

С.Ф. КОВАЛЬ², В.С. КОВАЛЬ²,
С.М ТЫМЧУК¹, Р.Л. БОГУСЛАВСКИЙ¹

¹Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева УААН, Харьков, Украина
E-mail: ncpgru@relcom.kharkov.ua

²Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия
E-mail: kovalsf@bionet.nsc.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ: ПРОБЛЕМЫ ФОРМИРОВАНИЯ, СОХРАНЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ



Представлены классификации коллекций генофонда растений, рассмотрены основные задачи, решаемые коллекциями. Описаны базы данных по коллекциям генофонда Института цитологии и генетики СО РАН (Россия) и Национального центра генетических ресурсов растений Украины. Обсуждаются принципы формирования коллекций генофонда, проблемы и способы их сохранения в жизнеспособном состоянии и генетической подлинности. Обосновывается необходимый объем коллекционных образцов, различие и специфика целей и задач при их размножении и воспроизведении. Предложены градации допустимых изменений коллекционных образцов в соответствии с типом и назначением коллекций. Указано на необходимость организации специализированного периодического издания по вопросам коллекционирования генофонда.

© С.Ф. КОВАЛЬ, В.С. КОВАЛЬ, С.М ТЫМЧУК,
Р.Л. БОГУСЛАВСКИЙ, 2003

Создание коллекций генетического разнообразия растений — это наиболее эффективный путь его сохранения, обогащения и рационального использования. Необходимость этого направления человеческой деятельности обусловлена рядом причин, среди которых генетическая эрозия в природных и культурных экосистемах, в том числе потеря стародавних местных и старых селекционных сортов; потребность в донорах хозяйствственно полезных признаков при селекции и серий генотипов для их генетического тестирования, изучение закономерностей эволюции и др. В связи с этим большое значение приобретает разработка теоретических вопросов формирования и сохранения живых коллекций. Этим вопросам был посвящен, в частности, состоявшийся в Институте цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск, Россия) 30 июля — 3 августа 2001 г. Международный симпозиум «Генетические коллекции, изогенные и аллоплазматические линии», труды которого изданы на английском языке [1].

При создании живых коллекций главными являются два вопроса: что собирать и как сохранять.

Классификация типов живых коллекций, согласно Гончарову [2], предусматривает наличие предварительно заданной цели, поскольку всехватывающее (генеральное) коллекционирование практически неосуществимо. Среди «целевых» коллекций автор выделяет: тематические (учебные, исторические, по странам) и специализированные (рабочие, исследовательские, признаковые, генетические и др.).

Международный институт генетических ресурсов растений (IPGRI), обобщив опыт сети генбанков мира, предлагает выделять по степени охвата генетического разнообразия базовые коллекции, представляющие весь генофонд культуры или таксона, и сердцевинные — коллекции, в которых основной генофонд представлен минимальным количеством образцов, отобранных из базовой коллекции. Правильное формирование обоих видов коллекций дает возможность оптимизировать их объем и состав для рационального расходования средств на поддержание в живом виде и генетической аутентичности, экономного использования объемов и энергетического обеспечения хранилищ и т.д.

В странах СНГ, в том числе в России и Украине, где коллекции растений рассматриваются прежде всего как источник и хранилище исходного материала для селекции, большое внимание уделяется созданию признаковых (по Гончарову

[3] фенетических) коллекций, в которых образцы генофонда подобраны по степени фенотипического проявления отдельных признаков или их сочетаний. Согласно Мережко [4], признаковые коллекции могут формироваться, исходя из двух принципов: 1) подбираются образцы с низкой или высокой выраженностью признака (в зависимости от направления использования) как источники для селекции; 2) подбираются образцы, отражающие спектр внутривидовой изменчивости по данному признаку. Автор предлагает и обоснованные критерии для подбора образцов в формируемую признаковую коллекцию.

К этой же категории принадлежат коллекции эталонных образцов, используемые для оценки сортов на отличимость, однородность и стабильность (так называемый DUS-тест). Они приобретают особое значение при определении «патентоспособности» коммерческих сортов, охране авторских прав на них. Эталонные образцы должны характеризоваться стабильным проявлением характеризуемых ими признаков в меняющихся условиях выращивания.

Задача сохранения генетической подлинности коллекционных образцов лучше всего решается путем создания генетических коллекций, которые формируются из образцов с идентифицированными генами или генными комплексами. К ним относятся серии изогенных и анеуплоидных линий, аллельных вариантов генов, вариантов групп скрещивания, амфидиплоидных геномных комбинаций, аллоплазматических линий, а также других вариантов плазмона и т.д. Признаковая коллекция является первым этапом в создании генетической коллекции.

Понятно, что цели формирования коллекций диктуют характер собираемых в ней образцов. Для генетической коллекции это может быть сохранение отдельных генов, геномов, цитоплазмы или уникальных ассоциаций генов (генотипов).

Перед создателем любой живой коллекции возникает стандартный перечень задач: 1) паспортизация (описание образцов); 2) систематизация их (номенклатура); 3) поддержание коллекции (хранение, репродуцирование и размножение); 4) изучение; 5) создание базы данных.

Существующие публикации по многим специализированным коллекциям [5–18 и др.] содержат в большинстве случаев только описание образцов и результаты их изучения. Редко

встречаются публикации по интерфейсу базы данных [19, 20].

В настоящее время собрано громадное количество сведений по различным специализированным коллекциям. Для пользователей немалую проблему представляет поиск сведений как о наличии генофонде, так и о результатах его изучения, разбросанных по многим изданиям. Этую проблему решает использование современных информационных технологий по накоплению, оперативному управлению большими объемами данных для решения теоретических и прикладных задач.

Раздел информационных ресурсов, содержащий сведения о генофонде коллекций, представляет особый интерес для генетиков и селекционеров. Это Базы данных, рассчитанные как на работу через интернет в режиме «реального времени», так и локальные Базы данных, которые устанавливаются на персональный компьютер и не рассчитаны на работу в сети интернет. Он позволяет исследователям из различных регионов оперативно обмениваться информацией об используемых образцах и семенным материалом.

Примером является Информационная система (ИС) «Генофонд растений», которая создана коллективом сотрудников Национального центра генетических ресурсов растений Украины, руководимым В.К. Рябчуном [21]. Она содержит паспортные данные о 66 тыс. образцов, относящихся к более чем 200 культурным и диким видам растений, из 125 тыс. образцов, составляющих генбанк Украины. Эта ИС создана в формате DBF, в настоящее время преобразуется в формат Axcess и готовится к публикации в интернете. Возможен обмен отдельными ее фрагментами через электронную почту. В базе паспортных данных представлены номера Национального каталога и интродукции; номера, которые имеет этот образец в других учреждениях; название сорта, линии и т.д.; ботаническое (латинское) название вида и внутривидового таксона; информация о происхождении: страна, регион, учреждение и авторы (если это продукт селекции или научных экспериментов); год включения в коллекцию; учреждение, в коллекции которого хранится образец; годы изучения; цикл и тип развития, уровень пloidности. В интродукционной части базы данных содержатся более подробные сведения о месте сбора образца (для дикорастущих и местных

форм): географический пункт, географические координаты, тип ценоза, элемент ландшафта, характеристика почвы; дата сбора; информация о доноре и коллекторе образца (важна для установления прав на авторство); несколько вспомогательных полей. Признаковые базы данных по культурам включают характеристику образцов по пространству хозяйственно ценных признаков за годы изучения и позволяют систематизировать и отбирать образцы по нужным признакам для селекции и исследований, проводить статистическую обработку данных.

Другим русскоязычным ресурсом, на котором бы хотелось остановиться, является проект создания Баз данных, направленных на описание биоразнообразия животного и растительного мира Сибири (<http://www-sbras.nsc.ru/win/elbib/atlas/>). Основным направлением работы по этому проекту, безусловно, является создание БД по описанию природного разнообразия флоры (Электронный каталог растений Сибири — <http://www-sbras.nsc.ru/win/elbib/atlas/flora>) и фауны (База данных по медведицам (*Insecta*, *Lepidoptera*, *Arctiidae*) Палеарктики — <http://www-sbras.nsc.ru/win/elbib/atlas/Arctiidae>). Однако на этом сайте представлены и такие Базы данных, как «Сортовое многообразие картофеля» (<http://www-sbras.nsc.ru/win/elbib/atlas/kartofe>), «Сорта облепихи» (<http://www-sbras.nsc.ru/win/elbib/atlas/oblep>); «Изогенные линии пшеницы» (<http://www-sbras.nsc.ru/win/elbib/atlas/Isogen>).

Более подробно остановимся на описании БД «Изогенные линии пшеницы». Она содержит информацию о наиболее полной серии изогенных линий пшеницы, созданных в Институте цитологии и генетики СО РАН [22, 23]. В этот набор в настоящее время входят 94 изогенные линии сорта Новосибирская 67, несущие морфологические и биохимические маркеры, гены иммунитета к болезням и другие хозяйственно ценные признаки. Она включает в себя описательную (паспортную) и литературную часть, в которой собраны литературные источники, по конкретным изогенным линиям. Каждый из разделов связан с другими перекрестными ссылками. База данных позволяет проводить контекстный поиск нужного образца по любому полю либо сложный поиск по комбинации полей. Описание образца содержит 16 полей, в том числе две фотографии, развернутое текстовое описание и ссылки на литературные источники.

База данных «Литература» доступна не только при работе с коллекцией «Изогенные линии пшеницы», она может быть использована при заполнении всех баз данных, создаваемых в рамках этого проекта. Структура описания литературы максимально приближена к существующим стандартам, чтобы обеспечить ее совместимость с аналогичными Базами данных, представленными в интернете. Отличительной чертой Базы данных «Изогенные линии пшеницы» от рассматриваемых выше информационных ресурсов является интеграция описательной и литературной базы данных. В дальнейшем планируется добавить оценочную часть, в которую будут включены результаты полевых испытаний и анализ структуры продуктивности изогенных линий.

В настоящее время международным сообществом ведется активная работа по созданию электронных каталогов по генетическим ресурсам растений, сохраняемым в генбанках разных стран: общеевропейского — EURISCO и всемирного — WIEWS, которые также будут опубликованы в интернете.

Злободневным является вопрос о принципах формирования коллекций. Собиратели генофонда обычно исходят из соображений полезности коллекционируемого материала, а не из его абстрактной ценности. Коллекции генетических ресурсов рассматриваются в первую очередь как средоточие исходного материала для селекции. Отсюда особое внимание уделяется тем образцам, которые представлялись авторам наиболее ценными («источники и доноры хозяйственно ценных признаков»), и пренебрежение мало распространенными культурами, дикими видами, сорняками. Но наши представления о ценности для селекции и генетики тех или иных признаков изменяются по мере накопления теоретических знаний и совершенствования методов изучения материала, роста энерговооруженности и совершенствования сельскохозяйственных технологий, изменения спроса потребителя на продукцию с определенными качественными и количественными параметрами.

На наших глазах возникли новые направления селекции: короткостебельность, устойчивость к гербицидам, эффективность использования удобрений, химико-технологические показатели продукции и т.д. Расширение возможностей отдаленной гибридизации и возникновение генной

инженерии сильно изменили представления о практической пользе признаков, не доступных традиционным методам селекции. Насколько нам известно, сейчас научные учреждения мира (за исключением, наверное, генбанка США) не собирают живых коллекций сорных растений. Созданная в свое время в Бюро по прикладной ботанике коллекция сорняков погибла и более не возобновлялась. Это лишило нас возможности проследить эволюцию сорных видов при смене систем земледелия.

Большое значение имеют коллекции как источник материала для научных исследований в области генетики, физиологии растений, ботаники и др.; для образовательных целей, которые не всегда совпадают с селекционными.

Гончаров [3] обращает внимание на такой существенный аспект, как необходимость сохранения генофондов культурных растений тех или иных регионов мира, образцы которых собираются ресурсными экспедициями как памятники духовной культуры человеческих сообществ. Сборы таких экспедиций не хранятся отдельно ни в одном из генбанков мира.

Прогнозы эволюции селекционной стратегии, а следовательно, и изменений в наших представлениях о ценности признаков должны осуществляться под эгидой академий аграрных наук каждой страны. Но они вопросами стратегии практически не занимаются. В этой обстановке следует переключиться с коллекционирования полезного на сохранение разнообразия независимо от сегодняшней ценности.

Теперь обратимся к вопросам поддержания коллекций. По умолчанию предполагается, что однажды собранные образцы остаются неизменными, а если изменяются, то сохранения достойны только наиболее ценные (с точки зрения держателя коллекции) индивиды внутри данного образца. Здесь оказывается влияние старого представления о независимости наследственных факторов от условий среды и критерия полезности сохраняемого материала.

Рекомендуются различные схемы сохранения коллекционных образцов в неизменном состоянии. Предлагалось сохранять не целые организмы или их семена, а их клетки в культуре тканей. Однако частые хромосомные перестройки и мутации при длительной культуре клеток (сомаклональные варианты) лишают метод культурального сохра-

нения коллекций какой-либо перспективы. В растениях-регенерантах в течение многих поколений отмечаются нарушения мейоза и нестабильность числа хромосом [24].

Безусловно, возможно достаточно длительное сохранение образцов семян в охлажденном или замороженном состоянии [25–28]. Длительное сохранение частей растения для последующего вегетативного размножения возможно только при температурах порядка от -150 до -200 °C [29]. Перспективно и хранение семян при ультразвуковых температурах с использованием замораживания в жидком азоте [30]. Показано, что глубокое замораживание кукурузы не увеличивает число хромосомных аберраций [31]. Для коллекции семян длительного хранения (base collection) в течение 50–100 лет может быть рекомендован режим неглубокого замораживания (до -18 – -20 °C), а для действующих коллекций (active collection) предлагается сохранение семян до 30 лет при низких положительных температурах [32, 33].

Но в большинстве случаев через 20–30 лет возникает необходимость репродукции и размножения. И здесь опять возникает вопрос о возможном изменении образцов в процессе репродукции. Наш основной постулат состоит в утверждении, что без изменений может быть сохранен только мертвый образец. Многие генотипы с пониженной жизнеспособностью при репродукции проявляют нестабильность, т.е. генетически изменяются [34, 35]. И проблема состоит не в том, чтобы сохранить образец в первозданном виде, а чтобы по мере возможности сократить масштабы этих неизбежных изменений.

От идеи сохранения отдельных генов держатели генетических банков постепенно перешли к сохранению уникальных ассоциаций генов, т.е. генотипов и популяций. И здесь возникли новые проблемы. Благодаря дрейфу генов малые образцы изменяют популяционную структуру и, следовательно, теряют первоначальные свойства. Если в период создания коллекции ВИРа еще не были известны законы популяционной генетики, то для нас пренебрежение ими непростительно. Однако и сейчас коллекции, поддерживаемые в живом виде, высеваются в малом объеме (обычно около 500 семян).

Другая причина изменения структуры популяций состоит в неодинаковом давлении естественного отбора на генотипы, входящие в коллек-

ционный образец. Сложная популяционная структура селекционных сортов и неодинаковый ответ биотипов на естественный отбор показаны в целом ряде работ, в частности, в наших работах с Е.В. Метаковским на примере полиморфизма глиадинов [36, 37]. Имеются и другие доказательства внутрисортовой гетерогенности. Сохранение свойств образца в первом случае может достигаться увеличением числа семян, высеваляемых для репродукции. Давление же естественного отбора можно ослабить, репродуцируя образцы возможно более редко. Добавим, что уменьшение числа репродукций служит защитой как от механического, так и от мутационного загрязнения образцов.

Коллекционеры непростительно пренебрегают и гибридогенным засорением культур, традиционно относящихся к самоопылителям. Например, в условиях Новосибирска адаптированные к ним сорта пшеницы обычно не переопыляются. В условиях Харькова переопыление сортов не является редкостью. По нашим наблюдениям, вероятность переопыления с другими генотипами для яровой пшеницы Новосибирская 67 в полевом посеве в Западной Сибири близка к нулю, а в теплице мы неоднократно наблюдали переопыление даже у ячменя. Перекрестное опыление постоянно имеет место у инорайонных, не приспособленных к местным условиям образцов, а также у местных сортов в годы с особо неблагоприятными климатическими условиями. Механизмы этого феномена связаны с тем, что неблагоприятные для генотипа условия в первую очередь влияют на микроспорогенез. Следствием этого оказывается мужская стерильность части цветков колоса, обусловливающая «вторичное цветение» и перекрестное опыление последних. Классическим примером тому служат случаи массового переопыления твердой и мягкой пшеницы, хорошо известные семеноводам.

Существующая техника репродуцирования коллекций — скученность на ограниченном пространстве множества мелких делянок (с различными по происхождению образцами) — делает практически неизбежным гибридогенное засорение. Особую проблему оно представляет при репродуцировании коллекций перекрестно опыляющихся культур. Пример удачного решения этого вопроса — генетическая коллекция озимой ржи в Санкт-Петербургском университете

[38], основой которой является автофертильный генотип. Это позволяет сохранять основную коллекцию в чистоте, изолируя колосья в репродукционном посеве.

Такие сложности подстерегают нас при сохранении мало адаптированных к местным условиям образцов — маркированных полулетальными генами, глубоко инцидированных или просто доставленных из регионов мира, весьма отличных по условиям вегетации. На них особенно сильно оказывается давление естественного отбора. Кроме того, опыты показали, что подобные образцы с резко пониженной жизнеспособностью могут спонтанно изменяться (даже при репродукции под изоляторами).

Эта проблема особенно актуальна для генетических коллекций, состоящих из чистых, многократно самоопыленных линий. Размножение таких образцов под изоляторами создает у держателя коллекции обманчивую уверенность в полной идентичности генотипов всех растений данной линии. Наши наблюдения показали, что при наличии генотипов депрессирующего фактора (моносомия, чужеродная цитоплазма, мутации «хлорина» или «редукция листьев») у пшеницы ряда репродукций могут формироваться компенсационные комплексы генов, открытые Струнниковым [39]. Еще ранее наших работ формирование компенсационных комплексов генов у мутантов гороха было доказано Соколовым [40]. По этой причине становится сомнительной моносомная локализация генов количественных признаков. Механизмы такой нестабильности нам еще не понятны, что не мешает учитывать ее возможность при работе с коллекциями.

Таким образом, для уменьшения изменений в сохраняемых живых объектах следует производить репродуцирование *редко*, но возможно более *крупными образцами*. Как ни грустно это признать, мы продолжаем терять генотипы из ресурсных коллекций в результате их генетической нестабильности. В коллекциях ВИРа, как и дочерних коллекциях других учреждений, практически не осталось неизменным ни одного образца первых сборов. И если не будут приняты срочные меры, то в скором времени мы потеряем все, что создавалось трудом и интеллектом многих поколений земледельцев, селекционеров, исследователей.

Поддержание расширенного ассортимента коллекций в увеличенном объеме при более ред-

ком репродуцировании требует сохранения ее фондов при низкой температуре. Реальным способом такого хранения для Российской Федерации, а может быть и будущего международного генбанка будет использование вечной мерзлоты, например, в Якутии [25, 28] или в пещерах, вырытых ранее в низовьях р. Оби (Салехард) для хранения улова рыбы. И не следует ограничиваться при этом только набором наиболее распространенных сельскохозяйственных культур. Репродуцирование этих образцов следует проводить частями с завершением общего цикла возобновления не менее чем за 20 лет и тем самым существенно замедлить их генетическое изменение. Надо только решить вопрос об аренде этих емкостей в мерзлоте.

Признание факта нестабильности образцов в коллекциях требует от нас установления градаций допустимых изменений (засорения) в соответствии с дальнейшим их использованием. По аналогии с классами чистоты химических реагентов мы предлагаем установить следующие градации [23, 41].

1. «Эталон» — вечно сохраняемый (даже при потере жизнеспособности) первоначальный образец.
2. «Для генетического анализа» — возможно засорение мутантами до 1/1000.
3. «Для физиологических экспериментов» — засорение 1/500.
4. «Для полевых делянок» — засорение до 1 %.

Эталон может закладываться на хранение в достаточно большом объеме (для зерновых культур около 10 кг) и сохраняться вечно для последующего изучения теми методами анализа, которые сейчас еще не открыты. В качестве примера приведу выполненное нами совместно с Е.В. Метаковским и А.А. Созиновым изучение полиморфизма глиадинов у очень старых образцов семян Саратовского селекцентра [37]. Возникшие в последние десятилетия методы молекулярных ДНК-маркеров много могли бы поведать нам о культурных растениях начала века, если бы не практиковалась периодическая очистка фондов от старых репродукций.

Репродуцированию и закладке на новое хранение подлежат вторая и третья категории чистоты. Генетические коллекции (2-я категория), представленные обычно чистыми линиями, репродуцируются под изоляторами и закладываются на длительное хранение в количестве нескольких

граммов. Обычные ресурсные коллекции, подпадающие под третью категорию чистоты, репродуцируются в увеличенном объеме без изоляции, но с повышенными мерами защиты от механического и гибридогенного засорения. На хранение идет собранный урожай в полном объеме.

Неизбежность генетических сдвигов в коллекциях требует разделения процессов *репродуцирования* (поддержания коллекции) от *размножения* коллекции для передачи ее пользователям. Однажды взятые для размножения партии семян переходят в четвертую категорию чистоты и в ресурсные фонды уже не возвращаются ни при каких условиях. Для репродукции в фонде должно оставаться достаточное количество семян второй и третьей категории чистоты. Размножение коллекции по заявкам ее пользователей (в отличие от репродуцирования) может происходить ежегодно, но каждый раз из семян, хранящихся в фонде, а не многократным пересевом последней категории чистоты. Введение отдельных посевов размножения позволит более тщательно подходить к условиям репродуцирования и уменьшить генетические изменения в коллекционных образцах.

Для развития теории коллекционирования живых растений необходимо издание периодического сборника «Генетические коллекции растений», предназначенного для публикации каталогов коллекций различных учреждений, методических работ и статей по теории коллекционного дела. К сожалению, ведущее учреждение, специализирующееся на коллекциях растений — ВИР — не взяло на себя этой инициативы. Такой сборник начал издавать Институт цитологии и генетики СО РАН (вышло в свет три выпуска). Но в нынешней экономической ситуации такое издание не по силам одному институту. Издание такого сборника на кооперативных началах странами бывшего СССР послужило бы общей пользе и способствовало бы восстановлению и обновлению утерянных научных связей.

В заключение приведем несколько практических предложений по организации работы с генетическими и селекционными коллекциями.

1. При репродуцировании ресурсных коллекций следует увеличить высеваемый и сохраняемый объем образцов, сопровождая работу подробным паспортом с указанием категории чистоты.

2. Необходимо разделить репродуцирование и размножение коллекционных образцов и не совмещать решение этих задач в одном посеве.

3. Каждому селекционному учреждению следует поддерживать коллекцию всех сортов, созданных в данной организации, в крупных размерах, т.е. в количестве, необходимом для посева не менее 0,5 га.

4. Организовать периодическое издание специального сборника для публикации каталогов, образцов и теоретических работ по вопросам коллекционирования живых растений.

SUMMARY. Classifications of plant genepool collections are presented, the principal tasks worked on by collections are examined. Databases on genepool collections of the Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (Russia) and the National Centre for Plant Genetic Resources of Ukraine are described. Principles of formation of genepool collections, their existing problems, the methods of maintenance of their viability and genetical authenticity are discussed. Necessary amount of collection accessions, differences and specificity of their reproduction and multiplication aims and tasks are proved. Gradations of the permissible changes of accessions in connection with the type and the purpose of collections are proposed. The necessity of specialized periodical edition on genepool collecting is emphasized.

РЕЗЮМЕ. Представлено класифікації колекцій генофонду рослин, розглянуто основні завдання, що виришуються колекціями. Описано бази даних по колекціях генофонду Інституту цитології та генетики СВ РАН (Росія) та Національного центру генетичних ресурсів рослин України. Обговорюються принципи формування колекцій генофонду, проблеми та способи їх збереження у життєздатному стані та генетичній аутентичності. Обґрунтоване необхідний обсяг колекційних зразків, відмінність та специфіка цілей і завдань їх репродукування та розмноження. Запропоновано градації допустимих змін колекційних зразків у відповідності до типу та призначення колекцій. Наголошено на необхідності організації спеціалізованого періодичного видання з питань колекціонування генофонду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. International Conference «Genetic Collections, Isogenic and Alloplasmic Lines». — Novosibirsk, 2001. — 297 p.
2. Гончаров Н.П. Генетические коллекции пшеницы: длина вегетационного периода // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1993. — Вып. 1. — С. 54–73.
3. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. — Новосибирск, 2002. — 252 с.
4. Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. — СПб: ВНИИР, 1994. — 128 с.
5. Гурьева И.А. Генофонд кукурузы на Украине // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1995. — Вып. 3. — С. 69–138.
6. Еремин Г.В. Генетические коллекции плодовых // Общие проблемы биологии. — М.: ВИНИТИ, 1983. — С. 87–110 (Итоги науки и техники, т. 2).
7. Железнов А.В., Железнова Н.Б. Проблема сохранения и использования генетических ресурсов растений // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1994. — Вып. 2. — С. 6–27.
8. Крупнов В.А., Воронина С.А., Лобачев Ю.В., Сейфуллин Р.Г., Цапайкин А.П., Елесин В.А., Касатов В.И., Семенов В.Н. Изогенные линии пшеницы Саратовского селекционного центра // Там же. — С. 165–204.
9. Матвеенко Н.И. Банки генов // Общие проблемы биологии. — М.: ВИНИТИ, 1983. — С. 3–36 (Итоги науки и техники, т. 1).
10. Мику В.Е. Генетические коллекции кукурузы // Там же. — С. 56–86.
11. Митрофанова О.П. Создание генетической коллекции мягкой пшеницы в России — основа дальнейшего развития частной генетики и селекции // Генетика. — 1994. — № 10. — С. 1306–1316.
12. Петров Ц.А., Шутяев А.М. Архив генетических фондов лесных древесных растений // Общие проблемы биологии. — М.: ВИНИТИ, 1983. — С. 111–139 (Итоги науки и техники, т. 2).
13. Проданович С., Еванович Б., Перович Д., Лакич Н., Младенов Н. Генетическое разнообразие зародышевой плазмы озимой пшеницы Югославии // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1995. — Вып. 3. — С. 167–178.
14. Разорителева Е.К., Таран С.Ф., Усатов А.В. Генетическая коллекция пластомных мутантов подсолнечника // Там же. — С. 197–216.
15. Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетические коллекции растений и их использование // Общие проблемы биологии. — М.: ВИНИТИ, 1983. — С. 3–27 (Итоги науки и техники, т. 2).
16. Шевченко В.В., Граних Л.И. Генетические коллекции арабидопсиса // Там же. — С. 28–55.
17. Шмаров Г.Е., Подольская А.П. Генетическая коллекция кукурузы и пути ее использования в селекции // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1994. — Вып. 2. — С. 138–159.
18. Штуббе Х., Беме Х., Меттинг Д., Леман К. Мировая коллекция растительных ресурсов в Центральном институте генетики и исследования культурных растений в Гаттерслебене // Вавиловское наследие в современной биологии. — М.: Наука, 1989. — С. 89–109.
19. Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Структура селекционно-ориентированной базы данных мирового генофонда пшеницы // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1995. — Вып. 3. — С. 139–160.
20. Чунаев А.С. Графический интерфейс базы данных о штаммах петергофской генетической коллекции микроводорослей // Там же. — 1993. — Вып. 1. — С. 159–179.
21. Рябчун В.К., Богуславский Р.Л. Формирование Национального генбанка и интродукция генофонда расте-

- ний в Украине // Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции : Тез. докл. Международ. науч.-практ. конф. — СПб, 2001. — С. 164–166.
22. Коваль С.Ф. Каталог изогенных линий яровой мягкой пшеницы Новосибирская 67 и принципы их использования в эксперименте // Генетика. — 1997. — № 33, № 8. — С. 1168–1173.
 23. Koval S.F. Common wheat near-isogenic lines of ANK series // Conf. Genetic collections of isogenic and alloplasmic lines: Proc. Int. Conf. — Novosibirsk, 2001. — Р. 33–36.
 24. Омелянчук Н.А., Гайдаленок Р.Ф., Гордеева Е.И., Литковская Н.П., Будашкина Е.Б. Нестабильность в спельтоидной сомаклональной линии пшеницы // Генетика. — 1997. — № 33, № 5. — С. 650–655.
 25. Данилова М.С. Хранение семян зерновых культур в зоне вечной мерзлоты // Бюл. ВИР. — 1982. — № 152. — С. 5–11.
 26. Мануильский В.Д., Шалин А.Ю. Проблема длительного хранения растительных объектов в условиях низкотемпературного криобанка // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1995. — Вып. 3. — С. 6–25.
 27. Тихонова В.Л. Сохранение генофонда растений в банках зародышевой плазмы // Там же. — С. 37–57.
 28. Ivanov B.I., Pavlov N.E., Storozheva N.N. Long-term storage of seed collections in permafrost // Genetic collections of isogenic and alloplasmic lines : Int. Conf. — Novosibirsk, 2001. — Р. 169–170.
 29. Мануильский В.Д. Проблемы консервации генетических ресурсов растений // Криобиология. — 1987. — № 2. — С. 11–16.
 30. Стенвуд Р.С., Бэсс Л.Н. Сохранение зародышевой плазмы путем глубокого охлаждения семян // Холодостойкость растений. — М.: Колос, 1983. — С. 280–287.
 31. Сытник К.М., Мануильский В.Д., Моргун В.В., Ларченко Е.А. Наследственные изменения растений при действии ультранизких температур // Докл. АН УССР. Сер. Б. — 1980. — № 9. — С. 80–82.
 32. Hoyt E. Conserving the wild relatives of crops // Rome : IBPGR, Gland, 1988. — 45 p.
 33. Smith N.J.H. Botanic gardens and germplasm conservation. — Honolulu : Univ. Of Hawaii Press, 1986. — 55 p.
 34. Koval S. Genetic instability in pure lines // 5th Int. Wheat Conf. — Ankara, 1996. — Р. 369–370.
 35. Koval S.F., Tarakanova T.K. Variability occurred in longterm-maintained lines of wheat // Wheat Inform. Service. — 2000. — № 90. — Р. 1–6.
 36. Коваль С.Ф., Метаковский Е.В. Адаптивная ценность количественных и качественных признаков в искусственно созданной гибридной популяции *T. aestivum* // С.-х. биология. — 1985. — № 11. — С. 48–51.
 37. Метаковский Е.В., Коваль С.Ф., Созинов А.А. Стабильность и микроэволюция гетерогенного сорта Саратовская 29 // Вестн. с.-х. науки. — 1987. — № 9. — С. 28–34.
 38. Смирнов В.Г., Соснихина С.П., Войлоков А.В., Гладышев Н.М., Прияткина С.Н., Михайлова Е.И., Фам Тхань Фыонг, Линц А., Егорова Л.Ф., Салтыковская Н.А. Генетическая коллекция озимой ржи и возможности ее использования в исследованиях по генетике и селекционных программах // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1991. — Вып. 1. — С. 82–112.
 39. Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: ее научное и практическое значение // Вестн. с.-х. науки. — 1983. — № 1. — С. 34–40.
 40. Соколов В.А. Компенсационный комплекс генов — причина гетерозиса у гороха // Докл. АН СССР. — 1990. — № 310, № 5. — С. 1242–1244.
 41. Коваль С.Ф. Некоторые проблемы генетических коллекций растений // Генетические коллекции растений. — Новосибирск, 1993. — Вып. 1. — С. 6–32.

Поступила 25.10.02