

**СЕЛЕКЦИЯ ТОПИНАМБУРА (*Helianthus tuberosus* L.)
ДЛЯ НЕТРАДИЦИОННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ: РЕТРОСПЕКТИВА,
ПОДХОДЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ
(обзор)**

С. BRETON¹, С.Д. КИРУ², А. BERVILLÉ³, Н.Ю. АНУШКЕВИЧ²

В последнее десятилетие получило развитие промышленное и пищевое использование топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.). В то же время значительно расширились площади под этой культурой, особенно в азиатских странах. В связи с этим исследования топинамбура сосредоточены на получении новых сортов, в том числе с высоким содержанием определенных биохимических компонентов в клубнях или листьях и стеблях. Использование топинамбура как источника биотоплива, пищевых волокон, а также заменителя сахара для людей, нуждающихся в инсулине, очень перспективно. Несмотря на большое число разновидностей топинамбура (более 300) в разных странах, его генетическое разнообразие не столь велико (P.P. Wangsomnuk с соавт., 2011; R. Puttha с соавт., 2013), поскольку все размножаемые сорта основаны на внутривидовых гибридах или отборе семян от самоопыления. Кроме того, из-за очень низкой самофертильности топинамбура его селекция и генеративное размножение малоэффективны. Опыт многолетних исследований разнообразия и селекционной работы с топинамбуром во многих странах показывает, что желаемый результат может быть достигнут только на основе межвидовой гибридизации. Скрещивание топинамбура с подсолнечником позволяет передавать в новые поколения признаки и свойства исходных форм и добиваться их улучшения при гетерозисе (L. Natali с соавт., 1998; С. Breton с соавт., 2010). Таким образом, мы можем с большой уверенностью сказать о реальности селекции топинамбура по целевым признакам на основе межвидовой гибридизации. Имеющийся опыт позволяет обозначить наиболее актуальные программы селекции топинамбура, в частности создание сортов для продовольственного использования, получения сырья для пищевой промышленности, применения в лечебных целях, для переработки в инулин, для кормопроизводства, биоэнергетических, технических и экологических целей и т.д. (M. Baldini с соавт., 2004; G.J. Seiler с соавт., 2004; R. Puttha с соавт., 2012; S. Favale с соавт., 2014). Собранный исходного материала достаточно для всех направлений селекции. Как важный ресурс рассматривается мобилизация генофонда топинамбура из разных генбанков. Эффективным инструментом таких исследований служат молекулярно-генетические технологии.

Ключевые слова: топинамбур, подсолнечник, селекция, гибридизация, целевые признаки, пищевое и кормовое использование, техническое сырье, получение инулина, производство биоэтанола.

При селекции сортов для новых направлений использования необходима широкая генетическая основа, обеспечивающая достаточное разнообразие в потомстве. У различных культур такие формы были получены благодаря селекционным преобразованиям имеющихся сортов. В частности, созданы как технические сорта подсолнечника (*Helianthus annuus* L.), хлопка, сафлора, волокнистых культур, льна имеются сорта, так и источники пищевых масел, а в последнее время — и сырья для производства биотоплива. Еще один пример — кормовая свекла, на основе которой во Франции в начале XVIII века была получена сахарная свекла, чтобы компенсировать отсутствие ввоза сахарного тростника из французских колоний из-за блокады, установленной Англией. Louis de Vilmorin (1850) инициировал селекцию сахарной свеклы, собирая урожай индивидуальных растений для выявления форм с повышенным содержанием сахара. У кормовой свеклы количество сахарозы не превышает 10 % и ниже, чем у столовой, но именно кормовая свекла была выбрана для дальнейшего отбора из-за отсутствия антоцианов, так как у столовой культуры антоцианы окрашивали сахар при выделении.

История селекции подсолнечника может пролить свет на этот процесс и напомнить о тех этапах, которые следует пройти, прежде чем ста-

нет возможным биотехнологическое промышленное производства инулина на основе специально полученных сортов топинамбура (*H. tuberosus* L.). Кондитерский подсолнечник превратился в масличную продовольственную культуру в России в период с 1860 по 1920 год, став источником растительного жира во время православного поста. Кроме того, в пищу использовали поджаренные семена подсолнечника. Во Всесоюзном НИИ масличных культур с 1930-х годов проводился массовый скрининг форм подсолнечника на повышенное содержание масла в семенах. Селекцию подсолнечника осуществляли на базе четырех основных центров, где были созданы все русские сорта подсолнечника, которые теперь известны как старые русские популяции.

Для исследователей, не специализирующихся на селекции растений, внимание к этой проблеме может показаться излишним, поскольку широкое разнообразие топинамбура поддерживается в нескольких мировых научных центрах (1-5), а для программ селекции достаточно сотни клонов. Однако генетическое разнообразие в пределах клона у топинамбура отсутствует, и существует разнообразие только между клонами. Поэтому число клонов, используемых в той или иной селекционной программе, имеет принципиальное значение. Источником разнообразия могут быть только формы, полученные от скрещивания различных клонов. Кроме того, обильно разрастаются дикие и одичавшие формы топинамбура. У культурных образцов клоны могут быть также получены из семян (6), что редко наблюдается у дикого топинамбура (7). У топинамбура (как и у дикого подсолнечника) семена очень мелкие, и у них тоже затруднено прорастание из-за наличия интегумента. Чтобы обеспечить быстрое прорастание семян, их необходимо скарифицировать и замачивать. Новый протокол для улучшения прорастания семян топинамбура был опубликован Р.Р. Wangsomnuk с соавт. (8), которые показали, что экзогенные добавки регуляторов роста и температурное воздействие улучшают прорастание покоящихся семян в условиях *in vitro* и *in vivo*.

Длительность вегетационного периода от момента посадки клубней до цветения определяется суммой суточных температур. Пороговые значения этого показателя генетически детерминированы и определяют сроки цветения. При характерном для генотипа пороге температур время до цветения зависит от суммы средних температур. Чем выше температура, тем короче период задержки цветения.

На сегодняшний день спрос на топинамбур, который представляет собой культуру многоцелевого назначения благодаря богатству биохимического и минерального состава, быстро растет (9-11). Поскольку топинамбур использовался в основном как кормовая культура, подробно изучен его минеральный состав (12-14). Кроме того, в последние два десятилетия топинамбур рассматривается в качестве растения, из которого можно получить более дешевый спирт (15-17), причем как из клубней, так и из наземной биомассы (18, 19). Экономические преимущества производства спирта из топинамбура доказаны многократно (19-22). Для этих целей подходят только сорта с самым высоким содержанием сахаров. Потребность в топинамбуре как сырье для производства биотоплива в разных странах заметно увеличивается (23).

Особые перспективы связывают со способностью топинамбура накапливать в вакуолях инулин, который синтезируется в листьях в процессе фотосинтеза. При этом содержание крахмала в листьях низкое, таким образом, осмотическое давление в растении поддерживается благодаря инулину и зависит от степени его полимеризации (24). Среди клонов

топинамбура содержание инулина широко варьирует и может подвергаться селекционному улучшению для повышения накопления и выхода этого метаболита с урожаем. Все факторы окружающей среды, которые влияют на количество инулина, пока не известны, но факт такого влияния многократно подтвержден (25-29), в том числе показана зависимость синтеза инулина от орошения (13, 30), а также даты посадки и сбора урожая, температуры, способов и условий хранения клубней (27, 31, 32).

Размах варьирования у топинамбура обусловлен генетическим потенциалом клонов. Следовательно, целенаправленный скрининг селекционного материала позволит создать новые сорта со стабильно повышенным содержанием инулина, оправдав затраты на селекционные программы (33).

Подбор родительских форм для скрещиваний пока что носит случайный характер, так как слабо изучены комплементарные взаимодействия сортов, способные обеспечить создание форм, улучшенных по признаку накопления инулина в урожае. Необходимо определиться со стратегией, которая может помочь сформировать наиболее эффективные комбинации скрещиваний для успешной селекции по целевым признакам. Так, один из приемов при селекционной работе с подсолнечником состоял в его скрещивании с топинамбуром. Если топинамбур служил отцовской формой, в потомстве возрастает доля однолетних растений, не формирующих клубни. Для переноса генов хозяйственно ценных признаков от топинамбура к подсолнечнику необходимо, чтобы топинамбур был материнской формой. Технически это значительно сложнее, но обеспечивает образование клубней у большей части гибридного потомства (34).

Еще одна сложность при селекции топинамбура заключается в том, что это гексаплоид с утроенным относительно подсолнечника числом хромосом (34). Показано, что топинамбур, вероятно, представляет собой аутополиплоид, сложный геном которого состоит из трех разных простых геномов — H, C и P (35); как и другие полиплоидные виды, *H. tuberosus* имеет нормальный мейоз и проявляет частичную женскую фертильность. При этом для топинамбура характерна сильная самонесовместимость, что препятствует формированию семян после самоопыления. Поскольку у топинамбура не идентифицированы S-аллели, результат скрещиваний невозможно предсказать, и требуется несколько комбинаций, чтобы успешными оказалась хотя бы часть из них (34).

Эти процедуры весьма длительные, но уже есть положительные примеры трансформации культуры для ее нетрадиционного использования, а полученный опыт выявил те трудности, с которыми сталкивается селекционер при адаптации топинамбура к новым областям применения. Объясним, какие трудности следует учитывать на разных этапах отбора топинамбура на повышенное содержание инулина в урожае.

Фенотипическое и генотипическое разнообразие. Родина топинамбура — восточная часть Северной Америки (между 45° с.ш. и 27° ю.ш.). Попавшие в Европу (Монпелье, Франция, 42° с.ш.) клоны из северной части центра происхождения цвели раньше, чем растения из южной. Наличие клонов, цветущих с июня по октябрь, а также клонов, у которых не наблюдали цветения в октябре, отражает фенотипическое разнообразие топинамбура. Важное значение имела дата цветения: его срок должен был быть как можно более поздним, чтобы снизить дополнительные энергетические затраты растения (36). Дикие образцы топинамбура имеют крошечные клубни более или менее цилиндрической формы. Проращивание семян у них затруднено из-за наличия интегумента. У культурного топинамбура, как и у дикого, семена тоже следует дополнительно обра-

батывать для облегчения прорастания. У одного и того же клона форма и размер клубней зависят как от широты зоны произрастания, так и от среднесуточной температуры сезона вегетации (в период от посадки до уборки) (28).

В бывшем СССР большинство сортов топинамбура были созданы методом клоновой селекции из местных популяций, форм иностранного происхождения, а также посредством отбора при выращивании сеянцев из семян, полученных при самоопылении культивируемых сортов. В 1966-1972 годах на Майкопской опытной станции ВИР была применена межсортная гибридизация, показавшая перспективность при селекции топинамбура (37). Среди выращенных сеянцев отмечалось значительное разнообразие по полезным признакам исходных родительских форм, достаточное для успешного возделывания культуры. При этом целью было получение форм, перспективных для производства этанола.

Впервые селекционные исследования топинамбура были начаты в СССР в 1934-1936 годах после получения нескольких сеянцев в межсортных скрещиваниях, которые оказались наиболее успешными (38-40). Селекция основывалась на межсортных скрещиваниях с последующим отбором сеянцев в гибридном потомстве. Схема включала 5 этапов: получение семян при свободном опылении и гибридизации; выращивание и оценку сеянцев в первый год жизни; сравнение вегетативного потомства сеянцев на второй год жизни; предварительное тестирование отобранных клонов; другие типы тестирования. При этом Н. Щибря в одной из работ (38) указывает на важность и необходимость скрещивать определенные родительские формы с желаемыми признаками. Наиболее ценные гибриды F₁ легко фиксировались при вегетативном размножении. Опыт селекционных работ в ВИР, в том числе выполненных под руководством Н. Пасько (40), показал, что в качестве исходных следует использовать некоторые кавказские формы, французский сорт Blanc presocce, а также три диких вида — *H. macrophyllus* Willd., *H. subcanescens* (Grau) Wats и *H. rigidus* (Cass) Desf. Топинамбур как растение с перекрестным опылением гетерозиготен, следовательно, при изоляции и самоопылении могут быть выделены формы, представляющие практическую ценность.

Оценка широкого разнообразия образцов топинамбура из мировой коллекции ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова), в которой представлено 315 сортов из 24 стран, собранных в течение 80 лет (3), показала, что у некоторых форм семенная продуктивность так же высока, как у подсолнечника, и не все клоны характеризуются низкой фертильностью. Анализ исследований по межсортной гибридизации свидетельствует, что у топинамбура образование семян с жизнеспособным зародышем в парных скрещиваниях варьирует от 0 to 98 % (40). Скрещиваемость в некоторых комбинациях достигает 75-98 %, каждое опыленное соцветие дает до 20-30 семян, но в среднем частота формирования семян с зародышем не превышает 11 %. Наибольшее значение для образования полноценных семян имеют место и сроки возделывания, а также температура и влажность воздуха. Например, в предгорьях Кавказа наиболее благоприятен для скрещивания период со II декады июля до I декады сентября (37).

В настоящее время клоновое разнообразие топинамбура представлено 300 образцами, но, возможно, его фактический объем меньше (одни и те же образцы могут дублироваться в разных коллекциях либо ошибочно регистрироваться как оригинальное поступление из-за искажения названий при переводе). Тем не менее, очевидно, что, как показывают исследо-

вания (40, 41), фенотипическое разнообразие топинамбура огромно, тогда как генотипическое недостаточно для начала селекционных программ. В сообщениях R. Puttha с сотр. (26), изучивших около 40 клонов, отмечается, что молекулярные различия между клонами при ожидаемом среднем уровне оказались невелики. В то же время фенотипическое и молекулярно-генетическое разнообразие среди диких форм топинамбура при размножении семенами значительно шире такового у культивируемых клонов, при этом скрининг диких форм по качеству клубней не проводился. Из семян клонов могут быть получены растения с разной окраской и формой клубней. Семена получают на женских растениях при скрещивании с мужскими в контролируемых условиях с идентификацией отцовской формы. В коллекции топинамбура INRA собраны тысячи семян (200 г), которые сохраняются в холодной комнате как генетические ресурсы института. Важно отметить тот факт, что у топинамбура на одну головку приходится лишь несколько цветков, продуцирующих семена. Часто число таких цветков не более 5, тогда как их общее число достигает 60. Мы полагаем, что причина заключается в самонесовместимости и полиплоидности топинамбура. Разные авторы при изучении мейоза у топинамбура не наблюдали аномалий, например нарушений расхождения хромосом (42). Однако остановка развития большинства пыльцевых зерен не может быть следствием самонесовместимости, в связи с чем есть основания предположить, что в пыльцевых зернах, вероятно, содержится редуцированное число хромосом.

Для повышения семенной продуктивности топинамбура очень важен выбор опылителя. Например, при скрещивании сортов Венгерский и Тамбовский завязываемость семян достигает 98 %. Формирование зародышей также зависит от фертильности материнского растения. По наблюдениям, проведенным на Майкопской опытной станции ВИР, лучшие родительские формы, обеспечивающий наибольший процент завязавшихся семян, — это сорта Венгерский, Тамбовский красный и Горно-Алтайский. Более того, чтобы прогнозировать частоту образования полноценных семян и на этом основании планировать селекционную работу, при подборе пар необходимо учитывать их совместимость и ее влияние на семенную продуктивность. Кроме того, при выборе сортов для перекрестного опыления очень важно располагать сведениями о фертильности пыльцы, так как это повышает семенную продуктивность у материнского растения. Повышение частоты формирования зародыша напрямую зависит от привлечения сортов-опылителей с высокой фертильностью пыльцы. Н. Пасько показал (40), что у топинамбура размер пыльцевых зерен положительно коррелирует с их фертильностью.

Анализ следования желаемых признаков у потомства от межсортовых скрещиваний свидетельствует о разной степени доминирования и расщепления. Таким образом, наиболее успешный подход, вероятнее всего, заключается в отборе сеянцев в F_1 с последующим тестированием при втором (вегетативном) размножении.

Изменчивость по накоплению инулина. Для сортов топинамбура характерна значительная вариабельность по содержанию инулина и сахаров (23-26, 32, 33) и элементам продуктивности, которая в значительной степени зависит от влияния факторов внешней среды (43-46). Содержание инулина в урожае, как и другие количественные признаки, следует оценивать для серии предполагаемых родителей, вовлекая их в качестве материнских и отцовских форм в предварительные диаллельные скрещивания. Это позволяет определить ценность каждого клона как ро-

дителя. Кроме того, метод дает возможность выбирать родительские клоны, комплементарные по признакам, благоприятствующим повышению синтеза инулина. Очевидно, что одновременно клоны и часть потомства целесообразно оценивать и по другим свойствам, например по устойчивости к болезням и абиотическим стрессам. Ясно, что эта работа весьма трудоемкая, но без подробной характеристики каждого клона все скрещиванию будут проводиться вслепую, а вероятность успешного результата окажется низкой. Кроме того, для оценки потенциала отобранных сеянцев по способности к проявлению целевых признаков их изучение должно быть максимально полным, то есть выполняться в различных эколого-географических условиях и на различных фонах, в том числе при искусственном орошении. Результаты прикладных исследований последних десятилетий указывают на влияние различных факторов как на продуктивность топинамбура, так и на биохимический состав клубней и надземной биомассы (23, 25, 47-50).

Изменчивость содержания инулина в клубнях. В многочисленных исследованиях сообщается о варибельности этого признака (14), но ни в одной работе не получено ответа на вопрос, какие клоны способны улучшить этот показатель при скрещивании. Выход инулина составляет около 19 % от сырой массы клубней. Теоретически верхний предел этого показателя — 22-25 %, если исходить из аналогичных значений для других культур, например цикория, накапливающего инулин в корнях.

Изменчивость содержания инулина в листьях и стеблях. В основном топинамбур выращивают ради клубней, оставляя в поле стебли, которые после высушивания могут использоваться вместо дров. Стебли топинамбура богаты целлюлозой и могут увеличить ценность культуры. Они также содержат инулин, который выделяется при водной экстракции, что реально повысит выход инулина с единицы посевной площади. Для этого признака применимы те же схемы исследования клонов для определения их потенциала в качестве родителя, что и описанные выше.

Скрещивание клонов топинамбура. При скрещивании необходимо поместить в бумажный изолятор одну головку растения, выбранного в качестве материнской формы, для предотвращения нежелательного опыления. После того, как рыльце пестика обополюх цветков достаточно удлинится, на него с помощью кисточки наносится пыльца опылителя. Ее собирают с одной или нескольких головок отцовского растения под бумажным изолятором и вносят под изолятор на материнской головке. Чтобы обеспечить получение достаточного количества семян, необходимо обработать 10-15 материнских головок на одно скрещивание. Семена созревают в течение 1-1,5 мес. Их охотно поедают птицы, поэтому защитные пакеты необходимо оставлять вплоть до уборки.

Еще один метод предполагает, что головки не помещают под изолятор (при условии, что вблизи нет посадок цветущего подсолнечника), и они могут свободно опыляться. Клоны топинамбура, которые были оценены по продукции инулина, совместно высеваются на участке для получения семян. Известно, что пчелы способны переносить пыльцу на расстояние до 5 км. Как правило, в окрестностях Монпелье подсолнечник осенью не срезают, при этом защита головок не имеет смысла. Без бумажных изоляторов семенная продуктивность выше — до нескольких граммов, что обеспечивает достаточное разнообразие в потомстве. Семена собирают на материнских растениях, которые проявляют более высокую продуктивность по инулину. Для улучшения прорастания семян их необходимо вывести из состояния покоя. Для этого существуют несколько методов

(51, 52), например, скарификация (воздействие на интегумент) и (или) обработка гормонами. Как только корешок прорастает через семенную оболочку, проростки высаживают на участок с песчаной почвой при умеренном увлажнении, чтобы избежать развития болезней, вызванных плесневыми и ржавчинными грибами (53). Все сеянцы уникальны и различаются между собой, поэтому следует сохранять каждое растение, способное формировать клубни. В полевом опыте участок должен состоять из делянок с регулярной и рандомизированной посадкой клубней от разных растений. Такие участки требуют значительных затрат и каждый год должны быть организованы для новой партии тестируемых растений. Этот этап — узкое место при получении достаточного генетического разнообразия, его нельзя исключать из схемы или проводить в ускоренном порядке.

В Монпелье при намерении получить потомство от гибридизации топинамбура с подсолнечником мы высаживаем ряды разных гибридов подсолнечника совместно с клонами топинамбура. После сбора и очистки семена сортируют по размеру (гибридные семена крупнее).

Полевые испытания. Предварительный отбор клонов, способных продуцировать клубни, в локальном полевом опыте недостаточен для выявления их агрономических свойств и требует проверки в обычных посадках. В каждом случае выбор критериев оценки зависит от агротехнических условий и селекционных целей. При скрининге гибридов топинамбура ($2n = 102$) и подсолнечника ($2n = 34$) необходим цитогенетический контроль с подсчетом числа хромосом (у гибридных форм вместо 102 хромосом их 68). Такие гибриды получили название топинсол. Биоразнообразие форм топинсола невелико, так как эти скрещивания проводилось не с селекционными целями. Их потенциал практически неизвестен, но в коллекциях топинамбура образцы топинсола выделяются только по результатам цитологического анализа, следовательно, можно предположить, что у них формирование клубней такое же, как у клонов топинамбура.

Применение межвидовой гибридизации. Советским селекционерам принадлежит мировой приоритет получения первых межвидовых гибридов топинамбура и подсолнечника в 1935 году (37-39). Это была новая искусственно созданная клубневая культура. Генетически топинамбур и подсолнечник относятся к полиплоидам: топинамбур — гексаплоид ($2n = 102$), подсолнечник — диплоид ($2n = 34$). В соматических клетках гибридов топинамбура и подсолнечника присутствуют 68 хромосом, что соответствует теоретически ожидаемому кариотипу (51 хромосома топинамбура и 17 хромосом подсолнечника) (54-56).

Так как большинство сортов топинамбура, вовлеченных в селекционные программы, поздние и среднеспелые, для ускорения перехода к цветению можно использовать метод сокращения светового дня, что создает более благоприятные условия для формирования семян. Для этого листья на стебле связывают, чтобы сократить в них период фотосинтетической активности до 10 ч дневного освещения. Это позволяет ускорить наступление цветения на 2-60 сут и проводить успешную гибридизацию с подсолнечником. На Майкопской опытной станции ВИР в 1966-1980 годах в скрещивания были вовлечены свыше 25 сортов топинамбура, три диких клубнеобразующих представителя рода *Helianthus*, 13 сортов подсолнечника (*H. annuus* L.) и выращено более 10000 сеянцев межвидовых гибридов F_1 . Частота формирования семян с зародышем у гибридов топинамбура и подсолнечника невелика — 0,1-4,5 % (57-59). В ВИР Н. Пасько (37, 40) оценил сорта топинамбура по способности служить опылителем и выделил наиболее фертильные — Patat Vilmorin, Майкопский 33-650 и

Венгерский, которые обеспечивали формирование 42-46 % полноценных семян. Семенная продуктивность растений топинамбура при гибридизации зависела от фертильности сорта подсолнечника, использованного в качестве опылителя. При опылении пылью подсолнечника с одной и той же фертильностью более фертильные сорта топинамбура ежегодно демонстрировали тенденцию сохранять улучшенную способность к скрещиванию, низкофертильные сорта, наоборот, продуцировали меньше полноценных семян (40, 60). Анализ наследования по этому признаку показал, что в первом поколении гибридов (F_1) топинамбура и подсолнечника благодаря гетерозиготности представлено значительное разнообразие форм. Признаки у гибридов наследовались по промежуточному типу или по типу, характерному для одного из родителей. Высота и толщина стебля, а также число листьев в основном были обусловлены эффектом гетерозиса (60). У большинства гибридов листья оказались крупнее, чем у топинамбура.

Клубнеобразование у межвидовых гибридов в F_1 проявлялось как доминантный признак, поэтому почти все потомство (94-98 %) продуцировало клубни. Также было обнаружено, что полученные гибридные растения по большинству морфологических параметров клубней соответствуют материнскому типу, но при этом масса клубней с растения, а также средняя масса клубня возрастала. В некоторых комбинациях отмечали появления клубней с улучшенной формой по сравнению с таковой у родителей. Более того, важно отметить, что биохимический анализ выявил повышение содержания сахара в клубнях гибридных форм. Длительные наблюдения подтвердили сохранение эффекта гетерозиса при последующем вегетативном размножении растений клубнями. Так, на Майкопской опытной станции ВИР после многолетних селекционных исследований в 1984 году был получен сорт Восторг (ЗМ-1-156), созданный на основе французского сорта топинамбура Commun (высокий урожай надземной массы с высоким содержанием в ней сахара) и сорта подсолнечника Гигант 549 (силосный тип). В результате полученный гибрид имел урожайность надземной массы до 90 т/га (при средней высоте растения 3,8 м) и среднюю урожайность клубней 32 т/га. Содержание сахара в стеблях, листьях и клубнях составляло 16-18 % (37, 60). Еще большие успехи были достигнуты в 1986 году на экспериментальной станции ВИР при создании межвидового гибрида, получившего название Новость ВИР и широко районированного в СССР. По агрономическим и биохимическим свойствам этот сорт превосходил все полученные ранее межвидовые гибриды: урожайность надземной части на опытных полях составляла 100 т/га при содержании сахара 16 %, урожайность клубней достигала 60 т/га при содержании сахара 18 %, инулина — 14 %.

Таким образом, перспективы использования топинамбура в будущем связывают с производством биотоплива, выращиванием в качестве источника пищевых волокон и заменителя сахара для больных диабетом. Поскольку ранее топинамбур никогда не подвергался селекционному улучшению по этим признакам из-за недостаточно широкой генетической базы, представленной в основном клонами сортообразцов, по нашему мнению, целесообразно начать с предварительных исследований по повышению содержания инулина, и уже на этой основе в дальнейшем приступить к созданию сортов. Именно такая стратегия хорошо зарекомендовала себя при получении масличного подсолнечника на основе кондитерского и сахарной свеклы из корневой.

Итак, со всей ответственностью можно утверждать, что на основе межвидовой гибридизации топинамбура можно получить формы с желае-

мыми свойствами. Межвидовая гибридизация топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) с подсолнечником (*H. annuus* L.) может успешно применяться как метод улучшения агрономических и биохимических признаков топинамбура и создания топинсола, у которого сочетание свойств родительских растений усилено гетерозисом. Учитывая современные потребности в многоцелевом использовании топинамбура, можно ожидать, что его селекция будет направлена на создание специализированных сортов (как продовольственной и кормовой культуры, лекарственных сортов, сортов для переработки на инулин, биотопливо и т.д.). Имеющийся исходный материал достаточен для того, чтобы селекция по всем направлениям была успешной, необходимо только расширить исследования по мобилизации генофонда топинамбура из разных генетических банков. В современных условиях это достигается с помощью методов молекулярной генетики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Serieys H., Souyris I., Gil A., Poinso B., Bervillé A. Diversity of Jerusalem artichoke clones (*Helianthus tuberosus* L.) from the INRA-Montpellier. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2010, 8: 1207-1215.
2. Diederichsen A. Phenotypic diversity of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) germplasm preserved by the Canadian Genebank. *Helia*, 2010, 33(53): 1-16 (doi: 10.2298/HEL1053001D).
3. Kiru S., Nasenko I. Use of genetic resources from Jerusalem artichoke collection of N. Vavilov institute in breeding for bioenergy and health security. *Agronomy Research*, 2010, 8: 625-632.
4. Wangsomnuk P.P., Khampa S., Wangsomnuk P., Jogloy S., Mornkham T., Ruttawat B., Patanothai A., Fu Y.B. Genetic diversity of worldwide Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) germplasm as revealed by RAPD markers. *Genetics and Molecular Research*, 2011, 10(4): 4012-4025 (doi: 10.4238/2011.December.12.4).
5. Wangsomnuk P.P., Khampa S., Jogloy S., Srivong T., Patanothai A., Fu Y.-B. Assessing genetic structure and relatedness of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) germplasm with RAPD, ISSR and SRAP markers. *American Journal of Plant Sciences*, 2011, 2: 753-764 (doi: 10.4236/ajps.2011.26090).
6. Atlagić J. Pollen fertility in some *Helianthus* L. species and their F₁ hybrids with the cultivated sunflower. *Helia*, 1990, 13: 47-54.
7. Faure N., Serieys H., Bervillé A. Estimation of the risk of gene flow from cultivated sunflower to volunteer and wild *Helianthus* species in Europe. *Agricultures & Environment*, 2002, 89: 183-190.
8. Wangsomnuk P.P., Puangsomlee P., Khampa K., Jogloy S. Exogenous supplementation of growth regulators and temperature improves germination of dormant Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) seeds under in vitro and in vivo conditions. *Journal of Applied Biological Sciences*, 2015, 9(2): 23-30.
9. Eldridge S., Slaski J.J., Quandt J., Vidmar J.J. Jerusalem artichoke as a multipurpose crop. *Proc. Annual Meeting of the Canadian Society of Agronomy (abstracts)*. Edmonton, Alberta, 2005 July. Режим доступа: http://agronomycanada.com/download/meetings/past_meetings/2005%20CSA%20Annual%20Meeting%20Abstracts.pdf. Без даты.
10. Nemeth G., Izsaki Z. Macro- and micro-element content and uptake of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). *Cereal Research Communications*, 2006, 34: 597-600.
11. Favale S., Ciolfi G., Moretti S. Optimization of bioethanol production from Jerusalem artichoke powder and fresh tubers. *Global Advanced Research Journal of Microbiology*, 2014, 3(5): 72-77.
12. Terzi S., Atlagi J. Nitrogen and sugar content variability in tubers of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*). *Genetika*, 2009, 41: 289-295 (doi: 10.2298/GENSR0903289T).
13. Geng-Mao Z., Liu Z.-P., Ming-Da C., Shi-Wei G. Soil properties and yield of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) with seawater irrigation in North China plain. *Pedosphere*, 2008, 18: 195-202 (doi: 10.1016/S1002-0160(08)60007-7).
14. Kays S.J., Nottingham S.F. *Biology and chemistry of Jerusalem artichoke (Helianthus tuberosus L.)*. CRS Press, Boca Raton, Florida, 2008.
15. Curt M.D., Aguado P.I., Sanz M., Sanches G., Fernandes J. On the use of stalks of *Helianthus tuberosus* L. for the bio-ethanol production. *Proc. Int. Conf. on Industrial Crops and Rural Development (abstracts)*. Mursia, Spain, 2005. Режим доступа: <http://www.aaic.org/past-meeting-program-and-abstracts.html>. Без даты.

16. Thanonkeo P., Thanonkeo S., Charoensuk K., Yamada M. Ethanol production from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*L.) by *Zymomonas mobilis* TISTR548. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(52): 10691-10697 (doi: 10.5897/AJB11.1680).
17. Park J.M., Kim C.H. Ethanol production using whole plant biomass of Jerusalem artichoke by *Kluyveromyces maxianus* CBS1555. Appl. Biochem. Biotechnol., 2013, 169: 1531-1545 (doi: 10.1007/s12010-013-0094-5).
18. Ge X.Y., Zhang W.G. A shortcut to the production of high ethanol concentration from Jerusalem artichoke tubers. Food Technology and Biotechnology, 2005, 43: 241-246.
19. Szambelan K., Nowak J., Jelen H. The composition of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*L.) spirits obtained from fermentation with bacteria and yeasts. Engineering in Life Sciences, 2005, 5: 68-71 (doi: 10.1002/elsc.200400052).
20. Hill J., Nelson E., Tilman D., Polasky S., Tiffany D. Environmental, economic and energetic costs and benefits of biodiesel and ethanol biofuels. PNAS USA, 2006, 103: 11206-11210 (doi: 10.1073/pnas.0604600103).
21. Stolzenburg K. Topinambur (*Helianthus tuberosus* L.) Rohstoff für die Ethanolgewinnung. Forchheim, 2006.
22. Izdebski W. Jerusalem artichoke — potential and possibilities of use in power industry. TEKA Kom. Mot. Energ. Roln. — OL PAN [TEKA. Commission of motorization and power industry in agriculture, Polish Academy of Sciences Branch in Lublin], 2009, 9: 93-98.
23. Li L., Li L., Wang Y., Du Y., Qin S. Biorefinery products from the inulin-containing crop Jerusalem artichoke. Biotechnol. Lett., 2013, 35: 471-477 (doi: 10.1007/s10529-012-1104-3).
24. Saengkank A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. Eur. Food Res. Technol., 2011, 233: 609-616 (doi: 10.1007/s00217-011-1552-3).
25. Kocsis L., Liebhard P., Praznik W. Einfluss des Erndetermins auf Knollengröße und Trockensubstanzgehalt sowie Inulin- und Zuckerertrag bei Topinambursorten unterschiedlicher Reifezeit (*Helianthus tuberosus* L.) in semiariden Produktionsgebieten Österreichs. Pflanzenbauwissenschaften, 2008, 12(1): 8-21.
26. Puttha R., Jogloy S., Wangsomnuk P.P., Srijaranai S., Kesmala T., Patanothai A. Genotypic variability and genotype by environment interactions for inulin content of Jerusalem artichoke germplasm. Euphytica, 2012, 183: 119-131 (doi: 10.1007/s10681-011-0520-0).
27. Puangbut D., Jogloy S., Vorasoot N., Srijaranai S., Kesmala T., Holbrook C.C., Patanothai A. Influence of planting date and temperature on inulin content in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). Australian Journal of Crop Science, 2012, 6: 1159-1165.
28. Puangbut D., Jogloy S., Vorasoot N., Patanothai A. Growth and phenology of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). Pakistan Journal of Botany, 2015, 47(6): 2207-2214.
29. Puangbut D., Jogloy S., Vorasoot N., Srijaranai S., Holbrook C.C., Patanothai A. Variation of inulin content, inulin yield, and water efficiency for inulin yield in Jerusalem artichoke genotypes under different water regimes. Agricultural Water Management, 2015, 152: 142-150 (doi: 10.1016/j.agwat.2015.01.005).
30. Ruttanaprasert R., Jogloy S., Vorasoot N., Kesmala T., Rameshwar S.K., Holbrook C.C., Patanothai A. Effect of water stress on total biomass, tuber yield, harvest index and water efficiency in Jerusalem artichoke. Agricultural Water Management, 2016, 166: 130-138 (doi: 10.1016/j.agwat.2015.12.022).
31. Saengthongpinit W., Sajjaanantakul T. Influence of harvest time and storage temperature on characteristics of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. Postharvest Biology and Technology, 2005, 37(1): 93-100 (doi: 10.1016/j.postharvbio.2005.03.00).
32. Назаренко М.Н., Бархатова Т.В., Кожухова М.А., Бурлакова Е.В. Изменение инулина в клубнях топинамбура при хранении. Научный журнал Кубанского ГАУ, 2013, 94(10). Режим доступа: <http://cyberleninka.ru/article/n/izmenenie-inulina-v-klubnyah-topinambura-pri-hranenii>. Дата обращения: 23.10.2017.
33. Barkhatova T.V., Nazarenko M.N., Kozhukhova M.A., Khripko I.A. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. Food and Raw Materials, 2005, 3(2): 13-22.
34. Breton C., Serieys H., Bervillé A. Gene transfer from wild *Helianthus* to sunflower: topicalities and limits. Oléagineux, Corp Gras, Lipids, 2010, 13: 104-114 (doi: 10.1051/ocl.2010.0296).
35. Sossey-Alaoui K., Serieys H., Tersac M., Lambert P., Schilling E., Griveau Y., Kaan F., Bervillé A. Evidence for several genomes in *Helianthus*. Theor. Appl. Genet., 1998, 97: 422-430 (doi: 10.1007/s001220050912).

36. Kays S.J., Kultur F. Genetic variation in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) flowering date and duration. *HortScience*, 2005, 40: 1675-1678.
37. Пасько Н.М. Селекция топинамбура. Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике, 1974, 53(1): 231-246.
38. Щибря Н.А. Селекция топинамбура. В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.-Л., 1937. Т. 3: 162-175.
39. Давыдович С.С. Гибридизация топинамбура. Селекция и семеноводство, 1936, 6: 20-26.
40. Пасько Н.М. Завязываемость семян при межсортовых скрещиваниях топинамбура. Научные труды Майкопской опытной станции ВИР, 1973, Вып. 7: 78-91.
41. Puttha R., Jogloy S., Suriham B., Wangsomnuk P.P., Kesmala T., Patanothai A. Variations in morphological and agronomic traits among Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2013, 60(2): 731-746 (doi: 10.1007/s10722-012-9870-2).
42. Atlagić J., Dozet B., Skorić D. Meiosis and pollen viability in *Helianthus tuberosus* L. and its hybrids with cultivated sunflower. *Plant Breeding*, 111: 318-324 (doi: 10.1111/j.1439-0523.1993.tb00648.x).
43. Janket A., Vorasoot N., Ruttanaprasert R., Kesmala T., Jogloy S. Genotypic variability of yield components and crop maturity in Jerusalem artichoke germplasm. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, 2016, 48(4): 474-490.
44. Ruttanaprasert R., Banterng P., Jogloy S., Vorasoot N., Kesmala T., Kanvar R.S., Holbrook C.C., Patanothai A. Genotypic variability for tuber yield, biomass and drought tolerance in Jerusalem artichoke germplasm. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2014, 38(4): 570-580 (doi: 10.3906/tar-1310-43).
45. Sawichka B., Michalek W. Evaluation and productivity of *Helianthus tuberosus* L. in the conditions of Central-East Poland. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities*, 2005, 8(3): #42. Режим доступа: <http://www.ejpau.media.pl/volume8/issue3/art-42.html>. Без даты.
46. Rodrigues M.A., Sousa L., Cabanas J.E., Arrobas M. Tuber yield and leaf mineral composition of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) grown under different cropping practices. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 2007, 5: 545-553.
47. Frese L. Production and utilization of inulin. In: *Cultivation and breeding of fructans* /M. Suzuki, N.J. Shatterton (eds.). CRC Press, London, 1993: 303-315.
48. Baldini M., Danuso F., Turi M., Vanzozi G.P. Evaluation of new clones of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) for inulin and sugar yield from stalks and tubers. *Ind. Crops Prod.*, 2004, 19(1): 25-40 (doi: 10.1016/S0926-6690(03)00078-5).
49. Brkjacica J., Bodroza-Solarov M., Krulj J., Mikic A., Jeromela A.M. Quantification of inulin content in selected accessions of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). *Helia*, 2014, 37: 105-112 (doi: 10.1515/helia-2014-0009).
50. Seiler G.J., Campbel L.J. Genetic variability for mineral element concentration of wild Jerusalem artichoke forage. *Crop Sci.*, 2004, 44: 289-292 (doi: 10.2135/cropsci2004.2890).
51. Le Page-Digivry M.-T., Barthe P., Garelllo G. Involvement of endogenous abscisic acid in onset and release of *Helianthus annuus* embryo dormancy. *Plant Physiology*, 1990, 92(4): 1164-1168 (doi: 10.1104/pp.92.4.1164).
52. Maiti R.C., Vidyasagar P., Shahapur S.G., Ghosh S.K., Seiler G.J. Development and standardization of a simple technique for breaking seed dormancy in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Helia*, 2006, 29(45): 117-126 (doi: 10.2298/HEL0645117M).
53. Sennoi R., Jogloy S., Saksirirat W., Patanothai A. Pathogenicity test of *Sclerotium rolfsii*, a causal agent of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) stem rot. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2010, 9(5): 281-284 (doi: 10.3923/ajps.2010.281.284).
54. Пасько Н.М. Межвидовая гибридизация топинамбура с подсолнечником. Бюллетень ВИР, 1980, 105: 85-88.
55. Марченко И.И. Гибриды топинамбура с подсолнечником. В сб.: Отдаленная гибридизация растений. М., 1960: 379-395.
56. Natali L., Giordani T., Polizzi E., Pugliesi C., Fambrini M., Cavallini A. Genomic alterations in the inter-specific hybrid *Helianthus annuus* × *Helianthus tuberosus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97: 1240-1247.
57. Давыдович С.С. Скрещивание топинамбура с подсолнечником. Селекция и семеноводство, 1947, 1: 33-37.
58. Давыдович С.С. Земляная груша. М., 1957.
59. Щибря Н.А. Перспективы использования гетерозиса в селекции топинамбура. В кн: Гетерозис в растениеводстве. Ставрополь, 1966: 83-101.
60. Пасько Н.М. Скрещиваемость топинамбура с подсолнечником. Мат. конф. молодых ученых. Адыгейск, 1971, т. 2: 172-177.

Place E. Bataillon, cc63, Bvt 22, 1er étage,
F-34095 Montpellier Cedex 5, France,
e-mail: catherine.breton02@univ-montp2.fr;

²ФГБНУ ФИЦ Всероссийский институт

генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42-44,
e-mail: s.kiru@vir.nw.ru, topinam2012@yandex.ru;

³Institut national de la recherche agronomique (INRA),

UMR DIAPC 1097,

2 place Viala, Bvt 33,
F-34060, Montpellier Cedex 2, France,
e-mail: andre.jp.berville@orange.fr

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2017, V. 52, № 5, pp. 940-951

BREEDING OF JERUSALEM ARTICHOKE WITH THE DESIRED TRAITS FOR DIFFERENT DIRECTIONS OF USE: RETROSPECTIVE, APPROACHES, AND PROSPECTS (review)

C. Breton¹, S.D. Kiru², A. Berville³, N.Yu. Anushkevich²

¹Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISE-M), UMR CNRS 5554, Place E. Bataillon, cc63, Bvt 22, 1er étage, F-34095 Montpellier Cedex 5, France, e-mail catherine.breton02@univ-montp2.fr (corresponding author);

²Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Federal Agency of Scientific Organizations, 42-44, ul. Bol'shaya Morskaya, St. Petersburg, 190000 Russia, e-mail s.kiru@vir.nw.ru, topinam2012@yandex.ru;

³Institut national de la recherche agronomique (INRA), UMR DIAPC 1097, 2 place Viala, Bvt 33, F-34060, Montpellier Cedex 2, France, e-mail andre.jp.berville@orange.fr

ORCID:

Breton C. orcid.org/0000-0002-3389-1861

Berville A. orcid.org/0000-0002-7426-2287

Kiru S.D. orcid.org/0000-0002-8648-3837

Anushkevich N.Yu. orcid.org/0000-0001-6125-6139

The authors declare no conflict of interests

Received June 11, 2017

doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.940eng

Abstract

In the last decade a new direction has been widely developed for industrial and food use of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). At the same time significantly expanded the cultivated areas of this crop, especially in Asian countries. Relevant extension studies therefore becomes focused on breeding of new varieties, including those with high content of certain biochemical components in tubers or leaves and stems. The future of J. artichoke as energy source for biofuels, as well as a source of fiber, sugar substitute for people, who require insulin is very promising. Despite the presence of a large number of varieties (more than 300) of J. artichoke in different countries, its genetic diversity is not so wide (P.P. Wangsomnuk et al., 2011; R. Puttha et al., 2013), because all breeding varieties are based on intraspecific hybridization, or as result of selection of seedlings from self-pollination. In addition, due to the very low self-fertility, the breeding of J. artichoke and its generative reproduction has yet little success. The experience on multi-year studies of J. artichoke diversity and breeding work in many countries shows, that the effect of high-directed breeding on desired traits can be achieved only through inter-specific hybridization. The crossing J. artichoke with sunflower, allows transmitting at new generation the characters and properties of the initial forms and improved through heterosis (L. Natali et al., 1998; C. Breton et al., 2010). Thus, we can say with great certainty about reality of J. artichoke breeding to achieve the desired traits using inter-specific hybridization. The inter-specific hybridization of artichoke J. artichoke with sunflower (*Helianthus annuus* L.) can be successfully use as a breeding method for creation of varieties with the desired traits for specific uses. Given the current demand for different directions of use products from J. artichoke, it is likely that the breeding of J. artichoke will be focused on creation of special varieties - for food, for medicinal purposes, for processing in the inulin, purposes of animal feeding, for the production of bioenergy, technical and environmental goals etc. (M. Baldini et al., 2004; G.J. Seiler et al., 2004; R. Puttha et al., 2012; S. Favale et al., 2014). We can say with confidence that there are enough initial material for all areas of breeding. For these, it is necessary to extend the researches to find the possibilities of using the existing gene pool of artichoke in many gene banks. Today, there are a different of modern methods for this, including molecular genetics. One has to stress for breeding J. artichoke the importance of molecular genetics technologies towards the existing gene pool of artichoke in many gene banks.

Keywords: Jerusalem artichoke, sunflower, breeding, hybridization, selection, target traits, food and forage use, raw for use, inulin production, bioethanol production.