (Weber C.R., 1950; Wilcox J., Simpson A., 1977).

При скрещивании сортов с высоким и низким содержанием белка в семенах в гибридах содержание белка занимало промежуточное положение между родителями или отклонялось в сторону высокобелкового родителя, что указывает на высокую наследуемость этого признака (Rodriguez C., Fehr W.R., 1982).

Отбор высокобелковых форм из трех гибридных популяций от скрещивания дикой сои с культурной показал, что в F_2 , F_2BC_1 и F_3 были выявлены отдельные растения и линии с более высоким содержанием белка в семенах, чем у дикой сои. Существует мнение, что формы сои с содержанием белка на уровне дикой сои или более высоким могут быть легко получены в F_2 или F_2BC_1 . Но создать подобные формы с признаками культурной сои трудно, для достижения этой цели необходимо провести по меньшей мере два возвратных скрещивания (Kaizuma N. et al., 1980).

L. R. Erichson, W.D. Beversdorf (1982), изучая влияние отбора на повышенную белковость и на продолжительность фаз роста у гибридов *G. max* x *G. soja*, заметили, что растения с длинной вегетативной и короткой репродуктивной фазами характеризуются повышенной белковостью.

Наследуемость содержания белка в семенах в узком смысле в F_2 *G. max* x *G. soja* составила 27%. Коэффициент наследуемости в широком смысле в линиях F_3 , выращенных в двух местностях, был равен 78%. По белковости во втором поколении у межвидовых гибридов наблюдали сильное трансгрессивное расщепление. Хотя отбор в ранних поколениях и повысил содержание белка, в ряде случаев продолжалось выщепление низкоурожайных генотипов, что свидетельствует о необходимости дальнейшего селекционного улучшения изучаемых популяций (Erickson L.R., Voldeng N. D., Beverdorf W.D., 1981).

При изучении зависимости между содержанием белка и небелковых

веществ в семенах сои выявлено, что при повышении содержания белка на каждые 2-3%, содержание масла и сахаров снижается на 1% (Гудскова З.Ф., 1963).

Анализ реципрокных гибридов между высоко- и низкобелковыми линиями показал, что средние величины беккроссов и растений второго поколения достоверно отличаются от родительских форм. Кроме этого, довольно сильно был выражен эффект цитоплазмы (3-4%), когда в качестве материнской использовали высокобелковую линию сои (Singh L., Hadley H., 1972).

Реципрокные скрещивания двух линий сои с высоким содержанием белка (51,3-52,6%) с тремя высокоурожайными, но со средним содержанием белка (39,4-41,2%), цитоплазматического эффекта не дали (Wilcox J., Simpson A., 1977).

При испытании родительских сортообразцов с беккроссированными формами было выявлено, что в результате беккросса содержание белка падает у гибридов от 2 до 3% по сравнению с высокобелковыми родительскими генотипами.

Одним из способов повышения производства белка с гектара является увеличение его процентного содержания у высокоурожайных сортов. У широко распространенных сортов селекции ВНИИ сои (ВНИИС-1, Смена, Октябрь 70, Соната, Закат, Гармония, Даурия, Ария, Лидия и др.) содержание белка в семенах варьирует от 39 до 41% в сравнении с 47-50% для форм дикой сои.

По данным L.F. Williams (1948), среднее содержание белка в семенах в F_1 *G. max* x *G. soja* было очень близким к дикой сое, а отдельные растения второго поколения имели даже более высокую белковость.

N.J. Viljoen (1937) при скрещивании P. 449(37,8%) с Brownie (48,5%) и Dixe (44,4%), а P. 258 (44,6%) с Dixe обнаружил, что содержание белка в семенах в F_1 у первых двух гибридов оказалось на уровне средних родительских сортообразцов. В F_2 не было выделено трансгрессивных растений по белковости. Однако в скрещивании P. 258 x Dixe растения F_1 уступили по содержанию белка родительским формам. Во втором поколении были выделены трансгрессивные формы. В F_6 выделено 14 линий, превысивших родительские формы по белковости, но по урожайности семян они не превышали родительские сортообразцы (Sebern N., Lambert I., 1984).

T. Ishige (1978) с помощью диаллельного анализа оценил наследуемость содержания белка в семенах у культурной сои в F_1 , F_2 . Оказалось, что наследование содержания белка в семенах в рассматриваемых поколениях было обусловлено аддитивными генами.

Величина признака у межвидовых гибридов заметно повысилась при скрещивании культурных сортов с дикими формами (таблица 22). Так, у межвидового гибрида F_2 Юбилейная x КБ 214 его содержание увеличилось на 2,6% по сравнению с материнским сортом и на 1,8% - с отцовской формой. В F_2 Budgoska x КА 304 содержание белка увеличилось на 1,1%, у линии 685 x КБ 82 на 4,1% по сравнению с культурной соей, а по сравнению с дикой соей в первом случае произошло уменьшение на 0,5%, во втором увеличение на 1,4%. При скрещивании линии 62 с дикой соей КЗ 580 содержание белка увеличилось на 4,5 и 1,7% в F_2 соответственно по сравнению с родительскими формами. Коэффициент вариации этого признака в F_2 колебался от 2,6 до 7,4% при 2,8-4,4% у культурной и от 3,1 до 5,8% - у дикой сои. Варьирование

растений в F_2 по белковости оказалось значительно выше родительских форм. Все эти данные свидетельствуют о высокой эффективности индивидуального отбора среди межвидовых гибридов второго поколения.

Таблица 22. Изменчивость и наследование содержания белка в семенах в F_2 G. max x G. soja (1982 г.)

Родители, потомки	Средние, %	Коэффициент вариации, %	Лимиты, %
1	2	3	4
G. max			
Юбилейная	39,0 ± 0,4	4,4	36,1-41,7
Budgoska	38,0 ± 0,3	3,9	35,4-40,2
Линия 685	36,2 ± 0,3	3,2	34,5-38,9
Линия 62	35,8 ± 0,2	2,8	34,0-37,6
G. soja			
Зейская КЗ 602	38,6 ± 0,4	3,1	36,3-39,9
Зейская КЗ 580	38,6 ± 0,9	5,8	35,5-41,1
Белогорская КБ 214	39,8 ± 0,5	3,6	37,9-42,0
Белогорская КБ 82	38,9 ± 0,5	3,8	36,9-40,7
Архаринская КА 304	39,6 ± 1,2	7,4	34,9-41,6
F_2			
Юбилейная x КЗ 602	39,1 ± 0,5	7,4	33,5-46,9
Юбилейная x КБ 214	41,6 ± 0,4	2,6	40,2-43,5
Юбилейная x КА 304	39,2 ± 0,7	6,7	35,9-44,0
Budgoska x КА 304	39,1 ± 0,4	4,5	35,7-42,5
Линия 685 x КБ 82	40,3 ± 0,4	3,9	37,4-43,0
Линия 62 x КЗ 580	40,3 ± 0,3	5,2	38,2-43,7

Содержание аминокислот. Если в литературе можно встретить достаточно много работ, посвященных исследованию содержания аминокислот в белке семян культурной сои, то исследования по этому вопросу у межвидовых гибридов совсем отсутствуют. Мы проанализировали изменчивость содержания различных аминокислот в белке семян F_2 Амурская 382 x дикая соя (Ала А.Я., Волошина З.В., 1981).

Для того чтобы проводить отбор на ту или иную аминокислоту, надо знать, как данный признак варьирует.

По нашим данным, содержание таких аминокислот как аспарагиновая, глутаминовая, глицин, валин, фенилаланин и лизин у дикой сои варьирует весьма незначительно - от 5,4 до 9,7%. У аргинина, гистидина, изолейцина,

пролина, треонина, тирозина и лейцина этот параметр колебался от 12,4 до 24,4%, у аланина, метионина и цистеина от 29,9 до 32,4%.

Следует заметить, что закономерности изменчивости содержания отдельных аминокислот, установленные для дикой сои, характерны и для межвидовых гибридов. По метионину коэффициент вариации у межвидовых гибридов колебался от 60,1 до 73,8%. Кроме того, высокий коэффициент вариации имели треонин, тирозин и изолейцин. Судя по коэффициенту вариации, отбор по лизину, пролину, глутаминовой кислоте должен быть эффективным. И наоборот, отбор на повышенное содержание серосодержащих аминокислот (метионин и цистеин, треонин и тирозин) будет малоэффективным. В F₂ у межвидовых гибридов удалось выделить формы с повышенным содержанием метионина и лизина.

По коэффициенту вариации стабильными аминокислотами как у дикой сои, так и межвидовых гибридов были аспарагиновая и глутаминовая, а также глицин, валин, фенилаланин и лизин, лабильными оказались аланин, метионин, цистеин, треонин, серин, изолейцин и лейцин (Ала А.Я., Волошина З.В., 1981).

Содержание жирных кислот в семенах. При выведении сортов сои для получения масла следует обращать особое внимание на то, чтобы они отличались не только высокой урожайностью, но и высоким содержанием масла в семенах. При этом важно, чтобы масло содержало максимальное количество как олеиновой, так и линолевой кислоты.

В таблице 23 представлены данные по содержанию жирных кислот в семенах культурной, дикой и межвидовых гибридов сои. Линоленовая кислота физиологически активна, но обладает особой биопотенцией, легко окисляется, что приводит к быстрому окислению масла и появлению резкого неприятного запаха. Количество линоленовой кислоты варьирует по сортам от 5 до 8% в условиях европейской части страны и до 10-11% у сортов, возделываемых в Амурской области (Альберт В.Э., 1975; Коробко В.А., 1984).

Таблица 23. Содержание жирных кислот в семенах F₃, F₅ G. max x G. soja (1983 г.), %

Родители, потомки	Пальмитиновая	Стеариновая	Олеиновая	Линолевая	Линоленовая
1	2	3	4	5	6
G. max					
Янтарная	12,32	5,84	15,92	55,68	10,24
Юбилейная	11,83	4,23	15,71	56,67	11,56
Мутант 28	10,43	4,19	18,89	57,99	8,50
Крапинка	12,46	4,14	17,85	54,62	10,93
G. soja					
КТ 156	11,39	3,89	11,47	58,55	14,70
КБл 260	11,86	3,46	12,23	60,12	12,41

1	2	3	4	5	6
КЗ 604	14,91	4,13	13,07	56,33	11,56
КБл 6370/2	10,61	3,47	9,41	59,67	16,82
КБл 6370/3	11,36	2,94	6,32	61,12	18,27
КБл 550	10,02	3,02	8,24	62,51	16,22
F_3, F_5					
F_3 линия 3 мутант 28 x КБл 550	10,43	4,32	16,41	58,34	10,49
F_3 линия 8 мутант 28 x КБл 550	10,94	3,73	14,25	59,46	11,62
F_3 мутант 28 x КБл 260	10,62	4,23	15,37	58,53	11,25
F_3 Юбилейная x КБл 233	10,83	3,46	14,22	60,38	11,11
F_5 BC ₂ 35/83	14,51	3,83	17,17	53,91	10,57
F_5 BC ₂ 59/83	12,29	4,8	19,42	54,70	9,51

Содержание линоленовой кислоты снижает качество соевого масла. Высококачественное масло должно иметь не более 3% этой кислоты. По данным американских исследователей содержание ее доходило до 12,5%. Раннеспелые сорта имели наименьшее содержание линоленовой кислоты (Ггамег М., Beversdorf N., 1984).

Содержание линоленовой кислоты у *G. max* несколько ниже, чем *G. soja*. Так, у сорта Янтарная ее содержалось 10,24%, сорта Юбилейная и мутанта 28 - 11,56 и 8,50% соответственно. Формы дикой сои имеют повышенное содержание линоленовой кислоты - от 11,56 до 18,27% по сравнению с культурной соей.

У межвидовых гибридов F_3 содержание линоленовой кислоты колебалось от 10,49 до 11,6%. Эти данные говорят о том, что, несмотря на повышенное содержание линоленовой кислоты у дикой сои, у межвидовых гибридов путем селекции можно отобрать формы, близкие к культурной.

Линолевая кислота - физиологически активная, незаменимая, играющая важную роль в холестеринном обмене. У культурных сортов ее содержится 54,62 - 57,99%, у дикой несколько больше - 56,33-62,51% и у межвидовых гибридов F_3 - 58,34 - 60,38%. Формы 35/83 и 59/83 после двукратного беккроссирования приблизились к сорту Крапинка.

Стеариновая кислота максимальной была у сорта Янтарная. Сорта Юбилейная, Крапинка и мутант 28 имели близкие значения, у дикой сои она колебалась от 2,94 до 4,3%. Гибриды F_3 линии 3 *G. max* мутант 28 x *G. soja* КБл. 550 и *G. max* мутант 28 x *G. soja* КБл. 260 по содержанию стеариновой кислоты приблизились к культурным сортам, а гибриды F_3 *G. max* линии 8 мутант 28 x *G. soja* КБл.550 и F_3 *G. max* Юбилейная x *G. soja* КБ 233 уклонились в сторону дикой сои. Беккроссированные формы F_5 BC₂ 35/83 и F_5 BC₂ 59/83 имели соответственно 3,83 и 4,08% стеариновой кислоты.

Олеиновая кислота придает соевому маслу высокое качество. При отборе

на высокое содержание олеиновой кислоты количество линоленовой будет падать, так как эти кислоты находятся в отрицательной зависимости (Hawkins S.E., Fehr W.R., Hammond E.G., 1983).

За четыре цикла отбора содержание олеиновой кислоты возросло с 24,8 до 33%, а содержание линолевой и линоленовой снизилось с 53 до 47 и с 7,8 до 6,3% соответственно (Burton L.W. et al., 1983).

Содержание олеиновой кислоты у культурных сортов было 15,71-18,89%, у дикой сои — 6,32-13,07%, в F_2 G. max x G. soja — 14,22-16,41%, у F_3 BC₂ — 17,7-19-19,42 (таблица 23).

По пальмитиновой кислоте G. max x G. soja, а также их гибриды практически не различались. Среди дикой сои была выделена форма КЗ 604, интродуцированная из Зейского района 54° с.ш., с содержанием пальмитиновой кислоты 14,91%. В целом содержание пальмитиновой кислоты у культурной, дикой сои и межвидовых гибридов колебалось от 10,02% до 14,91%.

Изучение содержания жирных кислот у G. max x G. soja и межвидовых гибридов позволяет заметить, что при использовании отдаленной гибридизации в селекционном процессе путем отбора возможно улучшить качественный состав соевого масла, повышая содержание как линолевой, так и олеиновой кислоты.

3.2. Связь между генами, контролирующими окраску кожуры семян, с количественными признаками в F_5 - F_7 G. max x G. soja

Род сои отличается большим разнообразием окраски семян. Согласно классификации В.Б. Енкена (1959), выделяются четыре основные группы окраски семенной кожуры: желтая, зеленая, коричневая, черная. Каждая из перечисленных групп включает несколько оттенков соответствующей окраски.

Установлены гены: R_1 , обуславливающий черную окраску кожуры семян, являющийся доминантным по отношению к r_1 - коричневой окраски и r_1^* - красно-коричневой (Nagai I., 1921; Williams L.F., 1952); R_2 - контролирующий коричневую окраску, полностью сцепленной с рыжим опушением (Owen F.V., 1928; Stewart R.T., 1930; Probst A.H., 1950); G, кодирующий зеленую окраску кожуры, g - желтую (Nagai I., 1921).

Ряд авторов сообщают о доминировании черной окраски кожуры семян как филогенетически наиболее старого признака над желтой (Nagai I., 1921; Woodworth C., 1932), у других отмечается доминирование желтой, которая подавляет черный или коричневый пигмент (Owen F.V., Merchant J., 1928; Михайлов В. Г., 1984). Окрашенная кожура или желтая с темным пятном снижает товарность семян, ухудшает качество масла. В связи с этим знание связи окраски кожуры семян с хозяйственно-ценными признаками имеет важное значение в селекции.

При анализе характера наследования окраски кожуры семян мы руководствовались шкалой цветов А.С. Бондарцева (1954).

Масса семян одного растения. Максимальное фенотипическое выражение признака больше всего связано с геном G, контролирующим зеленую окраску кожуры семян. Разница в массе семян одного растения между зелеными и желтыми семенами довольно велика и высокодостоверна: 11,3 + 0,4 и 8,5 + 0,3 г, или 33%.

Таблица 24. Влияние генов, контролирующих окраску кожуры семян у межвидового гибрида F, A 382 x КТ 110 на изменчивость и наследуемость массы семян

Окраска кожуры семян	Коэффициент вариации, %			Наследуе- мость, %
	генотипический	паратипический	фенотипический	
1	2	3	4	5
Масса семян одного растения				
Желтые глянцевые матовые	21,1 27,2	59,1 53,1	62,7 59,7	11,3 20,6
Черные глянцевые матовые	10,8 26,2	49,8 49,1	50,9 55,6	4,5 22,1
Коричневые глянцевые матовые	28,8 12,8	46,9 63,8	55,0 65,1	27,4 3,9
Зеленые глянцевые	52,2	18,7	55,5	11,3
Масса семян главного стебля				
Желтые глянцевые матовые	17,9 39,7	39,1 41,6	43,0 57,5	17,4 47,6
Черные глянцевые матовые	36,1 48,6	44,4 51,5	57,2 70,8	39,8 47,1
Коричневые глянцевые матовые	69,7 19,0	52,4 50,4	87,2 53,9	63,9 12,4
Зеленые глянцевые матовые	32,8 20,0	42,0 55,6	55,3 59,1	37,8 11,5
Масса семян ветвей				
Желтые глянцевые матовые	41,7 19,1	73,4 69,7	84,4 72,3	24,4 7,0

1	2	3	4	5
Черные глянцевые матовые	12,9 18,6	65,4 54,9	66,6 58,1	3,7 10,3
Коричневые глянцевые матовые	34,7 15,8	58,7 74,3	68,2 76,0	25,9 4,3
Зеленые глянцевые	36,8	71,0	80,0	21,2

Растения с коричневой и черной окраской кожуры не имели различий по массе семян, но они достоверно превышали таковые желтосемянных растений.

Коэффициент вариации массы семян одного растения был наибольшим в гибридной популяции с коричневой окраской семян (50%), с зеленой, черной и желтой - 39, 38 и 71% соответственно. По лимитам признака выделились зелено- и коричневосемянные популяции: 4,2-24,9 и 2,9-25,8 г соответственно.

Следовательно, при отборе элитных растений по массе семян одного растения у межвидового гибрида предпочтение следует отдавать растениям с зелеными семенами, как наиболее продуктивным. Однако и среди растений с коричневой окраской кожуры семян могут встретиться весьма продуктивные по массе семян формы (Ала А.Я., 1984).

Наследуемость массы семян одного растения в зависимости от окраски кожуры семян не превышала 27,4%. Генотипический коэффициент вариации максимальным был среди зеленосемянных растений с наличием глянца. Однако паратипический коэффициент вариации в этой популяции оказался минимальным (таблица 24).

Масса семян главного стебля. При разложении массы семян одного растения на массу семян главного стебля и массу семян ветвей произошло некоторое перераспределение средних величин в зависимости от окраски кожуры семян. Масса семян главного стебля с зеленой окраской, так же как и масса семян одного растения, имела наибольшую величину - $5,1 \pm 0,2$ г. Однако популяции с коричневой окраской имели наименьшую массу семян - $2,7 \pm 0,2$ г. Несмотря на то, что масса семян с главного стебля в группе растений с коричневой окраской была минимальной, коэффициент вариации был 57%, что говорит о высокой гетерогенности растений в этой группе.

Лимиты по массе семян главного стебля у гибрида с зеленой окраской кожуры оказались максимальными - 1,2-12,6 г. У растений с коричневыми семенами этот параметр колебался от 0,6 до 10,5 г. При массовом отборе форм сои по массе семян на главном стебле в первую очередь высокого эффекта следует ожидать в популяциях с зеленой и черной окраской кожуры семян (Ала А.Я., 1984).

Генотипический коэффициент вариации массы семян главного стебля в F_7 с матовыми семенами колебался от 19,0 до 48,6%, с глянцевыми - от 17,9 до 69,7%. Наследуемость коричневосемянных растений с наличием блеска достигла 63,9% и превысила все другие популяции.

Масса семян ветвей. Коричневая окраска кожуры больше всего повлияла на увеличение массы семян ветвей ($7 \pm 0,4$ г). Затем следовали популяции растений с зеленой, черной и желтой кожурой. Коэффициент вариации этого признака в F_6 $G. max \times G. soja$, так же как и в других вариантах, был наибольшим в популяции с зеленой окраской семян - 63%. В этой же популяции максимума достиг размах изменчивости (0,9-22,5 г) (Ала А.Я., 1984).

Паратипический коэффициент вариации массы семян ветвей в F_7 культурная \times дикая соя имел максимальное значение по сравнению с массой семян с растения и главного стебля. Однако наследуемость здесь самая низкая. В связи с этим эффект отбора будет выше по массе семян главного стебля, так как коэффициенты наследуемости тут значительно выше как одного растения, так и ветвей.

Число семян одного растения. Популяция семян с коричневой кожурой в F_6 $G. max \times G. soja$ имела среднее значение $131 \pm 5,8$ шт., желтая - $120 \pm 4,7$, черная и зеленая - соответственно $97 \pm 5,9$ и $97 \pm 4,4$ шт. Популяции с коричневой и желтой кожурой имели высокодостоверные различия по сравнению с черной и зеленой. Коэффициент вариации наивысшим был в группе растений с черной кожурой - 54%. Размах изменчивости отдельных растений по числу семян достиг максимума в группе желтосемянных растений и составил 48-320 шт. (Ала А.Я., 1984).

Наследуемость числа семян одного растения оказалась низкой, за исключением коричнево- и черносемянных (матовые) популяций седьмого поколения. Генотипический коэффициент вариации в ряде популяций оказался в 3 раза меньше паратипического. Из этого следует, что в основном вариация числа семян одного растения у межвидовых гибридов обусловлена факторами среды.

Число семян главного стебля. Следует заметить, что у культурных сортов чаще всего встречаются семена с желтой (светло-желтой) окраской кожуры семени. Максимальные средние мы находим в группе желто- и зеленосемянных ($47,8 \pm 2,1$ и $46,4 \pm 2,0$) при $41,2 \pm 1,8$ и $38,2 \pm 1,9$ в популяциях черно- и коричневосемянных. Коэффициент вариации этого признака наибольший у растений с коричневыми семенами - 52%. Однако по размаху изменчивости эта популяция уступила зеленосемянной, где было выделено растение, насчитывающее на главном стебле 114 семян, в то время как у группы с коричневыми семенами - 101.

Разграничение общей фенотипической изменчивости в F_7 Амурская 382 \times дикая соя на компоненты показало о весьма сильном влиянии генотипической изменчивости числа семян главного стебля. Так, коричневосемянная популяция (глянцевые семена) по генотипической изменчивости превосходила паратипическую (44,4 и 41,1%). Наследуемость числа семян достигла 53,8%. В данном случае селекционер должен помнить, что эффект отбора в этих популяциях максимальный.

Число семян ветвей. У диких и примитивных форм наибольшее количество семян приходится на боковые ветви. Группа растений с коричневой окраской кожуры имела максимальное количество семян на ветвях ($92 \pm 5,5$). Эта же популяция имела наивысший размах изменчивости числа семян ветвей - 15 - 260 шт. Однако, характеризуя разные популяции по степени изменчивости, видно, что гены, ответственные за черную окраску кожуры, значительно увеличили коэффициент вариации (81%). В целом фенотипический коэффициент вариации числа семян ветвей колебался между популяциями от 58 до 81% в F_6 и в F_7 , от 50,2 до 80,3.

Таким образом, вариация числа семян ветвей обусловлена в основном средовыми факторами. Коэффициенты наследуемости здесь низкие. В связи с этим массовый отбор форм, направленный на увеличение числа семян ветвей, не эффективен.

Число бобов одного растения. Перед уборкой можно косвенно проводить отбор элитных растений по числу бобов, так как этот признак имеет устойчивую положительную связь с урожайностью.

По нашим данным (Ала А.Я., 1984), коэффициент корреляции массы семян одного растения с числом бобов в различных популяциях (мутанты, гибриды и сорта) составил 0,7-0,9. Н.И. Корсаков (1973), S.S. Malik, B.B. Singh (1982) также сообщили о высокой связи этих признаков (0,5-0,8 г).

Однако следует иметь в виду, что устойчивая положительная связь справедлива при более или менее однородной популяции по массе 1000 семян. Межвидовые гибриды сильно различаются по крупности. Поэтому число бобов для характеристики косвенной продуктивности неприменимо, и отбор по этому признаку может дать отрицательные результаты.

Группа растений межвидового гибрида F_6 *G. max* x *G. soja* с коричневой окраской семян имела самое большое количество бобов на одно растение - $61 \pm 2,6$ (максимальное 150). Выше было показано, что масса семян одного растения максимальной была в популяции с зелеными семенами. Следовательно, при отборе форм даже в пределах одной гибридной комбинации нужно классифицировать их на группы по тому или иному признаку и знать наследуемость, коэффициент вариации и другие параметры, чтобы эффективно проводить отбор.

Наследуемость числа бобов варьировала от 2,3 до 41,1%, генотипический коэффициент вариации - от 8,6 до 31,9% (Ала А.Я., 1984).

Число узлов одного растения. Этот признак относится к категории признаков, сильно зависящих от условий выращивания. Однако такие признаки у межвидового гибрида шестого поколения, как масса и число семян, число бобов, еще больше варьировали по сравнению с числом узлов одного растения. Отбор эффективнее по тем признакам, которые менее переменчивы в различных условиях выращивания. Анализируемый признак, по нашим данным, с урожаем семян культурного вида имел положительную зависимость. Поэтому по числу узлов можно проводить косвенный отбор на повышенную продуктивность (Ала А. Я., 1984). Оценка наследуемости числа узлов одного растения у семи популяций F_7 *G. max* x *G. soja* выявила две из них, у которых этот показатель превышает 40%, у остальных они колебались от 8,7 до 24,9%. Коэффициенты наследуемости

этого признака у анализируемых популяций в порядке убывания распределились следующим образом: коричневая — $36 \pm 0,9$, желтая — $33 \pm 1,0$, черная — $30 \pm 1,1$ и зеленая — $28 \pm 0,9\%$.

Число узлов главного стебля в F_6 $G. max \times G. soja$ варьирует значительно меньше, чем число узлов одного растения и ветвей. Анализ средних показывает, что различия по окраске кожуры семян незначительно влияют на число узлов главного стебля. Так, семена с зеленой и желтой окраской имели одинаковые средние — $13 \pm 0,2$, а черные и коричневые — соответственно $14 \pm 0,3$ и $12 \pm 0,2$ узлов. Коэффициент вариации анализируемого признака у всех изучаемых вариантов изменялся незначительно — от 18 до 20% (Ала А.Я., 1984). Коэффициент наследуемости в F_6 составил у желтосемянной популяции (матовые) 58,8% при 7,0% с глянцевыми семенами.

Масса 1000 семян. Популяции растений F_6 $G. max \times G. soja$, различающиеся генетически по окраске кожуры семени, имели достоверные отличия по массе 1000 семян. Гены, контролирующие зеленую окраску, больше всего повлияли на фенотипическое выражение крупности семян. Так, в группе зеленосемянных масса 1000 семян была $108 \pm 1,4$ г, черноссемянных — $88 \pm 3,7$ г. Обе эти популяции достоверно превысили желто- и коричневосемянную. Высокая вариация признака (37%) наблюдается в варианте с черными семенами, что, по-видимому, связано с выщеплением большого количества растений. У культурных сортов коэффициент вариации массы 1000 семян колеблется обычно в пределах 8-15%. В группе растений с черными семенами размах изменчивости массы 1000 семян составил 50-161 г. Отдельные растения имели крупность семян, равную культурным сортам. Однако ни одного растения не было выделено с крупностью семян такой же, как у дикой сои. Коэффициент вариации зеленосемянной популяции был минимальным и составил лишь 16%. Кроме того, отдельные растения имели относительно крупные семена — 146 г (Ала А.Я., 1984).

Таким образом, гены, контролирующие окраску кожуры семени у межвидового гибрида, больше всего увеличили массу семян в популяциях с зелеными и черными семенами. Семена с желтой и коричневой окраской по массе 1000 семян значительно уступали им.

Наследуемость крупности семян у черноссемянных растений была несколько выше желтосемянных. Так, коэффициент наследуемости у растений с черными семенами с глянцевой поверхностью составил 87,2 и с матовой — 82,4%. У желтосемянных популяций эти параметры соответственно были 71,6 и 77,5%.

Надземная масса — важный селекционный признак, складывающийся из массы семян одного растения и массы соломы. В селекции сортов интенсивного типа большое значение имеет отбор растений, направленный на получение форм с большой удельной массой семян в биологическом урожае. Отношение массы семян ко всему биологическому урожаю называется уборочным индексом. В связи с этим отношение массы семян к массе растений дает косвенную информацию об уборочном индексе.

Группы растений с черными и зелеными семенами имели одинаковую

массу растений — $23 \pm 0,9$ г, но разную массу семян — $9,7 \pm 0,4$ и $11,3 \pm 0,4$ г соответственно. Следовательно, в популяции зеленосемянных растений уборочный индекс выше, чем у черноссемянных. Это отношение по популяциям с желтыми, черными, коричневыми и зелеными семенами соответственно составило $8,5:20=0,42$; $9,7:23=0,42$; $9,7:23=0,46$; $11,3:23=0,49$. Желтосемянная популяция имела минимальную массу растений (20 г), но из-за низкой массы семян одного растения уборочный индекс, как и у черноссемянных, самый низкий — 0,42. В связи с этим массу растений всегда необходимо рассматривать в совокупности с массой семян. Коэффициент вариации этого признака был высоким в группе растений с коричневыми семенами (47%). В целом массу растений нужно рассматривать как интегральный и сильно модифицирующий в зависимости от условий среды признак (Ала А.Я., 1984).

Масса растения в сильной степени обусловлена факторами среды и массовый отбор здесь малоэффективен. Коэффициенты наследуемости варьировали от 11,6 (черноссемянные) до 14,5% (желтосемянные).

Высота растений. Группа растений с черными семенами имела наибольшую высоту — $77 \pm 0,6$ см и достоверно превысила коричнево- и зеленосемянную, у которых этот показатель равнялся соответственно $69 \pm 1,3$ и $72 \pm 0,9$ см.

По высоте растений наибольший коэффициент вариации имели группы с желтыми и коричневыми семенами (18 и 20%), черноссемянная и зеленосемянная значительно меньший — 10 и 13%.

В группе с коричневыми семенами отдельные растения достигли высоты 130 см, чего не было в других популяциях (Ала А.Я., 1984). Желтосемянные растения с глянцевой поверхностью имели высокую наследуемость — 68,7%. У аналогичной изогенной популяции с матовой поверхностью наследуемость длины стебля составила 42%. В ряде популяций массовый отбор по высоте растений может быть эффективным.

3.3. Корреляция между признаками в F_5 , F_7 , G_1 max x G_2 soja

В таблице 25 представлены коэффициенты корреляции массы семян одного растения с другими количественными признаками, имеющие важное значение в генетико-селекционных исследованиях.

Связь урожая семян с другими признаками изучали в F_5 . У межвидовых гибридов среди четырех популяций, различающихся по окраске кожуры, семян, сильная положительная зависимость массы семян была с числом бобов, узлов, семян одного растения и ветвей и с надземной массой растения (семена + солома). С числом семян главного стебля связь средняя. Зависимость массы семян с длиной стебля в группе растений с коричневой кожурой была сильная, в остальных случаях средняя или слабая. Масса 1000 семян в F_5 , G_1 max x G_2 soja среди коричневосемянных растений не имела никакой зависимости с урожаем семян, так как данные недостоверны. Связь массы семян одного растения F_5 у межвидового гибрида с девятью количественными признаками в основном сильная.

Таблица 25. Корреляция массы семян одного растения с количественными признаками в F₅, F₇ Амурская 382 x КТ110

Признак	Окраска кожуры семян			
	желтая	черная	коричневая	зеленая
F₅ глянцевые семена				
Высота растений	0,48	0,30	0,93	0,33
Надземная масса (семена + солома)	1,00	0,95	0,99	0,96
Число семян одного растения	0,87	0,91	0,95	0,88
Число семян главного стебля	0,58	0,55	0,61	0,61
Число семян ветвей	0,79	0,83	0,94	0,86
Число бобов одного растения	0,87	0,92	0,95	0,92
Число узлов одного растения	0,72	0,87	0,85	0,87
Число узлов главного стебля	0,46	0,73	0,52	0,31
Масса 1000 семян	0,55	0,61	0,21 ⁺	0,36
F₇ глянцевые семена				
Высота растений	0,48	0,48	0,35	0,33
Надземная масса	0,95	0,95	0,97	0,94
Число семян одного растения	0,89	0,75	0,72	0,89
Число семян ветвей	0,88	0,66	0,59	0,74
Число бобов одного растения	0,93	0,71	0,75	0,89
Число узлов одного растения	0,80	0,63	0,69	0,68
Число узлов главного стебля	0,18	0,22	0,31	0,22
Масса 1000 семян	0,23	0,20	0,59	0,23
F₇ матовые семена				
Высота растений	-	0,30	0,32	-
Надземная масса	1,00	0,97	0,99	0,96
Число семян одного растения	0,88	0,91	0,95	0,88
Число семян главного стебля	0,58	0,55	0,61	0,61
Число семян ветвей	0,79	0,83	0,94	0,85
Число бобов одного растения	0,87	0,92	0,95	0,92
Число узлов одного растения	0,72	0,87	0,85	0,87
Число узлов главного стебля	0,19	0,31	0,18	0,24

Примечание. $+ r < 0,05$, в остальных случаях коэффициент корреляции достоверен.

Аналогичный анализ связи семян в F_7 , Амурская 382 x дикая, т.е. в этих же популяциях в целом подтверждает закономерности, установленные в пятом поколении.

Однако следует отметить некоторые отличительные особенности, установленные в F_7 , $G. \text{мах} \times G. \text{soja}$. Так, масса семян с высотой растения в группе коричневосемянных не имела такой высокой зависимости и составляла 0,35 и 0,32. Значительно меньшая зависимость наблюдается здесь с числом узлов главного стебля как с глянцевого, так и матовой поверхностью семян. Если коричневосемянная популяция (матовые) по массе 1000 семян имела зависимость на уровне ошибки опыта, то аналогичная популяция с глянцевого поверхностью имела устойчивую положительную зависимость в F_7 , $G. \text{мах} \times G. \text{soja}$.

Связь массы семян одного растения с хозяйственно ценными признаками в F_7 , BC_2 , $G. \text{мах} \times G. \text{soja}$ у гибридов 4-8 после двукратного беккроссирования, гибрида 9 - однократного и у сортов Крапинка и Янтарная представлена в приложении 19. Тесная связь была установлена у массы семян с числом бобов и семян как у сортов, так и сложных межвидовых гибридов. Зависимость массы семян с числом узлов одного растения у сортов несколько выше, чем у гибридов. У гибрида 4 и 8 корреляция была средней (0,53 и 0,43). С длиной междоузлия масса семян одного растения, за исключением гибрида 7, имела отрицательную зависимость. С массой 1000 семян у сортов связь была 0,25, 0,50, у гибридов F_3 , BC_2 - от 0,08 до 0,43. С длиной стебля у гибрида 9 связь была на уровне ошибки.

Таким образом, изучение связи между генами, контролирующими окраску кожуры семян у растений межвидовых гибридов с количественными признаками, выявили следующие частные закономерности. Гены, контролирующие зеленую окраску кожуры семян, достоверно превысили желто-, черно- и коричневосемянные растения по массе семян одного растения, массе семян главного стебля и массе 1000 семян.

Популяцию растений с коричневой окраской кожуры семян можно использовать в качестве маркерного признака при массовом отборе растений на повышенное число семян и бобов.

Гены, ответственные за черную окраску кожуры семян достоверно увеличили длину стебля по сравнению с другими популяциями.

Индивидуальный отбор по числу семян в группе желтосемянных растений должен быть самым эффективным, так как размах изменчивости плюс-вариантов здесь максимальный.

3.4. Характеристика гибридов F_2 - F_4 после однократного беккроссирования

Межвидовые гибриды, полученные от скрещивания диких форм сои с культурными сортами без беккроссирования не пригодны для отбора

перспективных форм в качестве новых сортов (Ала А.Я., Остапенко Т.Ф., 1979). Для сои метод беккроссирования при отдаленных скрещиваниях до сих пор не разработан. Это объясняется отчасти тем, что межвидовая гибридизация как в нашей стране, так и за рубежом при выведении новых сортов применяется редко.

Перед нами стояла задача - изучить влияние однократного беккроссирования на изменчивость хозяйственно ценных признаков гибридов культурная х дикая соя в третьем поколении по сравнению с родительскими формами.

Надземная масса растения. Как показывает анализ данных по изменчивости массы надземной части растения у F_3 , беккроссов, культурных сортов и межвидовых гибридов, этот признак наибольшим был у сортов Portage и Амурская 310. Ни один из беккроссов не превысил культурные сорта по средним величинам. Однако следует отметить, что отдельные гибридные комбинации по данному признаку довольно близки к культурным сортам. Коэффициент вариации у межвидовых гибридов был выше, чем у культурных сортов и колебался от 54 до 67%. У беккроссированных форм он составил 43-55, у культурных сортов 42-47%.

Масса надземной части растения контролируется полигенной системой, и изменчивость этого признака находится в большой зависимости от почвенно-климатических условий. При большом разнообразии паратипических факторов реакция на отбор по этому признаку будет проявляться слабо. По максимальной величине надземной массы отдельные растения как беккроссов, так и межвидовых гибридов достигли уровня культурной сои (Ала А.Я., 1984)

Масса семян одного растения. Межвидовые гибриды Амурская 382 х дикая, Амурская 310 х и Смена х дикая имели массу семян одного растения соответственно 7,7; 9,1 и 7,8 г. Ряд форм после однократного насыщения превысил межвидовые гибриды по анализируемому признаку. Существенно возросла средняя масса семян у гибридов. У культурных сортов масса семян одного растения составила 11,9 г (Portage) и 11,5 г (Амурская 310). Хотя беккроссы по средним значениям признака еще не достигли уровня культурных сортов, но сложный гибрид по размаху варьирования отдельных растений в третьем поколении превысил сорт Portage (гибридная комбинация была беккроссирована этим сортом).

Следовательно, уже после первого цикла насыщения межвидовых гибридов культурными сортами могут выщепляться отдельные высокопродуктивные формы, превышающие лучший донорский сорт по массе семян одного растения.

По коэффициенту вариации культурные сорта, межвидовые гибриды и беккроссы существенных различий не имели, он изменялся от 36 до 68% (Ала А.Я., 1984).

Масса 1000 семян. У культурных сортов масса 1000 семян составила $135 \pm 1,8$ (Portage) и $139 \pm 1,3$ г (Амурская 310), у межвидовых гибридов — $60 \pm 1,0$; $86 \pm 2,3$ и $68 \pm 1,2$ г. У сложных гибридов крупность семян после одного цикла беккроссирования значительно увеличилась. Так, беккроссированные формы имели массу 1000 семян от 105 до 111 г. Кроме

того, отдельные беккроссы дали расщепление по массе 1000 семян в F_3 от 153 до 167 г. Отсюда следует, что отбор по данному признаку после одного цикла беккроссирования в F_3 может быть весьма эффективным. У межвидового гибрида Амурская 310 х дикая в F_4 также была выделена форма с массой 1000 семян 150 г. По коэффициенту вариации крупности семян межвидовые гибриды и беккроссы превысили культурные сорта (Ала А.Я., 1984).

Число узлов на главном стебле. У сорта Portage значение этого признака составило $11,9 \pm 0,2$, Амурская 310 - $13,1 \pm 0,3$. У межвидовых гибридов этот признак в наибольшей степени выражен в комбинации Амурская 310 х дикая. При скрещивании межвидового гибрида Амурская 382 х дикая с сортом Portage число узлов уменьшилось. При беккроссировании этим же сортов межвидовых гибридов Амурская 310 х дикая и Смена х дикая число узлов на главном стебле заметно увеличилось. Беккроссирование сортом Амурская 310 привело к существенному сдвигу числа узлов на главном стебле. В целом у беккроссов с участием сорта Амурская 310 оно варьировало от 13,0 до 13,6. Отсюда следует, что по числу узлов на главном стебле при беккроссировании межвидовых гибридов достаточно одного насыщающего скрещивания, чтобы признак достиг уровня культурного сорта (Ала А.Я., 1984).

Урожай семян с гектара. Урожай семян стандартного сорта Янтарная составил 24,8 ц/га, при суммарном сборе белка и масла 11,9 ц/га. У линии 128 межвидового гибрида урожай семян достиг 28,9 ц/га. У нее удачно сочетается суммарное содержание белка с масличностью 61,2%. В результате такого сочетания сбор белка и масла составил 14,4 ц/га, что на 2,5 ц больше, чем у сорта Янтарная. У высокопродуктивной линии 129 при урожае семян 27,9 ц/га сбор белка и масла равнялся 13,8 ц/га. Очень важно в селекционно-генетических исследованиях при отборе учитывать суммарное содержание белка и масла в семенах. Подтверждением тому служит линия 72, у которой урожай семян даже ниже, чем у Янтарной, но суммарное содержание белка и масла на 2,8% больше. В итоге у этой линии сбор белка и масла на 0,8 ц/га больше, чем у стандартного сорта. Кроме этого, выделилось значительное количество линий межвидовых гибридов после однократного беккроссирования, у которых превышение урожая было в пределах ошибки опыта, но по другим признакам (содержание белка, аминокислот и др.) достоверно превысили стандарт (Ала А.Я., 1984).

При испытании беккроссированных форм в конкурсном сортоиспытании выделилась линия 122, которая получена в результате индивидуального отбора из гибридной популяции F_3 [G. max Портейдж х F_4 (G. max Амурская 310 х G. soja КТ 110)], т.е. после однократного беккроссирования межвидовых гибридов. Эта линия достоверно превысила стандартный сорт Янтарная на 3,4 ц/га, или на 25,6% (Ала А.Я., 1984). В 1983 г. она была передана в Госсортосеть под сортовым названием Дальневосточная 22.

Изучение изменчивости и отбора хозяйственно ценных признаков у межвидовых гибридов с однократным беккроссированием позволили предложить схему селекционного процесса (рисунок 6).

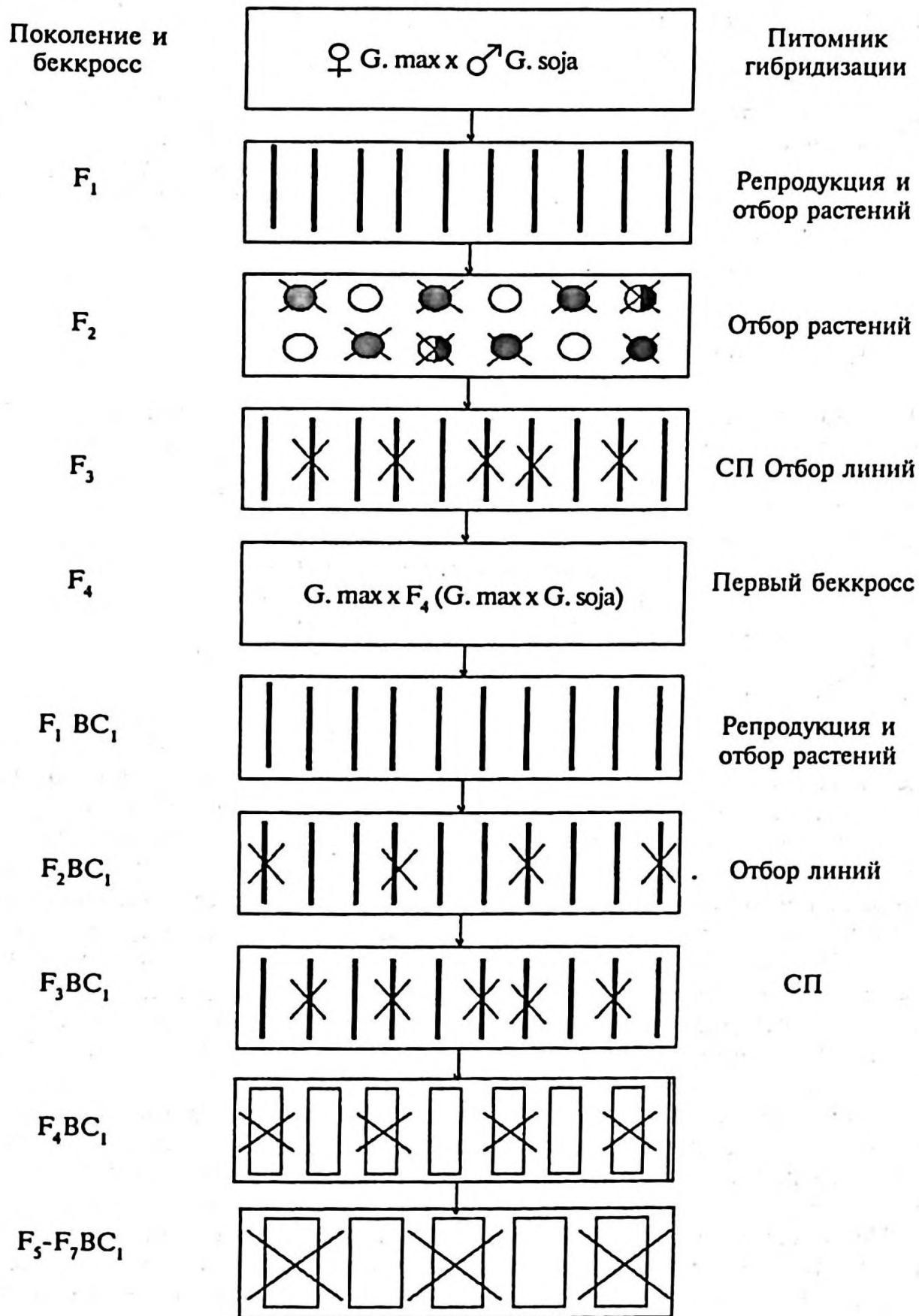


Рисунок 6.
 Схема селекционного процесса с однократным беккроссированием межвидовых гибридов культурной соей

3.5. Изменчивость, наследуемость и отбор в популяциях F_3 , F_4 после двукратного беккроссирования

Ранее проведенные нами исследования (Ала А.Я., 1976), которые согласуются с литературными данными (Золотницкий В.А., 1962; Nutowitz T., Palmer R.G., Hadley H.H., 1972), показали, что дикую сою целесообразно использовать в качестве исходного материала при селекции на повышенное содержание белка в семенах, число семян, длиностебельность и других признаков.

3.5.1. Изменчивость, наследуемость и отбор в F_3 BC_2

В данном разделе изучается изменчивость, наследуемость и отбор количественных признаков у беккроссированных и родительских форм в следующих популяциях:

1. Сорт Янтарная (ст.)
2. Сорт Крапинка
3. F_3 Крапинка \times F_3 [Портейдж \times F_4 (А 382 \times дикая)]
4. F_3 Крапинка \times F_3 [F_4 (А 382 \times дикая) \times Портейдж]
5. F_3 Крапинка \times F_3 [F_4 (А 310 \times дикая) \times А 310]
6. F_3 Крапинка \times F_3 [Портейдж \times F_4 (Смена \times дикая)]
7. F_3 Крапинка \times F_3 [Портейдж \times F_4 (Смена \times дикая)]
8. F_3 [Портейдж \times F_4 (Смена \times дикая)].

Стебель. Средняя длина стебля у сорта Янтарная — $55,5 \pm 0,9$ см. У отдельных беккроссированных форм высота растений достоверно превысила как родительскую форму Крапинка, так и сорт Янтарная (Ала А.Я., 1984).

Масса 1000 семян. Гибридная комбинация 3 F_3 [Крапинка \times Портейдж \times F_4 (Амурская 382 \times дикая соя)] превысила по массе 1000 семян другие беккроссы и уступила лишь материнской форме и стандартному сорту Янтарная соответственно на 5 и 6 г. У этого гибрида наследуемость составила 50,2% при 7,1 у стандарта. Гибриды 5 и 6 также близко приблизились к культурным сортам по крупности семян. Судя по лимитам и коэффициенту наследуемости, массовый отбор у гибрида 5 должен быть весьма эффективным. Отдельные растения по массе 1000 семян достигли 163 г.

По крупности семян у большинства гибридных комбинаций после двукратного насыщения культурными сортами средние достигли уровня контроля. Следовательно, двукратного беккроссирования достаточно, чтобы иметь семена оптимальной крупности.

Масса семян одного растения. Все гибриды, за исключением 4 и 8, превысили по массе семян материнскую форму сорт Крапинка. Более того, гибрид 3 превысил достоверно и сорт Янтарная. Судя по средним величинам и лимитам, двукратного беккроссирования межвидовых гибридов сои культурными сортами достаточно, чтобы отобрать перспективные формы по массе семян одного растения (Ала А.Я., 1984).

3.5.2. Изменчивость в популяциях F_4 BC_2

Масса семян одного растения у беккроссированных форм оказалась на уровне культурных сортов. У гибрида 4 наблюдается даже незначительное увеличение средней величины. У всех гибридов плюс-варианты были значительно выше культурных сортов.

Стебель. С.М. Woodworth (1933) описал ген, контролирующий длину стебля. Аллель S, детерминирующая высокорослость, доминирует над аллелью s, образующей низкорослое и, как правило, рано созревающее растение.

При оценке наследуемости высоты растений различными методами показатели наследуемости колебались от 40,6 до 90,9%, что свидетельствует о жестком контроле признака генетическими факторами (Ала А.Я., 1981).

Масса 1000 семян обусловлена у сои преимущественно наследственными факторами и лишь на 10-12% - условиями внешней среды (Корсаков Н.И., 1973; Ала А.Я., 1976).

В формировании величины семян особое значение имеет отток ассимилятов из листьев в семена, интенсивность которых хотя и детерминирована генетически, но в сильной степени обусловлена факторами среды. Если период цветения совпадает с благоприятными условиями для роста и развития, то образуется большое количество бобов и семян. Однако этапы бобообразования и налива семян могут оказаться в крайне неблагоприятных условиях, что повлечет формирование мелких семян. И наоборот, если период цветения попадает в неблагоприятные условия для роста и развития, образуется минимальное количество бобов и семян. Формирование бобов и налив семян может протекать в благоприятных условиях, что повлечет образование крупных семян. Изучение корреляционной зависимости с массой семян одного растения в первом случае окажется отрицательной, а во втором - положительной.

У культурных форм масса 1000 семян в среднем составляет 144-151 г, у беккроссированных форм с двукратным насыщением - 116-151 и с однократным 109 г.

У гибрида 6 после плюс-отбора удалось выделить форму с массой 1000 семян 212 г, а у гибрида 8 крупность семян у отдельных растений составила 233 г.

Следует заметить, что гибридная комбинация F_4 Крапинка \times F_3 [Портейдж \times F_4 (А 382 \times Дикая)] по средней величине достигла крупности сорта Амурская 310. Судя по изменчивости средних величин, лимитов, для увеличения крупности семян дальнейшего беккроссирования проводить не следует.

Число узлов одного растения складывается из узлов главного стебля и ветвей (Ала А.Я., 1983).

Выше сказано, что коэффициент вариации числа узлов на главном стебле может быть в 2,5-3 раза меньше, чем на ветвях. По-видимому, узлы главного стебля обусловлены в основном аддитивными генами, а узлы ветвей - генами взаимодействия.

Гибриды 4, 7 и 9 по числу узлов на главном стебле достоверно превысили сорт Амурская 310. Среди культурной сои Крапинка имела на 0,8 узла больше, чем сорт Амурская 310. Дисперсия числа узлов на главном стебле оказалась у всех гибридов значительно выше культурных форм. По коэффициенту

вариации выделяются гибриды 6 и 8, у последнего гибрида коэффициент вариации узлов главного стебля 23,6% (Ала А.Я., 1983).

Отбор по числу узлов главного стебля позволил выделить элитные растения, насчитывающие по 24 узла (гибриды 7 и 9). Анализ средних величин узлов одного растения позволяет заметить, что гибриды 4 и 5 превысили сорт Амурская 310 в среднем на 4,9 узла, а гибрид 9 - на 9,1. Судя по дисперсиям и коэффициентам вариации, беккроссированные формы несколько хуже адаптированы по числу узлов одного растения, нежели культурные сорта. Однако это вовсе не отрицает возможности отбора более адаптированных форм среди гибридного материала. В целом, коэффициент вариации узлов одного растения существенно выше, чем главного стебля.

Число семян одного растения у беккроссированных форм четвертого поколения по сравнению с родительскими сортами существенно возросло. Коэффициент вариации по числу семян у культурных форм колебался от 21 до 31 и у $F_4 BC_2$ — от 35 до 45%. При анализе изменчивости отдельных растений по числу семян наиболее значительные результаты получены среди $F_4 BC_2 G. max \times G. soja$ (313 и 354).

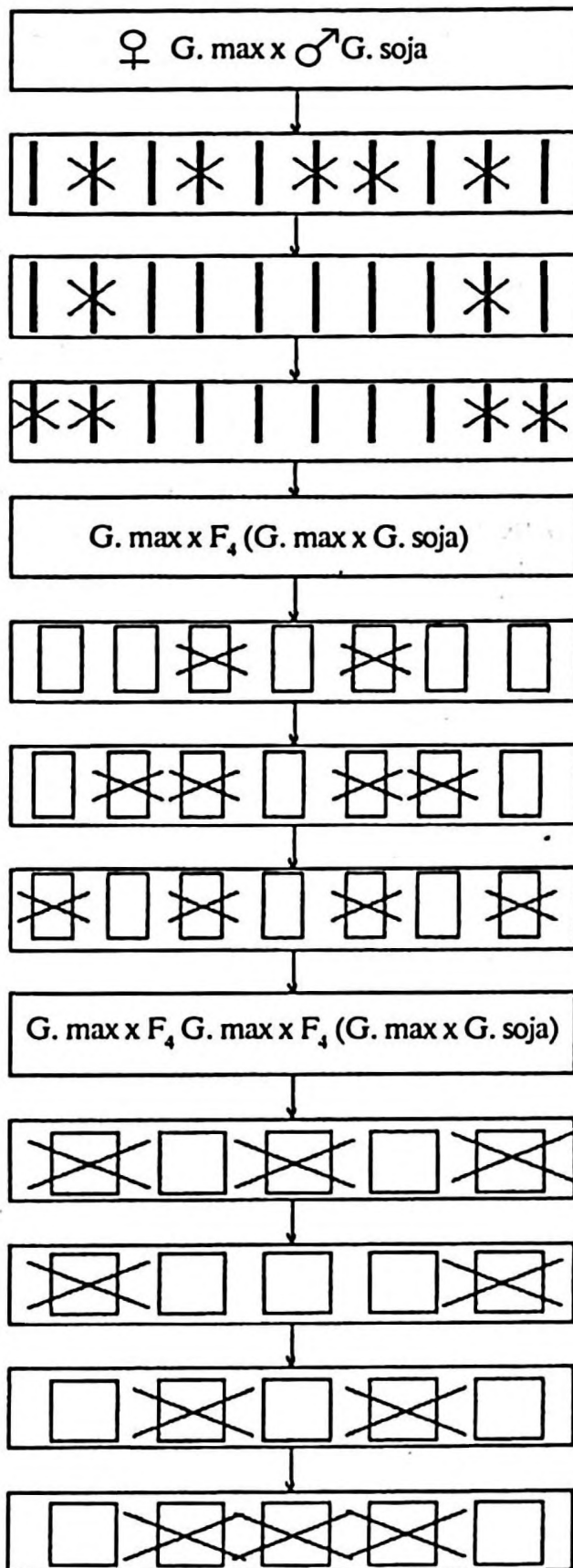
Содержание белка в семенах у беккроссированных форм варьировало от 42,0 до 44,0% (таблица 26). Коэффициент вариации у межвидовых гибридов и культурных сортов имел близкие значения и колебался от 4 до 6,7%.

Таблица 26. Влияние двукратного беккроссирования на изменчивость содержания белка в семенах в $F_4 BC_2 G. max \times G. soja$

Родители, потомки	Средние, %	Коэффициент вариации, %	Лимиты, %
1. Крапинка	42,8 ± 0,2	4,5	39,0-46,7
2. Янтарная (ст.)	41,8 ± 0,2	5,9	31,0-49,7
3. Амурская 310	42,3 ± 0,2	5,1	37,7-47,0
4. BC_2 (№ 4)	42,0 ± 0,2	4,0	37,6-46,9
5. BC_2 (№ 5)	44,0 ± 0,2	5,1	37,6-49,4
6. BC_2 (№ 6)	43,1 ± 0,3	6,0	37,3-50,3
7. BC_2 (№ 7)	42,4 ± 0,3	6,7	36,9-48,9
8. BC_2 (№ 8)	43,3 ± 0,2	4,4	39,6-48,3

У гибрида 6 было выделено элитное растение с содержанием белка в семенах 50,3%. Сравнительное изучение изменчивости, наследуемости и отбора важнейших количественных признаков у сложных гибридов, полученных от двукратного беккроссирования, с родительскими и стандартными сортами позволило рекомендовать следующую схему селекционного процесса (рисунок 7).

Поколение и
беккросс



Питомник
гибридизации

Репродукция и
отбор растений

СП отбор растений

СП отбор линий

Первый беккросс

Репродукция и
отбор растений

СП отбор растений
и линий

СП отбор линий

Второй беккросс

Репродукция и
отбор растений

СП отбор растений
и линий

КП отбор линий

КС отбор номеров

Рисунок 7.

Схема селекционного процесса сои с двукратным беккроссированием межвидовых гибридов культурными сортаобразцами

3.6. Получение межвидовых гибридов *G. max* x *G. soja* с культурным типом роста

Классический способ получения межвидовых гибридов заключается в скрещивании культурной сои с дикой или наоборот (Weber С.К., 1950; Золотницкий В.А., 1962; Ала А.Я., 1976, 1984). Беккроссный способ получения межвидовых гибридов сои для практического использования основан на том, что F_1 - F_4 , дважды, а иногда и более беккроссируют с культурной соей (рисунок 8).

При однократном скрещивании культурной сои с дикой невозможно получить гибриды с культурным типом (детерминантный тип куста, равномерность всходов, неосыпаемость семян и др.). Из-за тонких, длинных, вьющихся и полегающих стеблей, мелкосемянности и низкого содержания масла в семенах и других негативных признаков они непригодны для практического использования. Следует сказать, что беккроссный способ хотя и позволяет достичь желаемого эффекта, однако он является трудоемким, длительным и не всегда приводит к положительным результатам из-за того, что, как правило «разрушается» комплекс хозяйственно-ценных признаков (блоки адаптированных генов) как культурной, так и дикой сои, созданный в результате искусственного и естественного отбора.

У межвидовых гибридов сои в первом поколении мы выделяем три типа растений по хозяйственно-ценным признакам (культурный, промежуточный и дикий).

Культурный тип характеризуется тем, что по габитусу роста, по размеру семян, бобов, листьев, толщине стебля и т.д. гибриды похожи на культурные сортообразцы.

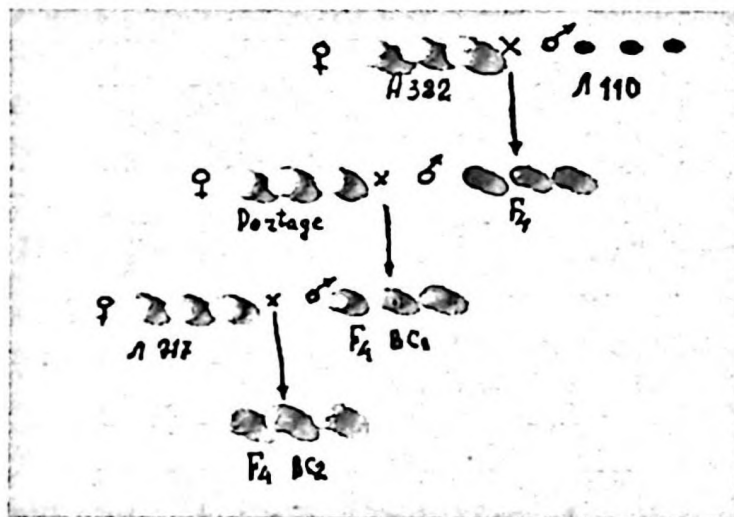


Рисунок 8.
Беккроссный способ получения межвидовых гибридов
G. max x [*G. max* (*G. max* x *G. soja*)],
пригодных для практического использования

К промежуточному типу относятся те растения, которые по размеру семян, бобов, листьев, толщине стебля и т.д. приближаются к средним между культурной и дикой соей.

К дикому типу относятся те растения, которые по хозяйственно-ценным признакам (размер семени, бобов, толщине стебля и т.д.) приближаются больше к дикой сое, растения всходят неравномерно, семена осыпаются.

С целью получения межвидовых гибридов с культурным типом, начиная с 1973 г., нами были поставлены специальные опыты.

Суть опытов заключалась в том, что каждую материнскую форму культурной сои классифицировали по наличию рецессивных и доминантных генов в геноме, контролирующих как хозяйственно-ценные, так и морфологические признаки.

Условно выделили сортообразцы с преобладанием рецессивных генов и сортообразцы с преобладанием доминантных генов, кодирующие морфологические и хозяйственно-ценные признаки.

Результаты опытов показали, чтобы получить межвидовые гибриды, пригодные для практического использования, без кроссирования, в качестве материнской формы нужно использовать культурную сою G. max с комплексом рецессивных генов, кодирующих морфологические и хозяйственно-ценные признаки (Ала А.Я., 1987).

В качестве отцовской формы можно использовать любую форму дикой сои в зависимости от целей и задач селекции. При естественном опылении цветки культурной и дикой сои находятся в тесном контакте. Обычно на цветок культурной сои приходится три-четыре цветочка дикой сои. Этим создается довольно высокий процент перекрестного опыления.

Для получения межвидовых гибридов с культурным типом в качестве материнской формы использовали сортообразцы мутант 28 и Садовый, имеющие в геноме аллели рецессивных генов, контролирующие белую окраску венчика цветка, желтую окраску кожуры семян и т.д. плюс комплекс хозяйственно-ценных признаков. В качестве отцовских форм использовали различные формы дикой сои. Контролем служил сорт культурной сои ВНИИС-1, не имеющий в геноме «комплекса рецессивных генов», который также скрещивали с аналогичными линиями дикой сои (Ала А.Я., 1987).

В F_1 по комплексу хозяйственно-биологических признаков отбирали гибридные растения с культурным типом, т. е. пригодные для практического использования. В F_2 - F_3 осуществляли проверку отобранных растений для практического использования.

При использовании сортов ВНИИС-1 и Смена, не имеющих в геноме комплекса рецессивных генов, не получено гибридов с культурным типом (рисунок 9).

В гибридных комбинациях G. max Садовый x G. soja, G. max ДЯ 1 x G. soja, G. max линия 686 x G. soja, G. max мутант 28 x G. soja и G. max линия 79/83 x G. soja, когда материнские сортообразцы имели в генотипе комплекс признаков, кодируемых рецессивными генами, получено растений F_1 с культурным, промежуточным и диким типами соответственно 1651, 109 и 133, что составило 87,2, 5,8 и 7%. В среднем на комбинацию при

спонтанном опылении около 200 растений сортообразцов культурной сои получено 38,6 растений, из которых 33,7 культурного типа, 2,2 промежуточного и 2,7 дикого типа.

Гибридов с культурным типом роста на 100 растений получено 16,9 (таблица 27). Однако следует заметить, что по целому комплексу морфологических признаков (окраска опушения, окраска венчика цветка, гипокотила и др.) у гибридов первого поколения, как правило, появлялись признаки, контролируемые генами дикой сои.

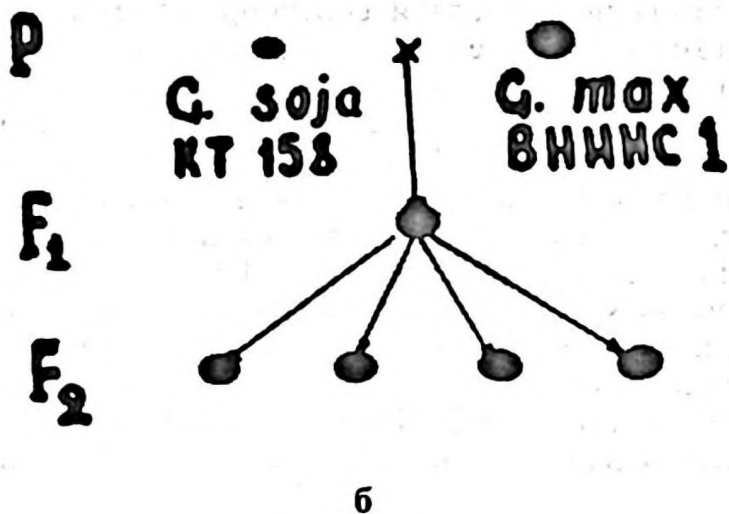
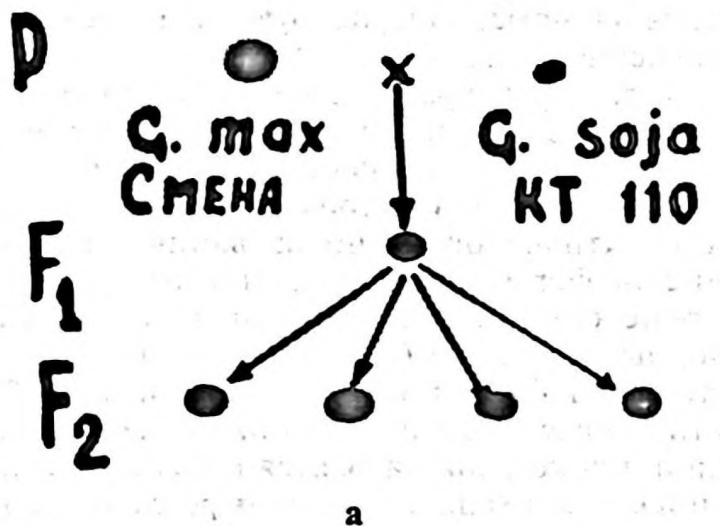


Рисунок 9.

Межвидовые гибриды:

- а - F₁, F₂ *G. max* Смена x *G. soja* КТ 110;
 б - F₁, F₂ *G. soja* КТ 158 x *G. max* ВНИИС-1,
 требующие беккроссирования

Таблица 27. Частота появления гибридов в F₁ G. max x G. soja (1986 г.)

№ п/п	Гибридная комбинация	Тип растений			Всего
		культурный	промежуточный	дикий	
1.	G. max Садовый x G. soja (1...10)	43	24	30	97
2.	G. max ДЯ 1 x G. soja (1...10)	163	31	24	218
3.	G. max линия 686 x G. soja (1...10)	452	31	42	525
4.	G. max мутант 28 x G. soja (1...10)	647	28	18	693
5.	G. max линия 79/83 x G. soja (1...10)	346	6	14	366
	Итого по типу, растений	1651	109	133	1893
	Итого по типу, %	87,2	5,8	7,0	100
	Растений на комбинацию, шт.	33,7	2,2	2,7	38,6
	Гибридов на 100 растений, %	16,9	1,1	1,4	19,3

Примечания

1. Каждый культурный сортообразец скрещивался с 10 формами дикой сои.
2. Для естественного переопыления в гибридной комбинации посеяно 200 семян культурной и 400 семян дикой сои.

Ранее показано, что при скрещивании сорта Приморская 529 с дикой соей в первом поколении изредка появлялись растения с серым опушением и желтой окраской кожуры семян, контролируемые рецессивными генами (Гамаюнова Е.А., 1947).

Первые опыты по получению межвидовых гибридов показали (рисунки 10-12), что мутанты культурной сои Садовый, 28 и сорта ДЯ 1, Юбилейная, Вудгоска можно использовать в качестве сортообразцов — доноров, т.е. при скрещивании их с дикими формами в F₁ появляются растения с культурным типом.

3.6.1. Наследование типа роста в F₁ G. max. x G. soja

В данной главе представлены сведения о наследовании типа роста в первом поколении у межвидовых гибридов.

В таблице 28 представлены сведения о количестве растений с культурным, промежуточным и диким типом роста. Гибриды с культурным типом можно использовать в селекционном процессе без насыщающих скрещиваний. В 1999 г. по 25 комбинациям выделено 640 растений первого поколения с культурным типом роста и 55 промежуточным и диким, или 92 и 8% соответственно. В комбинации (Л. 62 x КА 318) x КБ 156 получено наибольшее количество растений не только культурного типа, но и промежуточного и дикого, 53 и 7 растений соответственно.

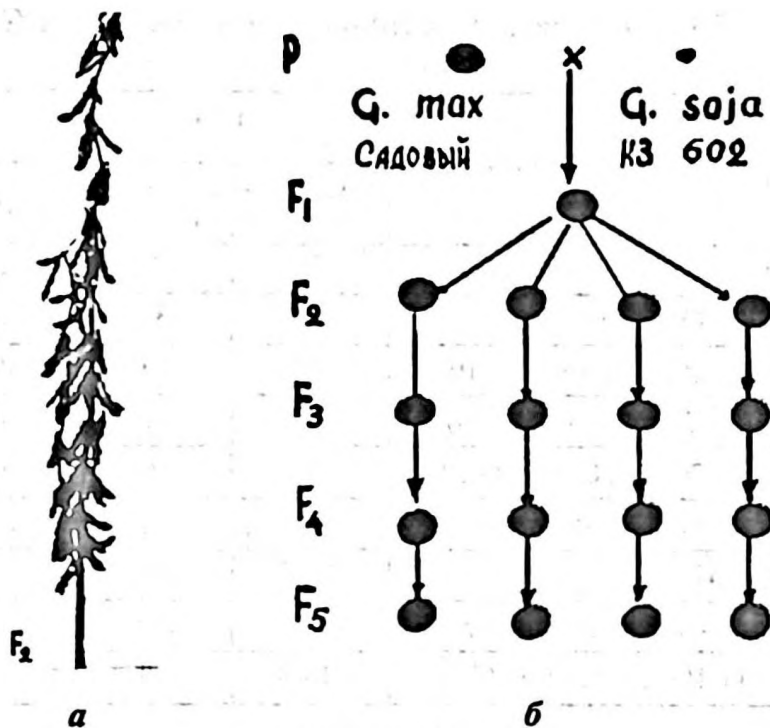


Рисунок 10.

Межвидовые гибриды культурного типа
 а - F_2 G. max Садовый x G. soja КЗ 6310 (растение);
 б - F_1 - F_5 , G. max Садовый x G. soja КЗ 602 (семена)

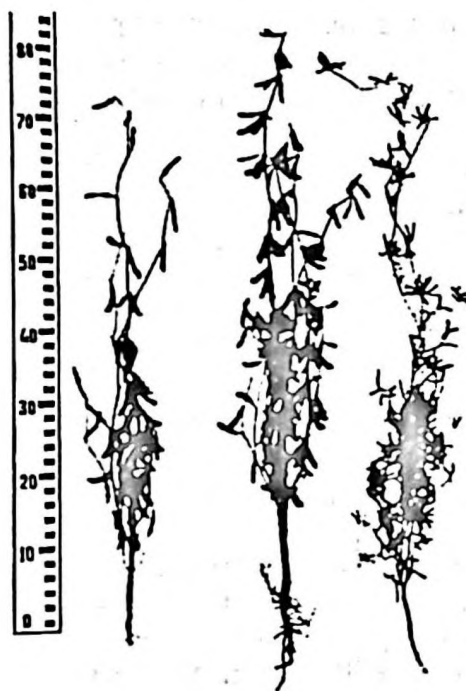
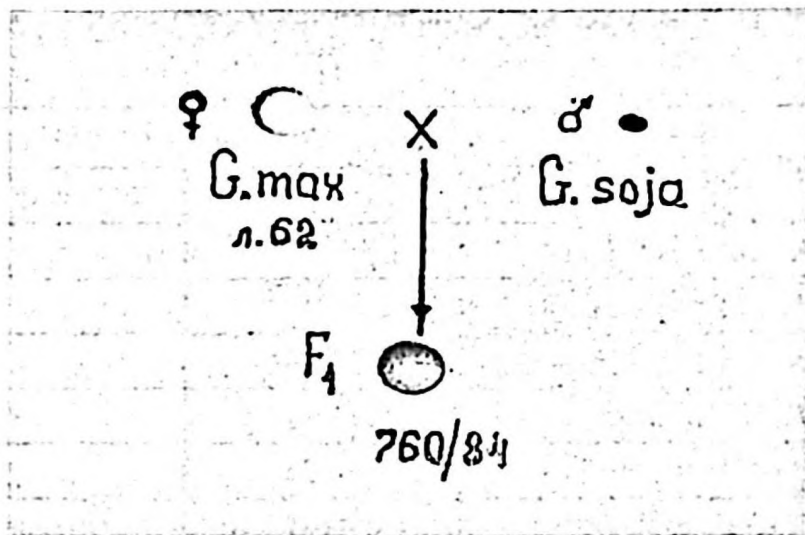
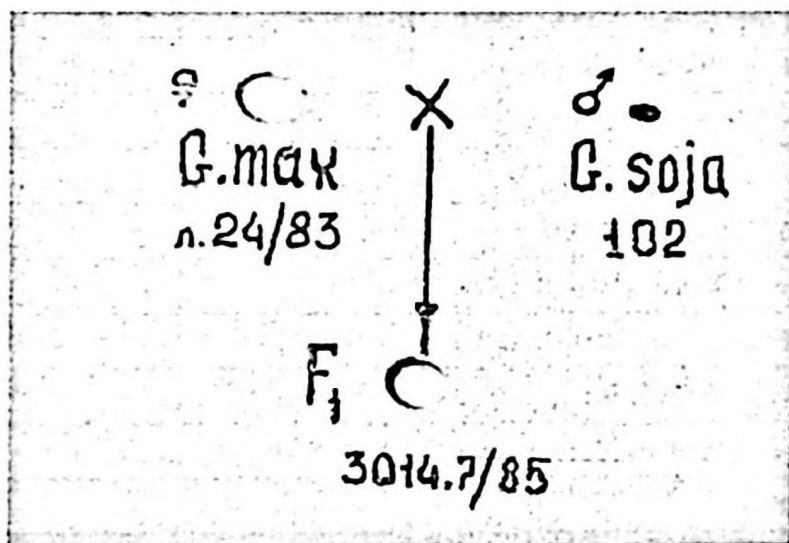


Рисунок 11.

♀ G. max (слева), ♂ G. soja (справа) и F_1 (в центре),
 растения культурного типа



a



б

Рисунок 12.
Межвидовые гибриды:
а - F₁ G. max Л 62 G. soja К3 102;
б - F₁ G. max Л 24/83 x G. soja К3 102
семена растений с культурным типом роста

Таблица 28. Наследование гибридов F₁ G. max x G. soja по типу роста (1999 г.)

№	Гибридные комбинации	Тип растений, шт.	
		культурный	промежуточный + дикий
1	(Л. 62 x КА 318) x КТ-156	53	7
2	(Л. 69 x МК 1) x КБ 104	27	4
3	(Л. 69 x МК 1) x КЗ 6328	28	3
4	(Л. 69 x МК 1) x КЗ 6337	21	2
5	(ДЯ-1 x КЗ 6323) x КЗ 6313	25	3
6	(ДЯ-1 x КЗ 6323) x КА 1344	27	4
7	(ДЯ-1 x КЗ 6323) x КБ 49	35	3
8	(Л. 62 x КА 318) x КЗ 6337	36	4
9	(Л. 62 x КА 318) x КА 1413	41	3
10	(Л. 235 x КЗ 634) x КБ 103	23	2
11	(Л. 235 x КЗ 634) x 6316	20	1
12	(Садовый x КЗ 6323) x КТ 156	29	0
13	(Садовый x КЗ 6323) x КЗ 671	37	2
14	(Садовый x КЗ 6323) x КА 1344	20	1
15	(М 28 x КБл 550) x КЗ 6323	15	1
16	(М 28 x КБл 550) x КЗ 6324	17	0
17	(Юбилейная x КЗ 6350) x КЗ 6316	22	1
18	(Юбилейная x КЗ 6350) x КБ 49	24	2
19	(2401 x КЗ 653) x КБ 95	15	1
20	(2401 x КЗ 653) x КЗ 6359	10	3
21	ДЯ-1 x КЗ 6313	16	2
22	Юбилейная x КА 1303	29	3
23	(5/82 x Л. 62) x КЗ 6359	30	2
24	(5/82 x Л. 62) x КБ 95	23	1
25	(5/82 x Л. 62) x КЗ 6324	17	0
Итого, шт.		640	55
%		92	8

Изучение 15 комбинаций межвидовых гибридов в 2000 г. по типу роста показало, что при скрещивании сорта Юбилейная с пятью формами дикой сои в комбинации получено от 2 до 8 растений с культурным типом. В аналогичном

скрещивании по сорту ДЯ-1 получено от 2 до 9 растений, по сорту Садовый - от 3 до 11 растений культурного типа. Всего получено 75 растений первого поколения с культурным типом и 39 растений с промежуточным и диким типом, или 66 и 34% соответственно (Ала А.Я., Ала В.С., 2000). Аналогичные исследования, проведенные ранее, показали, что в одних и тех же комбинациях в разные годы могут появляться разное количество растений с культурным типом.

3.6.2. Наследование морфологических и хозяйственно-ценных признаков в F_1 G. max. x G. soja

Наследование массы 1000 семян, содержания белка и масла в семенах, окраски кожуры семян, рубчика семян и венчика цветка представлено в таблице 29. Масса 1000 семян у культурной сои колебалась от 195 (ДЯ-1) до 268 г (5/83 x Л.62) у дикой сои – от 29 до 31 г. Гибридные растения первого поколения с культурным типом роста по массе 1000 семян несколько уступили культурным сортообразцам, за исключением комбинации Садовый x КБ 103. Гибриды с промежуточным типом роста по крупности семян занимали среднее положение между культурной и дикой соей.

У гибрида М 28 x КЗ 6337 масса 1000 семян у растений с культурным типом 195 г, с промежуточным типом 111 г при среднем значении у родительских форм 119 г. У гибридов с культурным типом мы наблюдаем неполное доминирование крупности семян культурной сои, у гибридов с промежуточным типом размер семян оказался средним между культурной и дикой соей. В гибридной комбинации (5/83 x Л.62) x КБ 103 средняя масса 1000 семян родительских форм 150 г, у гибридов первого поколения с культурным типом доминирование появилась в плюс направлении, а у гибридов с промежуточным типом роста (101 г) наблюдалось неполное отрицательное доминирование дикой сои.

Гибридные комбинации ДЯ-1 x КБ 49 и Юбилейная x КЗ 6337 имели аналогичный характер наследования крупности семян с вышеназванными комбинациями.

У гибрида Садовый x КБ 103 у растений с культурным типом роста наблюдаем сверхдоминирование массы 1000 семян культурной сои (214 > 198) и неполное отрицательное доминирование крупности семян дикой сои у промежуточных гибридов.

Таблица 29. Наследование морфологических и хозяйственно-ценных признаков в F_1 G. max. x G. soja (2000 г.)

№ ком-бин.	Родители, потомки	Масса 1000 семян, г	Содержание в семенах, %		Окраска		
			белка	масла	кожуры семян	рубчика семян	венчика цветка
1	2	3	4	5	6	7	8
1.	G. max М 28	209	39,7	21,1	желтая	темно-кор.	белая
	F_1 культурный тип	195	40,7	21,8	желтая	черная	фиолетов.

1	2	3	4	5	6	7	8
	F ₁ промежуточный тип	111	41,8	17,6	серая	черная	фиолетов.
	G.soja K3 6337	29	49,3	21,1	темно-умбр.	цвета семени	фиолетов.
2.	G. max (5/83 x Л62)	268	39,8	21,6	желтая	коричневая	белая
	F ₁ культурный тип	267	43,2	22,5	желтая	темно-кор.	фиолетов.
	F ₁ промежуточный тип	101	41,6	18,2	серая	темная	фиолетов.
	G.soja КБ 103	31	49,9	9,5	темно-умбр.	цвета семени	фиолетов.
3.	G. max ДЯ-1	195	40,4	20,0	желтая	цвета семени	белая
	F ₁ культурный тип	189	43,4	21,3	желтая	светло-кор.	фиолетов.
	F ₁ промежуточный тип	84	41,9	17,0	желто-кор.	темная	фиолетов.
	G.soja КБ 49	30	50,7	10,1	темно-умбр.	цвета семени	фиолетов.
4.	G. max Юбилейная	235	41,1	20,1	желтая	цвета семени	белая
	F ₁ культурный тип	225	42,7	17,6	желтая	коричневая	фиолетов.
	F ₁ промежуточный тип	105	42,4	17,0	серо-зелен.	темная	фиолетов.
	G.soja K3 6337	29	49,3	10,2	темно-умбр.	цвета семени	фиолетов.
5.	G. max Садовый	198	40,3	21,0	желтая	цвета семени	белая
	F ₁ культурный тип	214	41,6	22,2	желтая	коричневая	фиолетов.
	F ₁ промежуточный тип	93	41,8	17,7	серая	коричневая	фиолетов.
	G.soja КБ 103	29	49,3	10,2	темно-умбр.	цвета семени	фиолетов.

Содержание белка у культурной сои изменялось от 39,7 до 41,1%, у дикой — от 49,3 до 50,7% (таблица 29). Межвидовые гибриды как культурного, так и промежуточного типа превысила культурную сою по белковости до 3%.

По содержанию масла в семенах гибриды с культурным типом несколько превосходили, а с промежуточным — уступили культурной сое. Содержание масла у культурной сои — 20-21,6%, у дикой — 9,5-10,2%.

Все родительские сортообразцы культурной сои являются носителями гена, детерминирующие желтую окраску кожуры семян, формы дикой сои — темно-умбровую. Гибридные растения первого поколения с культурным типом роста имели в геноме, как правило, гены, контролирующие желтую окраску кожуры семян. Растения первого поколения с промежуточным типом имели серую, желто-коричневую, серо-зеленую окраску кожуры семян. Механизм появления в F₁ рецессивного гена в гомозиготном состоянии, отвечающий за желтую окраску кожуры семян, можно объяснить тем, что ген С₁, обуславливающий культурный тип роста, по всему геному реплицирует участки ДНК (нуклеотидную последовательность) гомологичные культурной сои. Одновременно в геном гибрида встраивается значительное количество фрагментов ДНК дикой сои, которые не несут информации за тип роста (морфологические признаки, устойчивость к болезням и вредителям, адаптивность, холодостойкость и т.д.). Растения первого поколения с промежуточным типом имели серую, желто-коричневую, серо-зеленую окраску

кожуры семян (таблица 29). По окраске рубчика семян гибриды как с промежуточным, так и с культурным типом роста несли оттенки дикой сои.

По окраске венчика цветка все межвидовые гибриды первого поколения унаследовали гены дикой сои, ответственные за фиолетовую окраску. У специфических сортообразцов культурной сои, которые использовались в гибридизации, окраска венчика контролировалась рецессивным геном и имела белую окраску.

3.6.3. Наследование морфологических и количественных признаков в $F_2 - F_3$ *G. max* x *G. soja*

Известно, что механизмы матричного копирования занимают центральное место в процессах переноса информации в биологических системах (Альбертис Б. и др., 1986). В настоящее время полагают, что хромосомы высших растений и животных содержат единственную молекулу ДНК (Уотсон Дж. и др., 1986). Поэтому можно говорить о хромосоме как о единой специфической в генетическом отношении молекуле ДНК. У культурной сои *G. max* и дикой *G. soja* гаплоидное число хромосом 20, следовательно, геном состоит из 20 молекул ДНК. При анализе ДНК культурной и дикой сои установлены существенные различия их по геному (Yomoto K., Nagoto G., 1984).

Скрещивая культурную сою, имеющую в геноме рецессивный ген *t*, обуславливающий серое опушение, с дикой, несущей доминантный аллель *T*, кодирующий рыжее опушение, в F_1 было выделено растение с серым опушением (Гамаюнова Е.А., 1947). У межвидовых гибридов табака *Datura stramonium* x *D. tatula* преобладали признаки одного из видов в F_1 и последующих поколениях. Полагают, что растения F_1 по многим генам могут быть гомозиготными.

Вопрос о так называемых константных межвидовых гибридах ввиду его чрезвычайной сложности оказался не полностью постигнутым Менделем, и он допустил наличие двух типов гибридов в F_1 (Гайсинович А.Е., 1967).

И.В. Мичурин (1948) при межвидовой гибридизации иногда наблюдал появление у гибридов F_1 и семян признаков только одного родителя. При скрещивании мутантов Садовый и ДЯ I и сорта Юбилейная, имеющие в геноме ген *g*, контролирующей желтую окраску кожуры семян с дикой соей, несущую доминантный аллель *R* (темные семена), все растения как первого, так и второго поколения были желтосемянными гомозиготными (таблицы 29, 30).

Таблица 30. Наследование окраски кожуры семян в топкроссных гибридов F_2 *G. max* x *G. soja*

Родители, потомки	Растений, шт.	Семян, шт.	Окраска кожуры семян
1	2	3	4
<i>G. max</i> Садовый	51	6222	желтая
<i>G. max</i> ДЯ I	44	5104	желтая
<i>G. max</i> Юбилейная	48	6192	желтая
<i>G. soja</i> КЗ 6323	21	6111	темно-умбровая

1	2	3	4
F ₂ Садовый х КЗ 6323	46	8326	желтая
ДЯ 1 х КЗ 6323	43	7439	желтая
Юбилейная х КЗ 6323	43	6321	желтая

При скрещивании мутантного сорта Садовый, имеющего в геноме рецессивный ген *t*, обуславливающий серое опушение, с дикой соей (носителем рыжего опушения), контролируемый доминантным геном *T*, в F₁ появилось до 10% растений с серым опушением, которое наследовалось в последующих поколениях. Следовательно, в F₁ рецессивный ген *t* появился в двух копиях (*tt*). Анализ потомства растений с рыжим опушением в F₂ свидетельствовал о том, что до 50% линий были гомозиготными по доминантному гену *TT*.

Появление гомозиготных линий F₂ с рецессивными и доминантными генами *t* и *T*, соответственно, указывает на то, что кроме копий (*Tt*) возможно и наличие двух гомозиготных копий (*tt* и *TT*) этих генов в F₁. Такое явление, по-видимому, можно объяснить тем, что перенос информации осуществляется от ДНК *G. max* к ДНК *G. soja* или наоборот, что имеет место в ходе полуконсервативной репликации ДНК и обеспечивается принципом комплементарности оснований. Другими словами, гены как культурной, так и дикой сои способны строить себе копии. При моногибридном скрещивании в F₁ появились растения, гомозиготные по доминантному гену *W₁W₁* (фиолетовая окраска венчика цветка). Данное явление можно объяснить тем, что, по-видимому, в ходе эволюции у дикого вида *G. soja* нуклеотидная последовательность ДНК существенно различается от культурного вида *G. max*.

Известно, что растение, клетка, ДНК, ген, нуклеотид, молекула, атом и т.д. как у дикой, так и культурной сои имеют свои специфические биополя, которые оказывают сильное влияние во время мейоза на гибридное растение. Эволюция генома дикого вида осуществлялась в зарослях, а у культурного вида при интенсивном солнечном свете. Нуклеотидная последовательность ДНК дикого вида имеет свое биополе и гены, как наследственные единицы тоже и отличные от культурного вида. Кроме этого, гены, кодирующие одни и те же признаки, могут быть локализованы в разных участках ДНК (хромосом). Другими словами, некоторые (или многие) гены культурного вида не гомологичны таковым дикого вида. В F₂ по доминантному гену *W₁*, который ответственный за фиолетовую окраску венчика цветка (носитель — дикая соя), получено гомозиготных линий с сортом ДЯ 1 из 99 линий — 32, мутантом 28 х дикая соя из 91 линий — 55 и Л 686 х дикая из 119 линий — 72 (таблица 30).

Соотношение растений с фиолетовыми и белыми цветками варьировало от 3 : 1 до 186 : 1, а в среднем по всем гибридным комбинациям культурная х дикая соя составило 7,8 : 1. Из потомства 309 линий F₂ *G. max* х *G. soja* 159 линий были гомозиготны по гену *W₁W₁*, контролирующему фиолетовую окраску венчика цветка, т.е. эти же 159 растений в F₁ имели гомозиготные гены *W₁W₁* дикой сои. Другими словами ген дикой сои *W₁* был в двух идентичных копиях *W₁W₁*.

Суммарные данные, отображающие доленое соотношение групп фиолетовых и белоцветковых потомств F_2 , представлены в таблице 31. В анализируемых нами 15 гибридных комбинациях F_2 G. max x G. soja растений с культурным типом роста гены W_1 и w_1 , стабильно экспрессировались, но наследовались не в соответствии с законами Менделя для моногибридных типов расщепления, что было подтверждено методом хи (χ^2)- квадрат.

Следовательно, мы вправе утверждать, что данные эксперимента не согласуются с гипотезой Менделя и что различия между ожидаемыми и наблюдаемыми по гену W_1 и w_1 , объясняется генетическими различиями.

Сравнение результатов расщепления признаков у межвидовых гибридов с внутривидовыми позволило установить следующие закономерности передачи наследственной информации.

Таблица 31. Расщепление гибридов с культурным типом роста F_2 G.max.G.soja по окраске венчика цветка

Гибридная комбинация	Число линий		Число растений всего	В том числе		Соотношение растений фиолетового и белого венчика
	всего	гомозиготных		с фиолетовым венчиком	с белым венчиком	
ДЯ 1 x КЗ 571	40	14	2482	2130	352	6:1
ДЯ 1 x КБ 154	56	18	3209	2787	422	6,6:1
ДЯ 1 x КБ 194	1	0	12	11	1	11:1
ДЯ 1 x КБл 155	1	0	24	18	6	3:1
ДЯ 1 x КБл 115	1	0	22	17	5	3,4:1
Всего по комбинации	99	32	5749	4963	786	6,3:1
М 28 x КЗ 571	30	11	2041	1748	293	6:1
М 28 x КБ 154	37	36	2429	2416	13	186:1
М 28 x КБ 194	4	1	294	237	57	4,2:1
М 28 x КБл. 155	5	4	165	151	14	10,8:1
М 28 x КБл 115	15	3	975	803	172	4,7:1
Всего по комбинации	91	55	5904	5355	549	9,8:1
Л 686 x КЗ 571	2	0	32	24	8	3:1
Л 686 x КБ 154	38	28	1739	1585	154	10,3:1
Л 686 x КБ 194	23	17	1477	1354	123	11:1
Л 686 x КБл 155	45	17	3011	2522	489	5,2:1
Л 686 x КБл 115	11	10	979	945	34	27,8:1
Всего по комбинации	119	72	7238	6430	808	8:1
Итого	309	159	18891	16748	2143	7,8:1

Примечание. Фактическое расщепление (1879,1) не соответствует теоретическому, оно больше при $\chi^2_{0,001} = 10,81$ ($d \cdot f = 1$)

У межвидовых гибридов первого поколения в отличие от внутривидовых как доминантный, так и рецессивный ген, кроме гетерозиготного состояния Аа, может быть в двух идентичных копиях АА и аа. Частота встречаемости растений F₁ с гомозиготными генами варьировала от 1 до 100% (таблица 32). Мы встречали в F₁ от 50 до 100% растений, которые в последующих поколениях не расщеплялись.

Во втором поколении гибридов отношение доминантного признака к рецессивному варьировало по фенотипу от 3:1 до 186:1, а по генотипу — от 4АА до 4аа. Частота встречаемости растений F₂ с гомозиготными генами колебалась от 50 до 100% (таблицы 31, 32).

Таблица 32. Общие закономерности наследования и расщепления моногенных признаков у межвидовых гибридов F₁, F₂ G. max. x G. soja

Поколение	Внутривидовая	Межвидовая
F ₁	1. Аа гетерозиготность — 100% единообразие (Аа)	1. Аа — единообразие, гетерозиготность от 1 до 100% 2. АА — гомозиготность от 1 до 100% 3. аа — гомозиготность, (Аа, АА, аа), многообразие гомозиготных генов от 1 до 100%
F ₂	1. Расщепление по фенотипу 3:1	1. Расщепление по фенотипу 3:1 - редко Расщепление по фенотипу 6:1, 8:1, 14:1, 50:0, 186:1 и т.д., случайное часто
	2. Расщепление по генотипу 1АА:2Аа:1аа гомозиготных генов 50%	2. Расщепление по генотипу 1АА:2Аа:1аа — редко Расщепление по генотипу 4АА:0аа, 3АА:1аа, 2АА:2аа, 1АА:3аа, 0АА:4аа — случайное часто Гомозиготных генов от 50 до 100%

Закономерности наследования признаков, установленные для межвидовой гибридизации, по-видимому, приемлемы для межродовой гибридизации. Их можно использовать при объяснении процесса перехода гетерогенной гаплоидной клетки в диплоидную гомозиготную в теории клеточной селекции генной инженерии и в других работах с рекомбинантными ДНК.

Чтобы объяснить появление в F₁ у межвидовых гибридов, кроме гибридного Аа и родительских типов АА и аа, т.е. с двумя копиями генов по морфологическим признакам и культурного, промежуточного и дикого типа растений. Мы полагаем, что фрагмент ДНК (гена), имея свое биополе в зависимости от условий, способен строить себе копию гена.

Родительский ген А строит себе копию А, другой родительский ген а также

строит себе копию a , в итоге в F_1 мы имеем растения AA , aa и Aa , т.е. гибридный ген. Такое явление мы встречаем у межвидовых гибридов при анализе наследования морфологических признаков, которые детерминированы генами Cu и Wi . При естественном освещении проявляется действие культурного гена и при затенении — дикого гена.

В таблице 33 представлены данные о наследовании количественных признаков у межвидовых гибридов второго поколения.

Таблица 33. Наследование хозяйственно-ценных признаков в F_2 $G. max.$ x $G. soja$ (2002 г.)

№ комбинации	Родители — потомки, тип гибрида	Длина стебля, см	Масса семян 1-го растения, г	Масса 1000 семян, г	Число семян 1-го растения, шт.	Содержание в семенах, %	
						белок	масло
53	$G. max.$ x $G. soja$	104	32,6	170	188	38,5	20,8
54	F_2 Садовый x КЗ 6339 (культурный тип)	107	30,9	174	179	38,8	21,4
55	F_2 Садовый x КЗ 6339 (промежуточный тип)	129	37,6	74	527	38,6	17,7
56	$G. soja$ КЗ 6339	123	20,3	31	648	48,8	10,9
57	$G. max.$ линия (5/28 x Л 62)	117	35,4	177	201	38,3	19,4
58	F_2 линия (5/28 x Л 62) x КЗ 1413 (культурный тип)	97	36,9	176	213	38,7	20,9
59	F_2 линия (5/28 x Л 62) x КЗ 1413 (промежуточный тип)	129	19,1	28	677	49,5	10,0

Примечание. Объем выборки 50 растений.

Показатель *длины стебля* родительских форм колебался от 104 см (Садовый) до 129 см (форма дикой сои КЗ-1413). Гибрид № 54 Садовый x КЗ 6337 культурного типа превысил высоту материнской формы на 3 см, а гибрид № 58, тоже культурного типа, был ниже на 20 см. У гибридов промежуточного типа № 55 и № 59 высота растений наследовалась по типу сверхдоминирования генов дикой сои и они превысили отцовские дикие формы.

Масса семян одного растения. Этот признак у культурных сортообразцов составил 32,6 г (Садовый) и 35,4 г (линия (5/28 x Л 62), у диких форм — 20,3 г (КЗ 6337) и 19,1 г (КЗ 1413). Масса семян одного растения у гибрида культурного типа Садовый x КЗ 6337 наследовалась по типу неполного доминирования генов культурной сои. В этой же гибридной комбинации у растения с промежуточным типом роста наследовались по типу

сверхдоминирования. У другого гибрида F_2 линия (5/28 x Л 62) x КЗ 1413 масса семян одного растения как у культурного типа (№ 58) и промежуточного (№ 59) наследовалась по типу сверхдоминирования генов культурной сои.

Масса 1000 семян. Анализ наследования этого признака потомков второго поколения показал, что у гибридов культурного типа и растений материнских сортообразцов средние величины не различались, что говорит о доминировании генов культурной сои. У гибридов промежуточного типа величина этого признака значительно ниже материнских растений, но выше отцовских, т.е. имело место не полное доминирование генов дикой сои.

Число семян одного растения. Если у гибридов культурного типа этот признак имел близкие величины с культурными сортообразцами, то растения промежуточного типа имели не полное доминирование признака дикой сои.

Содержание белка и масла в семенах. У гибридов с культурным и промежуточным типом роста содержание белка в семенах было близко к материнским сортообразцам. При анализе наследования масличности семян промежуточные гибриды несколько уступили по этому признаку культурной сое и гибридам культурного типа.

При скрещивании мутанта культурной сои Садовый с формами дикой сои масса семян одного растения в трех комбинациях F_2 увеличилась от 67,1 до 80,4%. Наследование этого признака было обусловлено сверхдоминированием генов культурной сои (таблица 33). Аналогичный анализ массы семян одного растения в F_3 показал, что гибриды мутант 28 x КБл 260 и мутант 28 x КБл 550 по средним величинам также превосходили культурную сою (Ала А.Я., 2002). Судя по лимитам отдельных растений в F_2 , F_3 открываются перспективы для отбора форм с повышенной продуктивностью. В гибридных комбинациях Садовый x КЗ 634, Садовый x КБ 227 и Садовый x КЗ 653 в F_2 гетерозис по массе семян одного растения составил от 67,1 до 80,4% (таблица 34).

Таблица 34. Наследование массы семян одного растения в F_2 G. max. x G. soja

№ п/п	Родители – потомки	Средние, г	Лимиты, г	Гетерозис, %
1	G. max. x Садовый	30,1±1,8	5,8-64,7	
2	G. soja x КЗ 604	13,6±3,2	1,5-34,2	
3	G. soja x КЗ 634	12,7±1,4	0,7-27,6	
4	G. soja x КБ 227	8,9±1,3	3,8-16,1	
5	G. soja x КЗ 653	7,1±0,7	2,4-11,4	
6	Садовый x КЗ 604	30,1±1,6	10,9-64,8	
7	Садовый x КЗ 634	54,3±3,5	21,2-90,7	80,4
8	Садовый x КБ 227	51,8±4,0	19,1-100,1	72,9
9	Садовый x КЗ 653	50,3±6,2	18,9-125,0	67,1

Примечание. Объем выборки 50 растений.

Обычно гетерозис определяют в F_1 и на этой основе построена технология выращивания гибридных семян. Для сои важнее гетерозис в F_2 , F_3 , чем в F_1 . Исследователи, открывшие это явление, объясняют его по-разному, однако большинство из них склоняются к тому, что при сверхдоминировании (или гетерозисе) доминантный ген в одной дозе (то есть $Aa > AA$) более благоприятно влияет на развитие признака, чем двойной. В наших опытах это подтверждается гипотезой $Aa > AA$, так как гибриды с высоким гетерозисом, как правило, более гетерозиготны.

При скрещивании сортообразца Садовый с семенами, близкими к шаровидным, с дикой соей КЗ 6323 овально-удлиненной формы в F_1 семена наследовали форму дикой сои, а размер семени — культурной. Часто у межвидовых гибридов наблюдали появление признаков — маркеров, не имеющих у родителей (окраска рубчика, окраска кожуры семян).

При анализе наследования одной пары гена у 41 комбинации $G. max$ x $G. soja$ получены данные, которые свидетельствуют о том, что отношение доминантного гена W_1 к рецессивному w_1 , кодирующих соответственно фиолетовую и белую окраску венчика цветка, в F_2 составило в 1985 г. 8:1 (1044:131), в 1986 г. 6:1 (520:87). Кроме этого у 14 линий в F_2 рецессивный ген не проявился. При скрещивании 21 сортообразца с дикими формами в F_2 установлено, что отношение гомозиготных линий к гетерозиготным по генам W_1W_1 и w_1w_1 , составило 2:1 (164:78). Другими словами, 32% растений первого поколения по фиолетовой окраске венчика цветка были гомозиготными (Ала А.Я., Ала В.С., 2002; Ала А.Я., 2002).

В 1983 г. из F_1 Садовый x КЗ 6310 выделили растения 1/1-83, 2/4-83, 2/5-83, 2/6-83 гомозиготные по окраске кожуры семян и их форме. Генетический анализ морфологических (окраска опушения, окраска венчика цветка, кожуры семян и др.) и хозяйственно-ценных признаков во втором поколении выявил их константность, т.е. в F_2 отсутствовало расщепление, которое свойственно внутривидовым гибридам или межвидовым с промежуточным типом. Другими словами, рецессивные гены w_1 , контролирующей белую окраску венчика цветка и t , обуславливающий серое опушение, в F_2 у ряда межвидовых гибридов не проявились. Генетический анализ растений показал, что встречается значительное количество гибридов, гомозиготных по одному, по двум или по трем генам.

Желтая окраска кожуры семян у культурных сортообразцов, контролируемая рецессивным геном g , наследовалась к гибридам с культурным типом роста F_2 от F_1 Садовый x КЗ 6354 и Юбилейная x КЗ 6323 как гомозиготный доминантный ген. Появление в F_1 рецессивных генов, обуславливающих желтую окраску кожуры семян, серое опушение и гомозиготных доминантных генов, которые не расщепляются в F_2 можно объяснить тем, что, по-видимому, имеется два главных гена, которые ответственны за тип роста. Мы обозначим эти гены символами W_i и S_u . Дикий тип контролируется геном W_i , культурный тип — геном S_u . Дикий тип растений сформировался в процессе длительной эволюции в условиях естественного затенения. Культурный тип растений сформировался в условиях максимального освещения.

Действие гена W_i , детерминирующий дикий тип растений, проявляется в условиях затенения растений и наоборот, действие гена S_u , обуславливающий культурный тип роста, проявляется при максимальной освещенности растений.

Если оплодотворение цветка происходит в условиях затенения, мы получаем гибриды преимущественно дикого типа. И наоборот, при оплодотворении в условиях естественной освещенности мы получаем гибриды культурного типа. Появление гибридов промежуточного типа можно объяснить тем, что оба гена W_i и S_u оказывают действие.

Показано, что ДНК локализована исключительно в хромосомах, т.е. именно там, где и должен находиться генетический материал. В настоящее время совершенно ясно, что хромосома *E. coli* содержит единственную молекулу ДНК. Считается также, что более крупные хромосомы высших растений и животных содержат единственную молекулу ДНК. Таким образом, будет правильно определить хромосому как единственную, специфическую в генетическом отношении молекулу ДНК (Уотсон Д., Туз Д., Курц Д., 1986).

Известно, что у высших организмов гены находятся в двух наборах хромосом, один из которых унаследован от матери, а другой от отца, так что каждый ген присутствует в двух копиях (две нити ДНК).

В настоящее время доказано, что каждая гаплоидная хромосома или одна нить ДНК, и диплоидная — двойная спираль ДНК. Гибридные растения F_1 получили одну нить ДНК от *G. max*, а другую от *G. soja*. Эти нити ДНК по нуклеотидным последовательностям не гомологичны (ген имеет одну копию). ДНК способна к самоудвоению, т.е. достраивает вторую копию гена. У таких гибридов мы не наблюдаем расщепления по размеру семени, содержанию масла в семенах, габитусу куста и т.д., унаследованные от культурной сои. Вместе с тем следует заметить, что окраска венчика цветка, окраска опушения бобов, стеблей и др., обуславливаемых доминантными генами дикой сои в F_1 , F_2 , также не расщеплялись. Нами установлено, что при скрещивании культурных сортов с комплексом рецессивных генов, с дикими формами, у которых эти гены контролируют доминантные признаки, можно получить межвидовые гибриды со следующими свойствами:

1. В F_1 межвидовые гибриды по хозяйственно-ценным признакам (рост и развитие, тип куста, размер семени, листьев, толщина стебля, содержанию белка и масла в семенах и т.д.) разделились на три типа: культурный, промежуточный и дикий.

При скрещивании культурных сортов, имеющих в геноме гены, детерминирующие рецессивные с дикими формами, у которых эти гены обусловлены гомозиготными доминантными генами в потомстве первого поколения появлялись не только гетерозиготные растения, но и гомозиготные как по доминантному, так и рецессивному гену, т.е. AA , Aa , aa .

В зависимости от целей и задач селекции в потомстве F_1 *G. max* x *G. soja* можно получить до 85-90% растений с культурным типом роста.

2. При скрещивании культурных сортов, несущих рецессивный

аллель *t*, обуславливающий серую окраску опушения стеблей и ветвей, с дикими формами, у которых соответствующий доминантный аллель *T* контролирует рыжее опушение в F_1 , получено 8,4% растений с серым опушением. В комбинации *G. max* линия 483/83 x *G. soja* из 34 растений 11 было с серым опушением.

3. Среди гибридов с культурным типом, не требующих беккроссирования, выделяются константные формы, которые во втором поколении не расщепляются по хозяйственно-ценным и морфологическим признакам. Их целесообразно использовать в селекционных программах по ускоренной схеме (рисунки 13, 14).

4. Большинство гибридов с культурным типом (50-70%), которые не требуют беккроссирования, во втором поколении расщепляются только по морфологическим признакам (окраска кожуры семян, темные пигменты на кожуре семян, окраска рубчика семян, окраска венчика цветка, окраска опушения, бобов, стеблей, черешков, листьев). По хозяйственно-ценным признакам (равномерность всходов, масса 1000 семян, содержание масла в семенах, толщина стебля, ветвистость и т.д.) существует определенная вариация, но не расщепление. По высоте растений, числу узлов главного стебля лучшие межвидовые гибриды всех классов превосходили таковые у культурных сортообразцов.

5. Гибриды F_1 *G. max* x *G. soja* с промежуточным и диким типом (5-20%), не пригодные для практического использования, целесообразно выбраковывать.

Генетический анализ потомков F_2 с культурным типом роста позволяет выделить два класса. Первый класс гибридов, которых большинство, характеризуется тем, что во втором поколении происходит расщепление по окраске кожуры семян, по форме семян, по окраске рубчика, по окраске венчика цветка и т.д.

Второй класс гибридов, начиная с первого поколения, в F_1 — F_2 константны по морфологическим и хозяйственно-ценным признакам. Отношение первого класса ко второму в зависимости от экологических и генетических условий варьирует от 2:1 до 1,5:1.

Гибридиологический анализ наследования у потомков морфологических признаков позволяет отметить, что, по-видимому, на появление гибридов оказывает влияние биополе цветка (ДНК) как культурной, так и дикой сои как при оплодотворении цветка, так и без оплодотворения цветка (трансформация ДНК).

Известно, что механизмы комплементарного матричного копирования занимают центральное место в процессах переноса информации в биологических системах (Альбертис Б. и др., 1986). Кроме этого, опыты Тайлора и других показали, что репликация хромосом высших форм также подчиняется законам репликации молекул ДНК (Дубинин Н.П., 1986).

Для получения наибольшего количества растений с культурным типом, естественную гибридизацию мы рекомендуем проводить в условиях хорошей освещенности родительских форм, с площадью питания одного растения *G. max* 20x45 см при посеве в лунку в соотношении культурная : дикая (1 : 2).

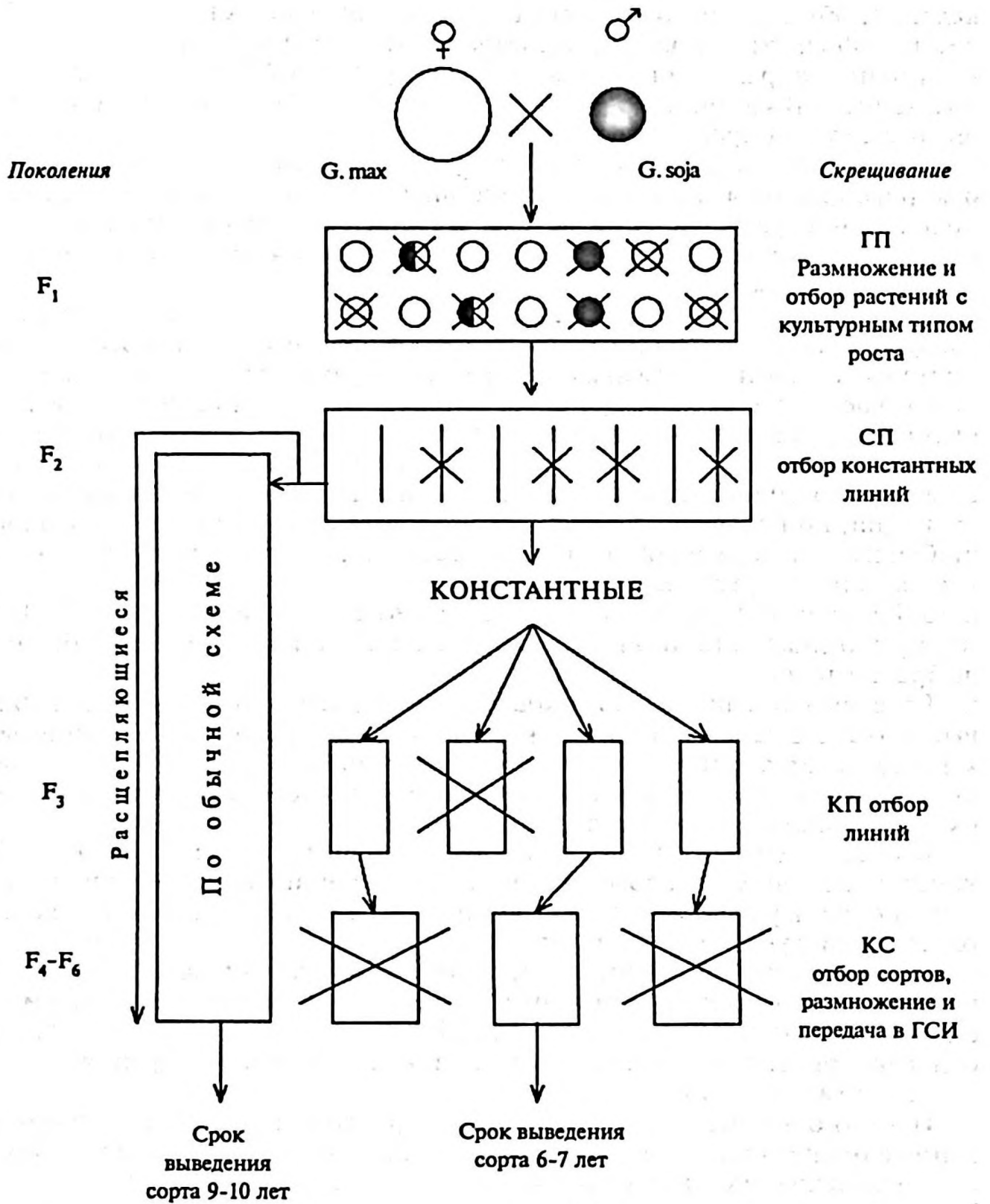


Рисунок 13.
Схема ускоренного селекционного процесса при межвидовой гибридизации

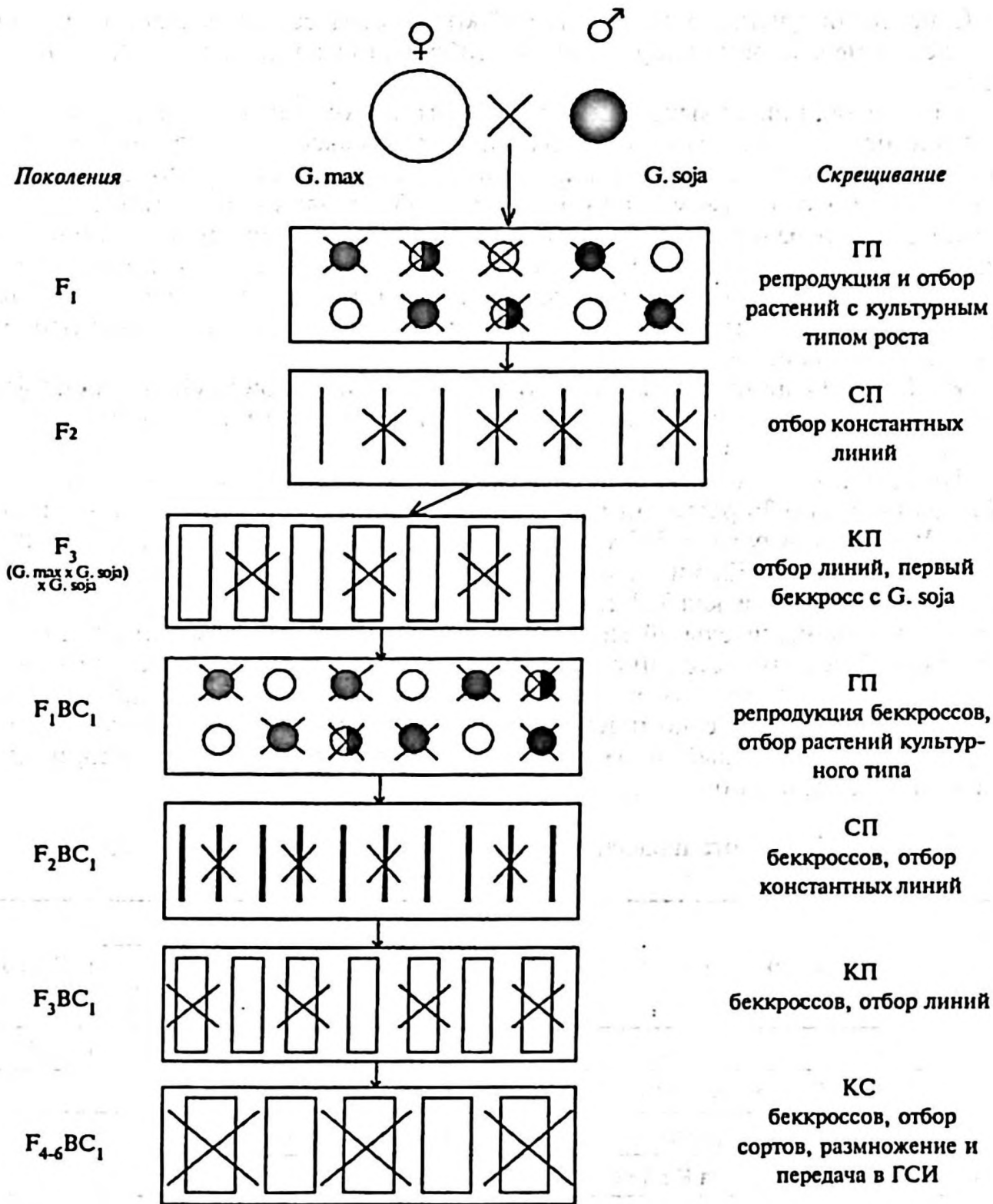


Рисунок 14.

Схема интрогрессивной селекции при межвидовой гибридизации с однократным беккроссированием дикими формами

С целью получения максимального количества семян растения первого поколения межвидовых гибридов целесообразно выращивать в разреженных посевах.

У гибридов, пригодных для практического использования, как правило, в F_1 доминируют хозяйственно-ценные признаки (масса 1000 семян, толщина стебля, содержание масла в семенах и др.) культурной сои, а морфологические – дикой. По-видимому, данное явление обусловлено действием стабилизирующего отбора или сильным отбором против интрогрессирующих генов. В заключение следует отметить, что, по-видимому, при скрещивании генотипов культурной сои с комплексом рецессивных генов гены $G. max$ из-за сильной генетической дивергенции не конъюгируют в мейозе с доминантными генами дикой сои, а строят себе подобные копии.

В таблице 34 приведены сведения о появлении гибридов $F_1 G. max \times G. soja$ в условиях естественной и искусственной гибридизации в зависимости от гибридных комбинаций.

При естественном обмене генетическим материалом у гибрида Садовый x КТ 158 получено 36 растений культурного, 7 - промежуточного и 8 - дикого типа. У гибрида Амурская 382 x КТ 158 культурного, промежуточного и дикого типа растений было 32, 5 и 3 соответственно. Культурные сортообразцы мутант Садовый и сорт Амурская 382, имеющие в своем геноме комплекс рецессивных генов, при принудительной гибридизации с затенением опыленного цветка не дали гибридных растений с культурным типом. Не получено аналогичных гибридов и в комбинациях, где в качестве матери были использованы формы, не имеющие в геноме комплекса рецессивных генов. При использовании сортообразцов Садовый и Амурская 382 в качестве контроля гибридных растений не выявлено.

Таблица 35. Частота появления гибридов $F_1 G. max \times G. soja$ (1975 г.)

Гибридная комбинация	Тип растений			Всего
	культурный	промежуточный	дикий	
1	2	3	4	5
Естественный обмен генетическим материалом				
$G. max$ Садовый (контроль)	0	0	0	
$G. max$ Садовый x $G. soja$ КТ 158	36	7	8	51
$G. soja$ КТ 158 x $G. max$ Садовый	0	0	0	0
$G. max$ А 382 (контроль)	0	0	0	0
$G. max$ А 382 x $G. soja$ КТ 158	32	5	3	40
$G. soja$ КТ 158 x $G. max$ А 382	0	0	0	0
$G. max$ Смена x $G. soja$ КТ 158	0	5	2	7
$G. soja$ КТ 158 x $G. max$ Смена	0	0	0	0

1	2	3	4	5
G. max ВНИИС-1 x G. soja КТ 158	0	3	1	4
G. soja КТ 158 x G. max ВНИИС-1	0	0	0	0
Принудительный обмен генетическим материалом				
G. max Садовый x G. soja КТ 158	0	35	17	52
G. soja КТ 158 x G. max Садовый	0	23	12	35
G. max А 382 x G. soja КТ 158	0	32	14	48
G. soja КТ 158 x G. max А 382	0	25	21	46

Примечание. При естественной гибридизации использовано 200 растений культурной и 400 дикой сои. При искусственной гибридизации опылялось 100 цветков в каждой комбинации.

3.6.4. Характеристика межвидовых гибридов по хозяйственно-ценным признакам

Характеризуя гибриды, пригодные для практического использования, можно заметить, что в контрольном питомнике они превысили урожайность семян стандартного сорта на 3,6-7 ц/га (таблица 36).

Таблица 36 - Характеристика линий, выделенных из межвидовых гибридов (F₄ - F₅; КП - 1984 г.)

Линии	Гибридные комбинации	Урожайность, ц/га	Отклонение от стандарта, ц/га	Масса 1000 семян, г	Масло, %	Окраска цветка
1	2	3	4	5	6	7
	Сорт Янтарная (ст.)	23,5	-	150	20,9	Фиолет.
	Мутант Садовый	23,5	-	173	21,3	Белый
	Мутант 28	24,6	1,1	189	22,0	Белый
77/84	F ₄ Садовый x КБл 428	30,5	7,0	171	21,3	Белый
156/84	F ₄ Садовый x КБл 428	29,4	5,9	165	20,8	Фиолет.
154/84	F ₅ мутант 28 x КБл 261	29,3	5,8	156	20,6	Фиолет.
59/84	F ₅ мутант 28 x КБл 260	27,6	4,1	159	21,4	Фиолет.
66/84	F ₅ мутант 28 x КБл 260	27,6	4,1	179	21,2	Фиолет.
76/84	F ₅ мутант 28 x КБл 550	27,6	4,1	182	22,1	Фиолет.
151/84	F ₅ Садовый x КБл 428	27,3	3,8	167	20,0	Фиолет.

1	2	3	4	5	6	7
142/84	F ₂ мутант 28 x КБл 261	27,2	3,7	172	20,9	Фиолет.
148/84	F ₂ мутант 28 x КБл 261	27,2	3,7	176	22,0	Фиолет.
71/84	F ₂ Садовый x КБл 428	27,1	3,6	153	21,0	Фиолет.
	НСР _{0,05} (ц/га)	2,4				

По массе 1000 семян линии варьировали от 153 до 182 г при 150 у сорта Янтарная. Линии 77/84, 156/84, 151/84, 71/84, полученные от скрещивания белоцветкового мутанта Садовый с дикими формами, имели массу 1000 семян соответственно 171, 165, 167, 153 при 173 г у мутанта. Содержание масла в семенах у этих линий было на уровне культурной сои. Гибриды, полученные от скрещивания мутанта 28 по массе 1000 семян и содержанию масла в семенах, имели аналогичные характеристики. Все это позволяет заключить об эффективности индивидуального отбора среди межвидовых гибридов с культурным типом роста. Следует заметить, что все гибридные растения в F₁ наследовали фиолетовую окраску венчика цветка от дикой сои.

В таблице 37 приведены урожайные данные перспективных беккроссированных форм в контрольном питомнике. При испытании 100 межвидовых гибридов 16 номеров превысили достоверно стандартный сорт на 6-11,8 ц/га.

Таблица 37. Урожайность семян линий F₄BC₂ G. max x G. soja (КП, 1982 г.)

Линии	Урожайность, ц/га	Отклонение от стандарта		Содержание белка, %
		ц/га	%	
Янтарная (ст.)	26,3	-	-	41,8
5857 F ₄ BC ₂	38,1	11,8	44,9	46,3
5926 F ₄ BC ₂	37,7	11,4	43,4	44,4
5899 F ₄ BC ₂	35,8	9,5	36,1	43,9
5905 F ₄ BC ₂	35,5	9,2	35,0	40,3
5896 F ₄ BC ₂	35,3	9,0	34,2	46,0
5859 F ₄ BC ₂	35,1	8,8	33,5	45,3
5858 F ₄ BC ₂	34,7	8,4	32,0	45,1
5856 F ₄ BC ₂	34,5	8,2	31,2	46,1
5846 F ₄ BC ₂	33,9	7,6	28,9	45,9
5844 F ₄ BC ₂	33,7	7,4	28,1	43,6
НСР 0,05 (ц/га)		5,6		

В таблице 38 представлена урожайность семян, масса 1000 семян и длина вегетационного периода у беккроссированных форм шестого поколения после двукратного насыщения межвидовых гибридов культурными сортообразцами и два гибрида культурного типа.

Таблица 38. Урожайность семян линий $F_6 BC_2 G. \text{max} \times G. \text{soja}$ (КС, 1984, 1986 гг.)

Линии	Урожайность, ц/га	Отклонение от стандарта, ц/га	Вегетационный период, дни	Масса 1000 семян, г
1984 г.				
Янтарная (ст.)	18,9	-	110	145
42/84 $F_6 BC_2$	23,9	5,0	109	141
45/84 $F_6 BC_2$	23,5	4,6	107	142
43/84 $F_6 BC_2$	22,9	4,0	110	137
12/84 $F_6 BC_1$	21,8	2,9	105	145
35/84 $F_6 BC_2$	21,7	2,8	104	153
44/84 $F_6 BC_2$	21,5	2,6	99	142
$HCP_{0,05}$ (ц/га)	2,49			
1986 г.				
ВНИИС-1 (ст.)	17,3	-	105	150
35/86 $F_4 G. \text{max}$ мутант 28 x $G. \text{soja}$ КБл 550	20,4	3,1	105	165
35/86 $F_4 G. \text{max}$ Садовый x $G. \text{soja}$ КЗ 310	20,8	3,5	106	153
$HCP_{0,05}$ (ц/га)	2,4			

Линия межвидового гибрида $F_6 BC_2$ 42/84 получена индивидуальным отбором по массе семян одного растения из беккроссированной формы $F_3 G. \text{max}$ Крапинка x [$G. \text{max}$ Portage x $F_4 (G. \text{max}$ Амурская 382 x $G. \text{soja}$ КТ 110)]. При испытании его в контрольном питомнике урожайность оказалась достоверно выше стандарта на 5 ц/га, в конкурсном сортоиспытании. Длина вегетационного периода у гибрида 109 дней, стандарта — 110. Масса 1000 семян у нее — 141 г, содержание белка и масла в семенах — соответственно 40,5 и 21%, высота растений в среднем 60 см, высота прикрепления нижних бобов — 9,6 см, количество бобов на одном растении на 2,4 больше, чем у стандартного сорта, содержание олеиновой кислоты на 3,5% выше у стандарта.

Линия F₆ BC₂ 45/84 выделена из межвидового гибрида индивидуальным отбором по массе семян одного растения из сложного гибрида F₃ G. max Крапинка x F₃[F₄(G. max Амурская 382 x G. soja КТ 110) x G. max Амурская 310]. Урожай семян в конкурсном сортоиспытании в 1984 г. — 23,5 ц/га при 18,9 у стандартного сорта. Номер 45/84 на 3 дня скороспелее стандартного сорта. Масса 1000 семян 142 г. Содержание белка и масла в семенах на уровне стандарта.

Линия F₆ BC₂ 43/84 получена отбором по массе семян одного растения из межвидового гибрида G. max Амурская 382 x G. soja, который в четвертом поколении был скрещен с сортом Портейдж. В целях повышения содержания масла в семенах сложный гибрид в третьем поколении насыщался сортом Крапинка. Линия 43/84 по урожайности семян превысила стандартный сорт в конкурсном сортоиспытании на 4 ц/га. Масса 1000 семян 137 г. По числу бобов и семян на растении линия превысила стандарт на 2,6 и 7,8 соответственно. Содержание белка и масла в семенах у линии на уровне стандарта.

Линия F₆ BC₁ 12/84 отобрана из беккроссированной формы F₃ G. max Смена x F₄ (G. soja КТ 110 x G. max Амурская 382) после однократного насыщения межвидового гибрида скороспелым сортом. Урожайность семян, по данным конкурсному сортоиспытания — 21,8 ц/га, что достоверно выше стандарта на 2,9 ц/га. В гибриде удачно сочетается высокая урожайность со скороспелостью. Крупность семян у беккроссированной формы на уровне стандарта.

Линия F₆ BC₂ 44/84 получена отбором высокопродуктивного скороспелого растения из сложного гибрида Крапинка x F₃ [F₄ (Амурская 382 x дикая соя КТ 110) x Портейдж]. По данным конкурсному сортоиспытания, урожайность линии — 21,5 ц/га, что на 2,6 ц/га выше стандарта. Линия 44/84 созревает раньше стандарта на 11 дней. Масса 1000 семян 142 г. Содержание белка в семенах 41%, что на 2,4% выше стандарта. В 1985 г. линия 44/84 под сортовым названием ДК 86 передана в государственное сортоиспытание.

Линия 35/86 получена отбором по массе семян из растений из F₂ G. max мутант 28 x G. soja КБл 550 культурного типа. Урожайность линии на 3,1 ц/га выше стандарта. Масса 1000 семян линии 35/86 на 15 г. крупнее стандарта.

Линия 37/86 получена без беккроссной селекции индивидуальным отбором на скороспелость и продуктивность из популяции F₂ G. max Садовый x G. soja КЗ 6310. Данная гибридная комбинация по морфологическим и количественным признакам в F₂-F₄, не расщеплялась. Урожайность линии 37/86 в F₄ в конкурсном сортоиспытании превысила стандарт на 3,4 ц/га.

Анализ изменчивости, наследуемости, лимитов, средних величин и отбора хозяйственно-ценных признаков у гибридов после двукратного насыщения позволяет заключить, что при удачном подборе родительских компонентов дальнейшего беккроссирования проводить не следует. Скрещивание перспективных диких форм с различными культурными сортообразцами позволило выделить весьма разнообразный исходный материал по хозяйственно-ценным (повышенное содержание белка в семенах, длинностебельность, повышенное число семян и бобов на растении и т.д.) и морфологическим (узколистные формы, окраска бобов, венчика цветка, опушение, супротивное расположение первых ветвей, формы с повышенным числом ветвей, многосемянные и многобобовые гибриды и др.) признакам, которые в настоящее время включены в генофонд культурной сои.

3.6.5. Беккроссирование межвидовых гибридов формами дикой сои (интрогрессивная гибридизация)

Анализ эффективности селекционных работ во многих странах мира свидетельствует о том, что задачи и методы селекции должны быть адаптированы к почвенно-климатическим, погодным, технологическим и социально-экономическим особенностям каждой страны. Так, в зонах с благоприятными почвенно-климатическими условиями (западная Европа, США и др.) в селекции основным методом является внутривидовая гибридизация. Однако для большинства сельскохозяйственных регионов России и в частности для Дальнего Востока такой подход недостаточно эффективен, поскольку высокую потенциальную урожайность сортов сои реализовать невозможно из-за систематического переувлажнения, ранних заморозков, низких положительных температур и т.д. В этой связи наряду с традиционным методом селекции внутривидовой гибридизацией особую роль будет играть межвидовая гибридизация или интрогрессивная селекция.

Рекомбинационная изменчивость играет ключевую роль в селекции сои при внутривидовой и межвидовой гибридизации, поскольку именно благодаря ей возникают новые адаптивные генетические (трансгрессивные и интрогрессивные) варианты. Под термином «интрогрессия» понимается включение генов одного вида в генный комплекс другого. В таблицах 38-40 представлены данные по изменчивости хозяйственно-ценных признаков (*G. max* x *G. soja*) x *G. soja*, полученных интрогрессивной гибридизацией. В данном случае в геном культурной сои *G. max* включаются гены дикого вида *G. soja*.

Роль интрогрессии в развитии современных форм культурных растений подчеркивали многие исследователи. Многочисленные данные позволяют предполагать, что интрогрессивная гибридизация играла главную роль в получении новых генетических вариантов подсолнечника, ржи, овса и других культур (Жученко А.А., 1980, 2001).

Таблица 39. Характеристика линий, отобранных из межвидовых гибридов (КП, 2000 г.)

№ линии	Происхождение	Урожайность, ц/га	Отклонение от ст., ц/га	Содержание в семенах, %		Вегетац. период, дни	Масса 1000 семян, г
				белка	масла		
0	Октябрь 70 (ст.)	29,0	-	42,1	22,1	111	207
3	Садовый x КТ-156	33,2	4,2	42,1	21,8	110	204
5	Садовый x <i>G. soja</i> (сорт Ария)	33,2	4,2	41,6	21,1	111	229
42	ДЯ 1 x КЗ 530	38,6	9,6	42,4	21,7	110	213
58	ДЯ 1 x КЗ 530	37,2	8,2	42,7	21,8	112	212
НСР _{0,05} (ц/га)		3,0					

При скрещивании сортообразцов Садовый и ДЯ1 с различными высокоурожайными формами дикой сои (КП, 2000 г.) получены межвидовые гибриды, из которых отобраны линии с урожайностью семян от 33,2 до 38,6 ц/га при 29 ц/га у стандартного сорта Октябрь 70. У сортообразцов Садовый и ДЯ-1, используемых в качестве материнских форм при интрогрессивной гибридизации, урожайность семян была 23,3 и 25,6 ц/га соответственно. Включение генов дикого вида сои в генный комплекс культурного вида и направленный отбор позволили увеличить урожайность интрогрессивных форм по сравнению с родительскими формами (таблица 39). По содержанию белка и масла в семенах, длине вегетационного периода отобранные линии имели близкие величины как со стандартным сортом, так и с родительскими сортообразцами. Следует отметить, что по этим признакам отбор не проводился. По массе 1000 семян выделяется сорт Ария, который в конкурсном сортоизучении в среднем за 2 года (2000-2001) превысил стандарт Октябрь 70 по урожайности семян на 3,5 ц/га (таблица 39).

Потенциальная урожайность сорта Ария в 2000 г. составила 42 ц/га при 30,7 ц/га у стандартного сорта Октябрь 70. В 2001 г. сорт Ария передан в государственное сортоиспытание. Линия 9, выделенная из этой же гибридной комбинации, по данным конкурсного сортоиспытания в 2001 г. превысила стандарт по урожайности семян на 6,2 ц/га. В 2004 году сорт сои Ария включен в Госреестр по Дальневосточному региону (А.С. 35456 от 15.01.2004 г.; патент № 2355 от 14.07.2004 г.)

Изучение роли интрогрессии и индивидуального отбора в повышении урожайности семян у межвидовых гибридов и беккроссированных форм культурного типа показало, что простые гибриды уступают сложным (беккроссам). Так, урожайность семян у линии 3 Садовый x КБ 156 составила 33,7 ц/га, а после повторного скрещивания этого гибрида с дикой соей КА 318 и отбора урожайность повысилась ее до 35,4 ц/га (линия 19). У другого простого гибрида линия 14 Л 235 x КЗ 3634 урожайность семян составила 30,6 ц/га. При беккроссировании его с дикой соей КЗ 631 и проведении индивидуального отбора по массе семян одного растения урожайность возросла до 35,6 ц/га (линия 63).

Схема интрогрессивной селекции при межвидовой гибридизации приведена на рисунке 14.

Таблица 40. Характеристика сортов, выделенных из межвидовых гибридов, по данным конкурсного сортоиспытания

№ сорта	Происхождение	Урожайность, ц/га	Отклонение от ст., ц/га	Содержание в семенах, %		Вегетац. период, дни
				белка	масла	
1	2	3	4	5	6	7
2000 г.						
0	Октябрь 70 (ст.)	25,6	-	41,7	22,2	113
1	Отбор из сорта Ария	29,3	3,7	41,0	21,7	111
4	Садовый x КЗ 671	27,9	2,3	42,8	21,6	111

1	2	3	4	5	6	7
8	Л 235 x КЗ 634	27,0	1,4	41,6	23,3	100
	НСР _{0,05} (ц/га)	1,4				
2000 г.						
0	Октябрь 70 (ст.)	22,6	-	38,8	18,3	114
1	Отбор из сорта Ария	25,8	+3,2	38,3	17,1	114
9	Отбор из сорта Ария	28,8	+6,2	39,3	19,4	112
	НСР _{0,05} (ц/га)	1,3				

Мы видим, что в результате беккрасса и отбора урожайность у интрогрессивного гибрида возросла на 5 ц (таблица 40).

В целом урожайность семян у линий, отобранных из простых и сложных интрогрессивных гибридов культурного типа, колебалась от 30,6 до 36,7 ц/га при 30,1 ц/га у стандартного сорта Октябрь 70. Масса 1000 семян у этих линий колебалась от 164 до 208 г. Содержание белка и масла в семенах варьировало от 37,5 до 39,7 и от 19,9 до 20,9% соответственно. По длине вегетационного периода линии межвидовых гибридов и беккрассированных форм созрели раньше стандарта на 1-4 дня.

Таблица 41. Характеристика линий, выделенных из межвидовых гибридов, после однократного беккрассирования дикой соей (КП, 2001 г.)

№ линии	Происхождение	Урожайность, ц/га	Отклонение от ст., ц/га	Содержание в семенах, %		Вегетац. период, дни	Масса 1000 семян, г
				белка	масла		
0	Октябрь 70 (ст.)	30,1	-	38,6	19,7	114	175
3	Садовый x КТ-156	33,7	3,6	39,4	20,9	113	180
6	Л 62 x КА 318	33,0	2,9	38,4	19,9	112	174
19	(Садовый x КТ156) x КА 318	35,4	5,3	38,9	20,2	113	164
36	(Л 62 x КА 318) x КА 1413	35,6	5,5	37,5	20,7	112	208
39	(Л 235 x КЗ 634) x КЗ 6316v	33,9	3,8	38,2	19,9	112	164
58	(Садовый x КЗ 6323) x КЗ 671	35,0	4,9	38,6	20,9	111	171
14	Л 235 x КЗ 634	30,6	0,5	39,7	20,8	110	168
63	(Л 235 x КЗ 634) x КЗ 6316	35,6	5,5	39,1	20,9	111	165
68	(Л 235 x КЗ 634) x КЗ 6316	36,7	6,6	38,0	20,9	111	186
72	(Садовый x КЗ 6323) x КЗ 671	35,7	5,6	39,1	20,2	111	177
	НСР _{0,05} (ц/га)	29					

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Амурская область, Хабаровский и Приморский края Российского Дальнего Востока, где произрастают многочисленные формы дикой сои, являются уникальным природным банком генов. Поэтому необходимы радикальные меры (сбор, интродукция, сохранение, создание заповедников) по сохранению ее природного генофонда.

2. Создан генофонд дикой сои *G. soja* по хозяйственно-ценным признакам (с повышенным содержанием белка в семенах 45-49%, с числом семян до 3-5 тыс. на растении, повышенным числом узлов (25-33) на главном стебле, ультроскороспелые и скороспелые, созревающие за 75-110 дней, соотношением белка к маслу 4-5:1 и с содержанием масла в семенах 8-14%, с длиной стебля - 90-250 см и др.), а также по морфологическим признакам (различные формы листьев, семян, формы с не опадающими листьями и т.д.), насчитывающий более 1500 форм, собранных между 49-54° с.ш. Часть коллекции дикой сои передана в ВИР, селекцентры, опытные станции и т.д. для изучения и использования в селекционных программах.

9. Сравнительное изучение средних величин, коэффициентов вариации и лимитов по количественным признакам позволяет заметить о большем запасе изменчивости у дикой сои по сравнению с культурной. Данные явления указывают на целесообразность использования генов дикой сои при селекции в экологических нишах с экстремальными условиями.

10. Изучение наследования морфологических признаков у межвидовых гибридов показало, что в F_1 - F_3 доминируют в основном гены дикой сои и лишь в редких случаях — культурной сои (желтая окраска кожуры семян, размер семени и др.). По количественным признакам характер наследования имел сложную природу. В ряде случаев наблюдали сверхдоминирование, неполное доминирование или аддитивный характер наследования. В F_2 по хозяйственно-ценным признакам появились новые варианты, которых не было у родительских форм. Полученные данные позволяют межвидовые гибриды F_1 по характеру роста и развития разделить на три типа: культурный, промежуточный и дикий.

4. Гибридологический анализ наследования морфологических признаков у межвидовых гибридов показал, что в F_1 как доминантный, так и рецессивный ген, кроме обычной копии Aa , еще может быть в двух копиях AA и aa , т.е. варианты обоих родителей (AA и aa) и гибридный Aa . Частота встречаемости растений F_1 с гомозиготными генами варьировала от 1 до 100%. В F_2 отношение доминантного признака к рецессивному варьировало по фенотипу от 3 : 1 до 186 : 1, а по генотипу — от $4AA : 0aa$ до $0AA : 4aa$. Частота встречаемости линий F_2 с гомозиготными генами колебалась от 50 до 100%. Установленные общие закономерности передачи наследственной информации для межвидовых гибридов, по-видимому, применимы и для межродовой гибридизации.

5. Изучение роли интрогрессии в культурный вид генов дикой сои и индивидуального отбора в повышении урожайности семян у межвидовых гибридов культурного типа развития *G. max* x *G. soja* и беккроссированных форм (*G. max* x *G. soja*) x *G. soja* показало, что простые гибриды уступают сложным (беккроссам). С помощью однократной интрогрессии и отбора можно

увеличить урожайность семян у культурных сортообразцов на 3-5 ц/га.

6. Разработаны способ получения межвидовых гибридов (А. с. № 1307626 от 03.01.87 г.) и отбора гомозиготных генотипов (А. с. № 156894 от 08.01.90г.), позволяющие при скрещивании сортообразцов культурной сои с любыми формами дикой сои получать в F_1 до 85-90% растений с культурным типом развития. В F_2 до 30-40% линий гомозиготны по морфологическим и хозяйственно-ценным признакам. Данное явление позволило разработать ускоренные схемы селекционного процесса.

7. Испытание отобранных из межвидовых гибридов в контрольном и конкурсном сортоиспытании позволило выделить перспективные сортообразцы, превышающие стандарт на 2,6-5,0 ц/га и созревающие раньше на 1-12 дней, а также вывести высокопродуктивные сорта с потенциальной урожайностью семян 32,8-42,0 ц/га (Дальневосточная 22, ДК 86, Зейка, Ария).

8. Селекционно-генетический анализ наследования морфологических и хозяйственно-ценных признаков у межвидовых гибридов *G. max* x *G. soja* позволяет высказать предположение о том, что геном сои состоит из генов и закодированных текстов. Морфологические признаки, аминокислоты, простые белки и другие соединения, детерминированные генетическим материалом (генами), на которые средовые факторы (фотоны, радиоволны, СВЧ, влага, тепло и т.д.) не оказывает существенного влияния. Этот генетический материал ДНК сохраняет стабильность (консервативность) вида, популяции, сорта, растения и т.п.

Контроль хозяйственно-ценных признаков (тип роста, урожайность семян, продуктивность растения, размер листьев и т.д.), по-видимому, осуществляется другой частью ДНК (нуклеотидной последовательностью), т.е. закодированными текстами. Эта часть ДНК в сильной степени зависит от средовых факторов (интенсивность света, биополя, электромагнитные колебания и т.д.) и распределяется по геному, по-видимому, отдельными фрагментами и может быть в разных хромосомах, и общая длина нуклеотидов на несколько порядков превышает длину таковых у генов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

Агаев М.Г. Основы общей теории дифференциальной мобилизации генофонда особо ценных видов культурных и дикорастущих растений // Генетические ресурсы культурных растений. - Санкт-Петербург, ВИР, 2001. - С. 7-9.

Ала А.Я. Гибридизация культурной сои с дикой уссурийской // Биология, генетика и микробиология сои.- Новосибирск, 1976. - С.65-69.

Ала А.Я. Происхождение сои *G. max* (L.) Merr. // Биология, генетика и микробиология сои.- Новосибирск, 1976 г.- С.35-40.

Ала А.Я. Дикая уссурийская соя - донор генов повышенного содержания белка в семенах // Генетика и селекция сельскохозяйственных культур. - Новосибирск, 1978.- Т. 26. - С.16-20.

Ала А.Я. Модель сорта сои: Метод. Рекомендации / СО ВАСХНИЛ.- Новосибирск, 1982. - 31 с.

Ала А. Я. Изменчивость и отбор в популяциях F_4 [*G. max* x (*G. max* x *G. ussuriensis*)] // Селекция и агротехника возделывания сои на Дальнем Востоке, - Новосибирск, 1983. - С. 12-22.

Ала А.Я. Создание и использование генофонда дикой уссурийской сои в генетических исследованиях: Метод, рекомендации / СО ВАСХНИЛ.- Новосибирск, 1984.- 50 с.

Ала А.Я. Изменчивость и наследуемость количественных признаков у дикой уссурийской сои // Исходный материал для селекции сои и оценка его симбиотических свойств. - Новосибирск, 1984а. - С. 3-12.

Ала А.Я. Использование отдаленной гибридизации в селекции сои // Селекция сельскохозяйственных культур на Дальнем Востоке. - Хабаровск, 1987. - С. 60-70.

Ала А.Я., Кузин В.Ф., Алексеенко В.И. Происхождение сои (обзор) // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд.-ние. - 1976. - Вып. 5.- С. 1-6.

Ала А.Я., Остапенко Т.Ф. Изменчивость количественных признаков у межвидовых гибридов пятого поколения // Селекция и агротехника полевых культур в Приамурье. - Новосибирск, 1979. - С.32-38.

Ала А.Я., Волошина З.В. Изменчивость содержания белка, масла и аминокислот у межвидовых гибридов сои // Вопросы генетики и микробиологии сои. - Новосибирск, 1981. - С. 3-8.

Ала А.Я., Куш Т.Ф. Связь между генами кожеры семян с количественными признаками у межвидовых гибридов сои // Вопросы генетики и микробиологии сои.- Новосибирск, 1981.- С. 60-72.

Ала А.Я., Куш Т.Ф. Влияние беккроссирования на выраженность хозяйственно-ценных признаков у межвидовых гибридов сои // Вопросы генетики и микробиологии сои. - Новосибирск, 1981а. - С. 29-38.

Ала А.Я., Гамолин А.А. Дикая соя - источник хозяйственно-ценных признаков // Физиолого-генетические основы селекции сои. - Новосибирск, 1984. - Вып. 27. - С. 38-44.

Ала А.Я., Шумилин А.П., Гамолин А.А. Изменчивость и наследование количественных признаков в F_2 культурная x дикая соя в топкроссных системах скрещивания // Интенсификация возделывания сои на Дальнем Востоке, - Новосибирск, 1984. - С.26-36.

- Ала А.Я., Гамолин А.А. Наследование длины стебля и числа узлов на главном стебле у сои в F_2 $G. max \times G. soja$ // Биологические аспекты повышения продуктивности сои.- Новосибирск, 1985.- Вып. 37. - С. 3-9.
- Ала А.Я. Использование зародышевой плазмы дикой сои в селекции // Селекция и технология производства сои, - Благовещенск, 1997. - С. 21-32.
- Ала А.Я., Ала В.С., Кашуба Л.К. Дикая соя – как исходный материал для селекции // Проблемы возделывания сои на Дальнем Востоке России. - Благовещенск, 1999. - С. 74-77.
- Ала А.Я., Ала В.С., Супряга Ю.А. Изучение коллекции дикой сои по хозяйственно-ценным и морфологическим признакам // Вопросы биологии и технологии возделывания сои на Дальнем Востоке России. - Благовещенск, 2000. - С. 26-31.
- Ала А.Я. Использование генофонда дикой и культурной сои в генетико-селекционных исследованиях // Генетические ресурсы культурных растений, ВИР, Санкт-Петербург, 2001. - С. 195-196.
- Ала А.Я. Использование генофонда культурной и дикой сои в селекции. Уссурийск, доктор. диссерт., 2002. - 303 с.
- Ала В.С., Ала А.Я. Характеристика межвидовых гибридов $G. max \times G. soja$ / Пути повышения плодородия почв и повышение урожайности с/х культур. - Благовещенск, 2000. - С. 80-84.
- Ала А.Я., Ала В.С. Использование зародышевой плазмы диких форм сои в селекции, Благовещенск, 2002. - 44 с.
- Альберт В.Э. Изучение количества и качества масла в семенах различных по биологическим свойствам сортов сои // Бюл. /ВИР. -1975. - Вып. 53. - С. 56-53.
- Альбертис Б., Брей А., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. - М.: Мир, 1986. - Т. I. - 223 с.
- Афанасьева Т.В., Василенко В.И., Терешина Т.В., Шеремет Б.В. Почвы СССР, - М.: Мысль, 1979. - 380 с.
- Баранов В.Ф., Клюка В.И., Кочегура А.В. Роль сои в решении белковой проблемы// Повышение продуктивности сои, - Краснодар, 2000. - С. 6-11.
- Бейли Н. Статистические методы в биологии. - М.: Мир, 1963. -265 с.
- Беляев Д.К. Предисловие // Генетика и благосостояние человечества. - М., 1981. - С. 5-10.
- Берлянд С.С. Скрещивание географически отдаленных форм сои // Тр. Всесоюз. ин-та зерн. хоз-ва и зернобобовых культур. 1938. Вып. 4. - С. 17-23.
- Бондарцев А.С. Шкала цветов // Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях. - Л.-М., 1954. - 54 с.
- Брежнев Д.Д. Проблемы сохранения и использования генофонда культурных растений и их дикорастущих сородичей // Генетика и благосостояние человечества, - М.: Наука, 1981.- С.32-40.
- Бригс Ф., Ноулз П. Научные основы селекции растений.- М.: Колос, 1972. - 399 с.
- Булах Н.Н., Аристархова М.Л. Изучение фенотипической изменчивости количественных признаков сои // Сб. тр. асп. и мол. науч. сотр. ВИР.- ВНИИ раст-ва. - 1970. - № 16. - С. 246-255.
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений// Тр. Всесоюз. ин-та прикладной ботаники и новых культур. - Л., 1926.- Т.16, № 2. - С. 248.

- Бавилов Н.И. Основные задачи советской селекции растений и пути их осуществления // Избранные сочинения. - М.: Колос, 1966. - С. 114-133.
- Вашенко А.П. Исходный материал для селекции в Приморском крае // Науч.-техн. бюл. ВИР. -Л., 1985. - Вып. 153. - С. 3-6.
- Гайсинович А.Е. Комментарии // Опыты над растительными гибридами. - М.: Наука, 1965. - С. 133-152.
- Гайсинович А.Е. Зарождение генетики. - М.: Наука, 1967. - 194с.
- Гамаюнова Е.А. Сорты сои для Дальнего Востока: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. - Хабаровск, 1947. - 21 с.
- Гамолин А.А., Ала А.Я. Комбинационная способность и наследование числа бобов и семян одного растения в топкроссных системах скрещивания F_2 *G. max* x *G. soja* // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ, Сиб. отд-ние. - 1984.- Вып.37.- С.39-43.
- Гамолин А.А., Ала А.Я. Изменчивость и наследуемость количественных признаков в F_2 *G. max* x *G. soja* // Интенсификация соеводства на Дальнем Востоке. - Новосибирск, 1985.- С.16-23.
- Грант В. Видообразование у растений, - М.: Мир, 1984. - 528 с.
- Гудскова З.Ф. Зависимость между содержанием белка и небелковых веществ в семенах сои // Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство. - 1963. - № 6. - С.27-28.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. - М.: Сельхозгиз, 1937. - 466 с.
- Джонсон Г.В., Бернард Р.Л. Генетика и селекция сои // Соя / Под ред. В.Б. Енкена. - М.: Колос, 1970. - С. 11-98.
- Драгавцев В.А. Алгоритмы эколого-генетической инвентаризации генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству: Методич. рекоменд. (новые подходы). Санкт-Петербург: ВИР, 1993. - 69 с.
- Дубинин Н.П. Генетика и ее значение для человечества // Генетика и благосостояние человечества. - М.: Наука, 1981. - С. 75-88.
- Дубинин Н.П. Общая генетика. - М.: Наука.-1976. - 590 с.
- Енкен В. Б. Соя. - М.: Селхозгиз, 1959. - 620 с.
- Жуковская С.А., Седова Т.С. Сравнительное изучение микрофлоры листьев культурной и диких видов сои (*G. soja*) в коллекции Дальневосточной опытной станции ВИР // Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. - Владивосток, 1981. - 63 с.
- Жуковский П.М. Великая миссия диких видов растений в гибридизации с культурными // Тр. /Ин-т бот. им. В.Л. Комарова. -1959. - Вып. 7. - С. 35-39.
- Жуковский П.М. Мировой генофонд растений для селекции (мега- и микрогенцентры) // Генетические основы селекции растений.- М.: Наука, 1971. - С. 38-88.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. - Кишинев. Штиинца, 1980. - 588 с.
- Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы) том 1, 2, М, Изд. универ. дружбы народов и ООО «Агрорус», 2001. - 1489 с.
- Золотницкий В.А. Соя на Дальнем Востоке. - Хабаровск, 1962. - 249 с.
- Золотницкий В.А. Дикая соя на Дальнем Востоке // Бюл. глав. ботан. сада. - 1963. - Вып. 49. - С. 66-70.

Иоганнсен В.Л. О наследовании в популяциях и чистых линиях. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1935. - 80 с.

Карпеченко Г.Д. Теория отдаленной гибридизации. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1935. - 64 с.

Кеферов К.Н. Биологические основы растениеводства. - М.: Наука, 1982. - 408 с.

Козак М.Ф. Изменчивость и фенотипические корреляции количественных признаков у дикого и культурного видов сои и межвидовых гибридов // Растительный и животный мир Дальнего Востока. - Хабаровск, 1973. - С. 148-168.

Козак М.Ф. Генетические особенности межвидовых гибридов сои в 1 и 2 поколениях // Вопросы биологии. - Хабаровск, 1974. - С. 66-72.

Козак М.Ф. Наследование окраски семян у межвидовых гибридов сои // Генетика, - 1978. - Т. 14, № 1. - С.36-43.

Козак М.Ф. Наследование окраски семян у межвидовых гибридов сои // Оптимизация условий возделывания сои в Приамурье. - Новосибирск, 1981. - С. 84-98.

Комаров В.А., Клубкова-Алисова Е.К. Определитель растений Дальневосточного края. - Л., АН СССР, 1932. - Т. 2, 564 с.

Коньшев В.А. О закономерностях утраты биосинтеза некоторых аминокислот у животных в процессе эволюции // Эвол. биохимии и физиологии. - 1982. - Т. 19, № 3. - С. 27-33.

Коробко В.А. Селекция и семеноводство сои в Молдавии. - Кишинев, 1984. - 79 с.

Корсаков Н.И. Каталог генетической коллекции сои. - Л., 1973. - Вып. 115. - 69 с.

Корсаков Н.И. Соя (Систематика и основы селекции): Автореф. дис.... д-ра с.х.наук, - Л., 1973а, - 44 с.

Кочегура А.В. Результаты и перспективы селекции сои во ВНИИМК // Селекция и технология производства сои. Благовещенск, 1997, С. 69-74.

Коэн С., Шапиро Д. Прыгающие генетические элементы // Молекулы и клетки. - М.: Мир, 1982. - Вып. 7. - С. 7-23.

Купцов А.И. Особенности искусственного отбора при введении в культуру диких и сорных растений // Генетические основы селекции растений. - М.: Наука, 1971. - С. 200-223.

Лещенко А.К. Естественное скрещивание у сои // Селекция и семеноводство масличных культур. - Краснодар, 1935. - С. 30-33.

Лещенко А.К. Культура сои. - Киев: Наукова думка, 1978. - 236 с.

Лещенко А.К., Михайлов В.Г., Сичкарь В.И. Мутации и отдаленные гибриды сои // Новые методы создания и использования исходных материалов для селекции растений. - Киев, 1979. - С. 161-168.

Лобашев М.Е. Томас Генет Морган - основатель теории гена // Генетика. - 1966. - № 11. - С. 3-8.

Лобашев М.Е. Генетика. - Л., 1967. - С. 407-412.

Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. - М.: Наука, 1965. - 46 с.

Мережко А.Ф. Роль генетических ресурсов в современной селекции растений. - Санкт-Петербург, ВИР, 2001, С. 353-354.

Михайлов В.Г. К наследованию окраски кожуры семян у гибридов сои //

Науч.-техн. бюл. /ВАСХНИЛ Сиб. отд-ние. -1984.- Вып. 27: Физиолого-генетические основы селекции сои. - С.10-22.

Мичурин И.В. Записные книжки и дневники // Сочинение. - М., 1948. - Т. 3. - 670 с.

Мичурин И.В. Принципы и методы работы // Сочинение, - М., 1948а. - Т. 1. - 715 с.

Мякушко Ю.П. Роль внутрисортной изменчивости в селекции сои на повышенное содержание жира и протеина // Докл. ВАСХНИЛ. - 1968. - № 7. - С. 17-18.

Мякушко Ю.П. Селекция сои во Всесоюзном научно-исследовательском институте масличных культур // Биология, селекция и возделывание сои.- Благовещенск, 1971. - С. 24-30.

Нечаева В.У. Естественная гибридизация сои // Сиб. вестн. с.-х. науки. - 1960. - № 3. - С. 9-12.

Никоро З.С., Стакан Г.А., Харитоновна З.Н., Васильева Л.А., Гинзбург Э.Х., Решетникова Н.Ф. Теоретические основы селекции животных. - М.: Колос, 1968. - 440 с.

Овчинников Ю.А. Продовольственная программа и задачи советской науки // Продовольственная программа и задачи науки. - М.: Наука, 1983. - С. 10-33.

Оганьян В.Н. О методе получения скороспелых форм сои // Селекция и семеноводство. 1987. № 3. - С. 26-34.

Павлов А.Н. Повышение содержания белка в зерне. - М.: Наука, 1984. - 119 с.

Пустовойт В.С., Пустовойт Г.В. Состояние и перспективы селекции подсолнечника во ВНИИМК.// Селекция и семеноводство масличных культур. - Краснодар, 1972. - С. 8-14.

Разработать новые методы селекции, вывести новые сорта сои с содержанием белка 40-45% и масла 22-23%. Отчет / ВНИИ сои. Науч. руковод. Ала А.Я. - 0.51.183 - № ГР 74056852. - Благовещенск, 1975. - 44 с.

Рейфман В.Г., Седова Т.С., Андреева И.В. Поражение сои вирусом мозаики сои (ВМС) в Приморье и селекция на устойчивость // Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. «Теория и практика использования иммунитета сельскохозяйственных культур к вирусным болезням». - Вильнюс, 1984. - С. 3-13.

Седова Т.С. Межвидовая гибридизация культурной и диких видов сои подродов *Glycine* и *Soja* // Генетика. - 1982. - Т. 18, № 9. - С. 1532-1536.

Седова Т.С. Межвидовые скрещивания диких видов подрода *Glycine Willd* и культурной сои // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ, Сиб. отд-ние, - 1984. - Вып. 13,14. - С. 43-50.

Седова Т.С. Дикорастущие сородичи сои - исходный материал для селекции // Науч.-техн. бюл. /ВИР. - 1986. - Вып. 153. - С. 17-19.

Серебровский А.С. Избранные труды по генетике и селекции кур. - М.: Наука, 1976. - 402 с.

Скворцов Б.В. Дикая и культурная соя в Восточной Азии // Издание общества по изучению Маньчжурии. - Харбин, 1927.

Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. - М.: Наука, 1985. - 270 с.

Соколова И. Аминокислотный состав белков зерна сои ВНИИ // Флора

Дальнего Востока. - Благовещенск, 1976. - С. 38-54.

Тарасенко Н.Д. Генетические аспекты охраны генофонда и интродукции и акклиматизации растений (препринт). - Новосибирск, 1985. - 24 с.

Тахтаджян А.Л. Систематика и филогения цветковых растений. -М.-Л., 1966. - С. 611.

Тахтаджян А.Л. Предисловие редактора перевода // Видообразование у растений. - М.: Мир, 1984. - С. 5-9.

Уотсон Дж., Туз Д., Курц Д.О. Рекомбинантные ДНК. - М.: Мир, 1986. - 321 с.

Уильмс У. Генетические основы и селекция растений, - М.: Колос, 1968. - 448 с.

Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация растений. - М.: Наука, 1954. - 430с.

Цицин Н.В. Проблемы отдаленной гибридизации // Генетика и благосостояние человечества. - М.: 1981. - С. 237-247.

Шванке К.Д. Пищевые белки из семян масличных растений. Химия и технология // Наука и человечество. - М.,: Наука, 1977. - С. 177-183.

Шиндин И.М. Селекция яровой пшеницы и ячменя на Российском Дальнем Востоке // Докл. дис. д-ра с.-х. наук, Хабаровск, 1996, 55 с.

Шкутина Ф.М. Будашкина Е.Б. Методы отдаленной гибридизации в селекции растений // Генетические методы в селекции растений. - М., 1974. - С. 137-146.

Шумный В.К., Першина Л.А., Шапова А.И. Получение межродовых ячменно-ржаных гибридов // Генетика. - 1979. - Т. 15, № 5. - С. 936-937.

Щелко Л.Г. Генетические основы селекции сои // Генофонд и селекция бобовых культур (люпин, вика, соя, фасоль). Санкт-Петербург, ВИР, 1995. - С. 219-305.

Gramer M.M., Beversdorf N.D. Effect of genotypes environment interaction on selection for low linolenic acid soybeans // Crop Sci. - 1984. - V. 24, № 2. -P.327-330.

Dobzhansky Th. Genetic nature of species differences // Nature. - 1937. - V. 71. - P. 404-420.

Erichson L.R., Beversdorf W.D. Effect of selection for protein on lengths of growth stages in *G. max* x *G. soja* crosses // Can J. Plant Sci. - 1982. - V. 62, № 2. - P. 293-298.

Erichson L.R., Beversdorf W.D., Ball S.T. Genotype x environment interactions for protein in *Glycine max* x *Glycine soja* crosses //Crop Sci. - 1982. -V. 22, № 6. - P. 1099-1101.

Fukuda Y. Cytogenetical studies on the wild and cultivated Manchurian soybeans (*Glycine L.*) // Jap. J. Bot. -1933.- V. 6, № 5. - P. 489-506.

Grant V. Population structure in relation to macroevolution // Biol. Zentralblatt, 1977. -V. 96. - P. 129-139.

Hadley H.H., Hymowitz T. Speciation and cytogenetics //In soybeans: Improvement, production and uses. Madison, Wisconsin, 1976. - P. 97-116.

Hawkins S.E., Fehr W.R.,Hammond E.G. Resource allocation in breeding for fatty acid composition of soybean oil // Crop Sci. - 1983. - V. 23, № 5. - P. 900-904.

Hermann F.J. A revision of the genus *Glycine* and its immediate allies //U. S. Dept. Agric. Tech. Bull., 1962, - № 1268. - P. 1-79.

Hymowitz T., Palmer R.G., Hadley H.H. Seed weight, protein, oil and fatty

- acid relationships within the genus *Glycine* // *Trop. Agric.*, 1972. - V.49, № 3. - P. 245-250.
- Hymowitz T., Newell C.A. Current thoughts on origins present status and future of soybeans // *Crop Resources*. Ad by D. S. Sci. geler, Acad. Press, New York, 1977. - P. 197-209.
- Hymowitz T., Newell C.A. Taxonomy of the genus *Glycine*, domestication and uses of soybeans // *Econ. Bot.*, 1981. - V.35, № 4. - P. 272-288.
- Karasawa K. Crossing experiment with *Glycine soja* and *G. ussuriensis* // *Jap. J. Bot.* - 1936. - V. 8, № 2. - P. 113-118.
- Malik S.S., Singh B.B. Note on the correlations in quantitative characters in an interspecific cross of soybean // *Indian J. Agric. Sci.* 1982. - V. 52, № 9. - P. 551-625.
- Marschall D.R., Brone P. The wild relatives of crop plants indigenous to Australian and their use in plant breeding // *J. Austral. Inst. Agr. Sci.*, 1981. - V. 47, № 3. - P. 149-151.
- Marx J.L. Regulation of genes coding for soybean proteins // *Science*, 1982. - P. 216.
- Mayr E. Animal species and evolution // Harvard University Press. - Cambridge, Mass, 1963. - 573 P.
- Mehta S.K., Lal M.S., Beohar A.B.L. Heterosis in soybean crosses // *Ind. J. Agric. Sci.*, 1984. - V. 54, № 8. - P. 621-698.
- Newell C.A., Hymowitz T. Successful wide hybridization between the soybean and a wild perennial relative, *G. tomentella* Hayata // *Crop Sci.* - 1982. - V. 22, № 5. - P. 1062.
- Sebern N. A., Lambert I.W. Effect of stratification for percent protein in two soybean populations // *Crop Sci.* - 1984. - V. 24, № 2. - P. 225-228.
- Simpson A.M., Wilcox J.R. Genetic and phenotypic associations of agronomic characteristics in four high protein soybean populations // *Crop Sci.* - 1983. - V. 23, № 5. - P. 1077-1081.
- Singh L., Hadley H. Maternal and cytoplasmic effect on seed protein content in soybeans *Glycine max* (L.) Merrill // *Crop Sci.* - 1972. - V. 12, № 5. - P. 583-585.
- Stewart R.T. Inheritance of certain seedcoat colors in soybeans // *Agr. Res.*, 1930. - V. 40. № 7. - P. 829-854.
- Taira H., Taira H. Varietal differences of seed weight, protein and sulfur-containing amino acid content of soybean seeds // *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, 1976. - V. 45, № 3. - P. 382-389.
- Ting C.L. Genetic studies on the wild and cultivated soybeans // *J. Amer. Soc. Agron.*, 1946. - V. 38, № 5. - P. 381-393.
- Verdcourt B. A proposal concerning *Glycine L* // *Taxon.* - 1966. - V. 15, № 1. - P. 34-36.
- Verdcourt B. Studies in the Leguminosae-Papilionideae for the Flora of Tropical East Africa // *Kew Bull.*, 1970. - V. 24. - P. 235-307.
- Weber C.R. Inheritance and interrelation of some agronomic and chemical characters in an interspecific cross in soybeans, *Glycine max* x *G. ussuriensis* // *Iowa Agr. Exp. Sta. Res Bull.*, 1950. - № 374. - P. 767-816.
- Wilcox J., Simpson A. Performance of reciprocal soybean hybrids // *Crop Sci.* - 1977. - V. 17, № 3. - P. 351-352.
- Williams L.F. Inheritance in a species cross in soybeans (abstract) // *Genetics.* - 1948. - V. 33. № 7. - P. 131-132.

Williams L.F. The inheritance of certain black and brown pigments in the soybean // *Genetics*. - 1952. - V. 37. № 10. - P. 208-215.

Woodworth C.M. Genetics and breeding in the improvement of the soybeans / *Univ. of Illin. Agr. Exp. Stat.*, 1932. - V. 384. - P. 297-404.

Woodworth C.M. Genetics of the soybean // *I. Amer. Sos. Agr.*, 1933. - V. 25, № 1. - P. 36-51.

Jamomoto K., Nagato G. Variation of DNA Content in the Genus *Glycine* // *Jap. J. Breed*, 1984. - V. 15. № 34. - P. 163-170.

Аннотированный список форм дикой сои по хозяйственно-ценным признакам

№ п/п	Номер формы	Средние (1981-1984 гг.)							
		длина стебля, см	масса семян одного растения, г	число узлов главного стебля	число бобов 1 растения	масса 1000 семян, г	число ветвей	белок, %	масло, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Зейский район, 54° с.ш.									
1	К3 5601	84,0	6,3	12,5	134,6	28,9	6,2	42,1	14,4
2	К3 5602	99,3	8,0	14,6	152,3	30,0	5,1	44,4	15,0
3	К3 5603	95,6	9,0	15,1	174,4	24,6	6,3	43,8	14,4
4	К3 5605	90,6	6,0	14,5	128,2	26,1	5,2	44,4	14,4
5	К3 5606	99,4	10,2	15,2	332,0	15,6	4,5	45,4	13,5
6	К3 5607	79,4	7,1	14,1	138,0	26,2	6,2	42,0	14,6
7	К3 5609	91,2	7,8	13,7	146,9	23,4	5,3	42,8	14,4
8	К3 5610	85,8	7,0	13,3	158,6	24,8	5,2	44,4	14,4
9	К3 5612	85,2	11,9	15,4	220,4	35,1	9,0	45,7	16,0
10	К3 5613	93,5	8,5	14,1	150,7	26,1	5,8	43,6	14,8
11	К3 5615	93,7	11,0	14,3	166,2	25,9	4,8	44,3	14,7
12	К3 5616	98,6	10,5	16,1	290,0	19,2	6,5	42,0	14,7
13	К3 5618	88,9	10,7	16,6	174,5	26,6	7,6	42,8	15,0
14	К3 5619	93,3	8,5	14,4	183,1	28,7	6,0	45,4	15,0
15	К3 5620	96,4	8,8	15,2	182,0	22,2	6,4	45,4	14,2
16	К3 5623	107,9	13,6	15,5	217,0	32,2	7,5	46,0	14,5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
17	К3 5624	92,3	9,6	14,4	173,2	28,1	6,4	44,8	15,5
18	К3 5625	101,2	9,5	15,6	199,6	27,8	7,1	44,8	14,8
19	К3 5626	87,6	6,6	14,5	139,0	26,5	6,0	45,4	14,7
20	К3 5606А	105,5	13,8	16,1	423,6	15,9	6,8	45,4	13,5
21	К3 5627	79,7	11,2	14,4	179,3	38,9	8,4	45,4	14,4
9,5%-ный плюс-отбор		106,7	13,7	16,4	378				
Архаринский район, 49 ⁰ с.ш.									
22	КА 5628	82,8	13,6	14,0	216,2	28,5	7,8	46,7	17,8
23	КА 5629	89,8	16,6	15,1	240,5	29,3	9,2	44,0	16,1
24	КА 5630	73,5	9,1	12,9	179,5	25,0	7,1	45,0	15,5
25	КА 5631	114,2	14,0	17,6	418,3	17,4	10,4	42,0	14,0
26	КА 5632	115,1	20,3	18,6	526,0	21,9	10,2	42,0	14,0
27	КА 5630А	72,8	10,0	13,2	175,4	22,3	7,4	45,0	15,5
28	КА 5643	83,2	14,1	14,8	233,8	30,8	8,6	44,8	14,7
29	КА 5642	78,7	9,4	14,2	171,0	25,9	7,4	50,7	14,6
30	КА 5643А	91,3	13,2	15,4	282,2	24,2	9,0	54,8	14,7
31	КА 5642А	78,8	11,5	14,4	195,7	30,1	8,5	50,7	14,6
32	КА 5650	82,6	9,2	13,0	173,8	24,4	9,1	43,8	10,9
33	КА 5628А	86,1	15,2	14,6	241,3	27,8	10,0	46,7	17,8
34	КА 5629А	88,9	14,0	15,2	218,8	29,1	10,1	44,0	16,1

Продолжение приложения

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
35	КА 5653	58,6	6,5	12,8	92,3	30,5	4,8	42,0	14,4
36	КА 1312	80,9	14,0	13,7	284,2	24,0	7,5	44,8	14,6
37	КА 1322	86,5	17,0	14,8	371,8	25,1	6,3	42,0	15,5
38	КА 1325	83,7	14,8	14,6	217,9	30,8	7,5	42,7	15,5
39	КА 1328	81,4	14,0	14,2	212,4	26,4	7,7	43,0	14,8
40	КА 1333	62,8	9,2	15,5	147,7	28,4	5,3	40,8	14,7
41	КА 5639	65,6	2,6	11,7	53,0	29,7	3,3	44,4	12,4
42	КА 203	99,6	12,2	13,0	186,9	31,2	9,5	45,4	14,4
9,5%-ный плюс-отбор		114,6	18,6	18,1	472				
Белогорский район, 51 ⁰ с.ш.									
43	КБ 5656	98,9	6,6	15,9	295,4	14,7	7,4	41,6	13,4
44	КБ 5657	100,6	10,5	15,3	295,5	15,4	7,6	44,6	12,7
45	КБ 5658	100,0	10,8	15,8	374,2	16,2	6,5	43,8	14,2
46	КБ 5659	90,6	5,6	12,6	242,7	10,8	6,7	44,3	12,0
47	КБ 5660	94,7	10,6	14,9	252,4	19,7	7,5	43,1	11,8
48	КБ 5661	104,6	8,7	16,1	296,0	17,1	7,4	44,6	12,7
49	КБ 5662	133,5	10,2	19,0	316,9	114,8	8,6	43,8	12,7
50	КБ 5666	112,5	10,1	17,9	329,9	15,8	7,9	41,6	13,4
51	КБ 5666А	117,4	7,0	19,0	234,9	15,5	9,0	43,4	12,4
52	КБ 5668	123,8	12,8	15,4	403,2	15,3	8,6	45,4	12,2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
53	КБ 5669	82,9	9,8	18,3	313,2	16,3	7,0	44,0	13,0
54	КБ 5670	105,1	11,0	15,6	299,8	22,0	8,7	44,0	12,5
55	КБ 5671	101,5	8,1	14,8	251,3	19,6	7,7	46,7	12,4
56	КБ 5672	86,6	7,8	13,5	140,0	27,5	6,8	41,6	11,2
57	КБ 5673	118,2	15,7	16,4	376,6	20,7	7,8	42,6	11,3
58	КБ 5674	114,2	11,0	18,2	374,2	17,5	9,0	43,4	11,4
59	КБ 5676	113,7	12,8	16,2	424,7	14,7	10,3	41,8	13,2
60	КБ 5678	107,0	7,1	15,7	172,9	20,9	7,4	44,4	11,9
61	КБ 5679	103,2	11,5	14,6	401,8	20,8	6,6	44,8	13,2
62	КБ 5680	102,7	4,5	14,2	231,6	12,4	7,5	45,4	11,6
63	КБ 5681	114,0	17,7	18,1	406,9	15,5	8,8	43,8	14,2
9,5%-ный плюс-отбор		128,6	16,7	19,0	416				
Благовещенский район, 59 ^о с.ш.									
64	КБл 5683	87,2	8,5	13,8	548,7	23,0	8,0	48,1	11,6
65	КБл 5684	111,8	16,0	16,5	357,8	16,6	9,0	46,4	13,2
66	КБл 5684А	106,7	12,9	15,6	264,2	17,2	8,6	46,4	13,2
67	КБл 5686	95,1	11,0	16,3	210,6	24,5	8,6	46,4	12,4
68	КБл 5686А	105,5	12,9	14,7	241,2	24,7	8,0	44,0	14,3
69	КБл 5687	105,4	10,0	16,7	232,3	17,4	8,0	45,2	13,4
70	КБл 5689	95,6	9,8	16,7	279,9	18,3	8,0	46,7	12,2

Продолжение приложения

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
71	КБл 5691	103,4	10,1	16,4	331,0	17,0	9,2	44,6	12,6
72	КБл 5692	90,4	10,7	15,8	182,0	21,6	10,6	49,4	10,5
73	КБл 5695	119,2	17,0	15,8	410,8	17,1	9,5	45,9	11,2
74	КБл 5696	112,4	13,0	17,7	433,7	16,8	9,6	46,1	13,4
75	КБл 5697	119,0	18,3	17,6	342,4	18,4	10,4	48,1	15,2
76	КБл 5698	116,3	14,7	18,3	377,4	18,3	8,7	43,4	12,9
77	КБл 5684Б	107,3	10,0	16,0	133,3	22,2	7,0	46,4	13,2
78	КБл 5700	102,6	13,4	18,2	392,0	18,2	7,4	44,4	13,3
79	КБл 5702	115,4	18,0	18,4	335,9	21,4	9,9	47,3	12,6
80	КБл 5703	108,1	10,2	17,1	279,8	16,8	11,4	45,0	12,6
81	КБл 5704	124,2	16,0	17,9	401,0	15,7	7,9	43,0	12,8
82	КБл 5705	102,9	11,7	16,0	362,4	17,4	8,5	42,4	13,2
83	КБл 1589	90,2	15,0	12,4	438,2	13,8	4,8	44,4	12,2
84	КБл 1590	96,4	9,4	13,6	312,2	20,4	6,6	45,9	12,6
9,5-й плюс-отбор		121,7	18,2	18,4	436				
Михайловский район, 49 ^о с.ш.									
85	КМ 6394	129,4	11,1	14,9	290,1	17,2	8,7	45,4	12,6
86	КМ 6395	115,3	10,8	13,8	235,9	20,0	7,7	46,0	12,2
87	КМ 6334	129,8	10,7	16,0	272,8	16,5	8,0	45,4	12,8
88	КМ 6395А	107,2	6,9	12,9	149,2	15,7	7,7	46,0	13,4

Продолжение приложения

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
89	КМ 6396	88,9	8,4	13,3	200,8	19,9	5,3	43,5	12,4
90	КМ 6397	126,1	12,2	16,8	401,7	13,7	7,8	46,7	12,8
91	КМ 6398	107,8	9,2	16,5	375,8	15,2	6,3	44,3	11,2
92	КМ 6401	102,8	9,7	15,5	362,6	15,9	8,3	42,8	13,4
93	КМ 6402	122,3	8,8	14,4	249,8	15,4	8,2	43,8	15,2
94	КМ 6403	135,5	14,0	17,6	249,8	16,8	10,3	45,3	13,2
95	КМ 6404	125,4	15,3	16,7	237,4	15,3	7,0	45,9	13,3
96	КМ 6405	140,7	10,5	16,2	303,8	20,1	7,9	45,4	12,6
97	КМ 6406	128,6	10,9	15,9	252,2	15,3	8,2	47,3	12,4
98	КМ 6409	128,7	17,9	15,5	513,2	14,6	9,3	45,7	12,2
99	КМ 6410	124,2	17,7	19,2	473,4	14,6	9,0	43,9	11,2
100	КМ 6411	126,0	20,6	19,5	438,2	17,5	7,3	47,3	11,4
101	КМ 6412	148,6	16,2	16,6	256,2	15,1	8,7	48,0	11,8
102	КМ 6415	132,4	11,0	15,0	156,2	14,4	6,4	42,4	12,2
103	КМ 6416	115,2	14,8	14,6	306,4	15,8	7,5	42,0	12,4
104	КМ 6417	119,1	14,0	15,3	245,0	22,8	8,2	43,4	15,2
105	КМ 6419	130,4	10,0	15,1	249,2	14,7	9,4	42,0	11,2
9,5%-ный плюс-отбор		144,6	19,2	19,4	493				

Примечание. К - каталог; З - Зейский, А - Архарински, Б - Белогорский, Бл - Благовещенский, М - Михайловский районы сбора дикой сои.

Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.-печ. листов 7,4.
Тираж 300 экз. Заказ № 0334.



Отпечатано в производственно-коммерческом издательстве «Зея».
675000, г. Благовещенск, Амурская область, ул. Калинина, 10.
Тел.: (8-4162) 52-50-35, 52-30-64.

