

Публикации ОЭСР по охране окружающей среды, здравоохранению и безопасности  
Серия «Гармонизация регуляторного надзора в области биотехнологии»

№ 7

**Консенсусный документ по биологии масличного рапса**  
*Brassica napus L.*

Директорат по охране окружающей среды  
Организация Экономического Сотрудничества и Развития

Париж 1997

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Рабочая группа ОЭСР по гармонизации регуляторного надзора в области биотехнологии на своем первом заседании в июне 1995 г. приняла решение сосредоточить усилия на разработке консенсусных (согласованных) документов, взаимоприемлемых для всех стран-членов ОЭСР. Эти документы содержат информацию, предназначенную для использования в процессе регуляторной оценки определенного продукта. В области биобезопасности растений разрабатываются консенсусные документы по биологии некоторых видов сельскохозяйственных растений и по ряду отдельных свойств.

Настоящий документ, подготовленный Канадой (в качестве лидера проекта), посвящен биологии сельскохозяйственной культуры - *Brassica napus* L. (масличного рапса). На заседании в Вашингтоне в октябре 1995 г. Рабочая группа ОЭСР по биобезопасности трансгенных растений пересмотрела формат этого документа. В январе 1996 г. документ был направлен национальным координаторам для технических замечаний и после этого переработан.

В рамках совместного проекта с Организацией Объединенных Наций по промышленному развитию (ЮНИДО), посвященного центрам происхождения/разнообразия, данный документ был рассмотрен экспертами в ряде стран Центральной и Восточной Европы, Северной Африки и Азии. Соответствующие замечания, предоставленные экспертами, были включены в документ.

На совместном совещании Группы по химическим соединениям и Комитета управления специальной программой по контролю за химическими соединениями было рекомендовано сделать настоящий документ широкодоступным. Документ публикуется по распоряжению Генерального секретаря ОЭСР.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Раздел I.</b> Общая информация.....	10
<b>Раздел II.</b> Общее описание и использование в качестве сельскохозяйственной культуры.....	10
<b>Раздел III.</b> Выращивание масличного рапса <i>B. napus</i> .....	11
<b>Раздел IV.</b> Центры происхождения/разнообразия.....	11
<b>A.</b> Географическое происхождение <i>B. napus</i> .....	
<b>B.</b> Географическое происхождение <i>B. oleracea</i> .....	11
<b>B.</b> Географическое происхождение <i>B. rapa</i> .....	12
<b>Г.</b> Географическое происхождение <i>B. montana</i> .....	12
<b>Раздел V.</b> Биология размножения.....	12
<b>Раздел VI.</b> Масличный рапс <i>B. napus</i> в качестве самосеяного сорняка.....	13
<b>Раздел VII.</b> Скрещивание.....	13
<b>A.</b> Межвидовое/межродовое скрещивание.....	
<b>B.</b> Интрогрессия в родственные виды.....	13
<b>B.</b> Взаимодействия с другими организмами.....	14
<b>Раздел VIII.</b> Экология.....	14
<b>Раздел IX.</b> Ссылки.....	14
<b>Приложение:</b> Возможные взаимодействия <i>B. napus</i> с другими организмами в течение жизненного цикла (Канада).....	18

## **Раздел I. Общая информация**

Настоящий консенсусный документ посвящен биологии вида *Brassica napus* L. Он включает общее описание этого вида как сельскохозяйственной культуры, его происхождения как вида, биологию размножения, центры происхождения и общую экологию. Экология этого вида в отношении отдельных географических регионов не описывается. Особое внимание уделено детальному рассмотрению возможности гибридизации между *B. napus* и его близкими родственниками, хотя это обсуждение ограничено гибридизационными событиями, которые не требуют вмешательства посредством таких способов, как эмбрио спасение (т.е. такие события, возможно, могли бы происходить в природе и приводить к фертильному потомству).

Данный документ подготовлен Канадой, выступившей в качестве лидера проекта. Он основан на материале, разработанном в странах-членах ОЭСР, - например, для оценки риска или для презентации на конференциях и научных заседаниях. Документ предназначен для использования регулирующими и другими органами, которые отвечают за оценку безопасности трансгенных растений, предлагаемых для коммерциализации, и теми, кто активно участвует в разработке и создании таких растений.

Таблица в Приложении, показывающая возможные взаимодействия *B. napus* с другими организмами в течение его жизненного цикла, была создана для Канады и приведена в качестве примера. Страны-члены также могут создавать таблицы, отражающие взаимоотношения организмов, специфических для их географических районов и окружающей среды.

## **Раздел II. Общее описание и использование в качестве сельскохозяйственной культуры**

*Brassica napus* L. является представителем подтрибы *Brassicinae* трибы *Brassiceae* семейства Крестоцветных/Капустных [Cruciferous (Brassicaceae)], иногда называемых горчичными. Название «крестоцветные» происходит от формы цветков растения, которые имеют четыре лепестка, расположенные крест-накрест. Листья *B. napus* окрашены в матовый сине-зеленый цвет, гладкие или имеют несколько разрозненных и немного сжатых по краям волосков. Стебли хорошо разветвлены, хотя степень ветвления зависит от вида и условий окружающей среды. Побеги берут начало из пазух самых высоких листьев на стебле, и каждый побег оканчивается соцветием. Соцветие представляет собой продолговатую кисть, цветки желтого цвета сгруппированы на верхушке, но не выше верхушечных почек, и раскрываются вверх от основания кисти (Musil, 1950).

Существует два типа *B. napus*: 1) масличный рапс, отдельную группу которого из-за совокупности специфических свойств часто называют «канолой» (общеупотребительное название), и 2) клубневая брюква, или просто брюква. Этот документ посвящен масличному рапсу. Масличный рапс можно также разделить на яровые и озимые формы. В письменных документах на санскрите (2000–1500 г. г. д.н.э.) непосредственно упоминаются масличные разновидности *B. napus* (типы сарсон - индийская масличная культура *B. rapa*) и горчица. В греческих, римских и китайских письменных документах 500-200 года д.н.э. упоминаются примитивные корнеплодные разновидности *B. rapa* (Downey and Robbelen, 1989). Считается, что его окультуривание в Европе произошло в начале средних веков. Коммерческие посадки рапса описаны в Нидерландах еще в XVI веке. В то время рапсовое масло преимущественно использовалось в качестве лампового масла, позднее оно стало использоваться для смазки паровых двигателей.

Несмотря на широкое применение в качестве съедобного масла в Азии, рапсовое масло стало широко применяться в западных странах только благодаря селекции, позволившей повысить качество масла, и появлению усовершенствованных методов обработки. Со времени второй мировой войны производство рапса в Европе и Канаде значительно возросло, что явилось результатом улучшения качества масла и кормовых свойств. Современные методы генетической трансформации растений и идентификации генотипов с использованием изоферментов, маркеров на основе полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (RFLP) или маркеров на основе произвольно амплифицированной полиморфной ДНК (RAPDs) дополняют классическую селекцию для получения других улучшенных линий (Buzza, 1995). В настоящее время ведущими производителями являются Китай, Индия, Европа, Канада, хотя эту культуру можно успешно выращивать в Соединенных Штатах, Южной Америке и Австралии, где за последние несколько лет ее годовое производство резко увеличилось.

На сегодняшний день два вида *Brassica* имеют коммерческие разновидности с улучшенными характеристиками - низким содержанием эруковой кислоты среди жирных кислот и крайне низким содержанием глюкозинолата, что желательно для растительного масла и животного корма высокого качества. В Северной Америке считается, что оба вида (*B. napus* и *B. rapa*) обладают качествами канолы. *B. napus* выращивают как однолетнюю озимую культуру в районах, где температура зимой не опускается до таких низких значений, которые могут погубить растения. Перед началом удлинения стебля, развития кисти, цветения и завязи семян этим биотипам необходима яровизация. В Северной Америке и северных частях Европы выращивается яровой биотип *B. napus*, который не требует яровизации перед цветением. Эти биотипы

менее продуктивны, чем озимые сорта, но им требуется значительно меньше времени для завершения своего жизненного цикла.

### **Раздел III. Выращивание масличного рапса *B. napus***

Яровой масличный рапс *B. napus* является хладостойкой культурой, не очень устойчивой к засухе. Он широко адаптировался и хорошо растёт на различных почвах при условии, что уровни влажности и плодородия почв адекватны. На рост растения и его продуктивность оказывают влияние температура воздуха и почвы. Оптимальной температурой для максимального роста и развития ярового масличного рапса является температура немного выше 20С, он лучше всего растёт в температурном диапазоне от 12 до 30С. После всхода и до начала цветения для проростков предпочтительны относительно прохладные температуры; высокие температуры во время цветения ускоряют развитие растения, сокращая время от цветения до созревания. Из всех культурных растений виды *Brassica* проявляют наибольшую потребность в сере.

В связи с повышенной обеспокоенностью вопросами сохранения почвы рекомендуется минимальное возделывание земли перед выращиванием *B. napus* или невозделывание земли, при котором остатки культуры и стерню оставляют на поверхности почвы для задержания снега, уменьшения стока талого снега, снижения ветряной и водной эрозии почвы и увеличения запасов воды в почве. Однако, методы минимальной вспашки эффективны только в сочетании с хорошей систематической программой контроля сорняков. Озимый масличный рапс произрастает на поверхности почвы от десяти до одиннадцати месяцев. Он имеет высокую потребность в питательных веществах осенью и снижает эрозию почвы зимой.

Сорняки могут быть одним из лимитирующих факторов при выращивании масличного рапса. Такие близкородственные крестоцветные сорняки как, например, горчица полевая (*Sinapis arvensis*), ярутка полевая (*Thlapsi arvense*), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), неслюя метельчатая (*Neslia paniculata*), дескурайния софии (*Descurainia sophia*), желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides*), индийская горчица (*Coringia orientalis*), клоповник обыкновенный (*Lepidium densifolium*) и т.д., зачастую представляют проблемы. Яровой масличный рапс не выдерживает конкуренции с сорняками на ранних стадиях роста, поскольку он медленно растёт и медленно формирует покров. Из-за этой конкуренции на ранних этапах сорняки необходимо уничтожить во избежание потери урожая. Хотя культуры масличного рапса могут подвергаться атакам ряда насекомых-вредителей, борьба с насекомыми должна быть тщательно продумана с целью сокращения излишнего и дорогостоящего применения пестицидов, предотвращения возможного формирования устойчивости к пестицидам у насекомых, причинения вреда пчелам и другим насекомым-опылителям. В обширных производственных зонах заболевания могут носить тяжёлый характер и в значительной мере они определяются методами культивирования и факторами окружающей среды. Поэтому целесообразно проводить программы по профилактике заболеваний (см. вредители и заболевания *B. napus* в таблице, представленной в приложении с примерами по Канаде).

Когда первые стручки начнут растрескиваться, *B. napus* может быть срезан немного ниже уровня семенных стручков и связан в снопы. Использование десикантов позволяет уменьшить растрескивание и даёт возможность произвести прямое комбайнирование.

В целом, масличный рапс не следует выращивать на одном и том же поле более одного раза в три-четыре года из-за болезней, вредных насекомых и сорняков. Важными факторами, которые также необходимо учитывать при выборе участков, являются химические остатки гербицидов и самосевы от предыдущих культур (включая рапсовые культуры, выращиваемые для получения различных типов масел), хотя соответствующая обработка почвы после сбора урожая может в значительной степени снизить проблему самосево.

### **Раздел IV. Центры происхождения/разнообразия**

#### **А. Географическое происхождение *B. napus***

Происхождение *B. napus* (амфидиплоид с хромосомным набором  $n=19$ ) неясно, но изначально предполагалось, что оно связано с естественной межвидовой гибридизацией между двумя диплоидными видами *B. oleracea* (капуста) ( $n=9$ ) и *B. rapa* (син. *Campestris*) ( $n=10$ ). Последние данные, полученные с помощью анализа ДНК хлоропластов и митохондрий, свидетельствуют о том, что *B. montana* ( $n=9$ ) может состоять в близком родстве с прототипом, который дал начало цитоплазме как *B. rapa* ( $n=10$ ), так и *B. oleracea* (Song и Osborn, 1992). Результаты исследований также указывают на то, что *B. napus* имеет множественное происхождение и что большинство культурных форм *B. napus* были получены в результате скрещивания, в котором близкородственные предковые виды *B. rapa* и *B. oleracea* были материнскими донорами. В Европе это преобладающая озимая форма, которая представляет собой обыкновенное желтое крестоцветное растение, обнаруживаемое вдоль дорог, на пустырях, возделываемой земле, в доках, городах и поселках, на свалках, пахотных полях и вдоль берегов рек. На Британских островах оно прижилось везде, где растёт масличный рапс. В Канаде и Соединенных Штатах это сравнительно недавняя интродукция, которая опи-

сывается как редкий сорняк, одичавшее культурное растение и самосевное растение на возделываемых полях (Munz и Muensher, 1980). Обычно его можно встретить среди сельскохозяйственных культур на полях, в садах, на обочинах дорог и пустырях.

#### **Б. Географическое происхождение *B. oleracea***

Дикая форма *B. oleracea* представляет собой многолетний низкий полукустарник с одревесневшими нижними и травянистыми верхними частями стебля, который растет по берегам Средиземного моря от Греции до Атлантического побережья Испании и Франции, Англии и в меньшей степени - на о-ве Гельголанд (Snogerup и др., 1990). Как правило, дикий вид встречается на известняковых и меловых скалах в местах, недоступных для выпаса скота. Отдельные экземпляры часто располагаются под скалами на каменистых осыпях, где растут среди других кустарников, а некоторые популяции обитают на крутых травянистых склонах. На Гельголанде популяции растут на открытой каменистой поверхности. Имеются сообщения о том, что в Европе и Северной Америке окультуренные виды становятся одичавшими, но без культивации самоподдерживающихся популяций не образуют. В Северной Америке *B. oleracea* появилась недавно.

#### **В. Географическое происхождение *B. rapa***

Дикорастущая разновидность *B. rapa* (подвид *sylvestris* L.) считается видом, от которого берут начало подвиды *rapa* (корнеплодные) и *oleifera* (масличные). Он растет по всей Европе, России, Центральной Азии и на Ближнем Востоке (Prakash и Hinata, 1980), центром происхождения, предположительно, является Европа. Ведутся споры относительно того, что азиатский и ближневосточный виды произошли из независимого центра происхождения в Афганистане, а затем распространились на восток по мере окультуривания *B. rapa*. Prakash и Hinata (1980) полагают, что масличные подвиды *B. rapa* возникли в двух местах, дав начало двум различным видам, европейскому и азиатскому.

Обычно *B. rapa* можно встретить в прибрежных низинах, горных местностях (склонах высоких долин или горных грядках), альпийских и высоких горных цепях. В Канаде этот вид появился недавно, он произрастает на обрабатываемых землях среди сельскохозяйственных культур, в полях и садах, вдоль обочин дорог и на пустырях (Warwick и Francis, 1994).

#### **Г. Географическое происхождение *B. montana***

*B. montana*, возможно, предок вида *B. napus* (см. выше), также является многолетним полукустарником и происходит с берегов Средиземного моря между Испанией и Северной Италией (Snogerup и др., 1990). Как правило, его можно встретить на известковых скалах или под ними, на камнях, стенах и т.д., часто на обработанной земле. Несмотря на то, что вид обитает в прибрежных районах и на скалистых островках, он также был обнаружен на высоте 1000 м в некотором отдалении от берега.

### **Раздел V. Биология размножения**

В полевых условиях оплодотворение семян обычно происходит в результате самоопыления, хотя имеются сообщения о перекрестном опылении, доля которого составляет 5-30% (Huhn и Rakow, 1979, Rakow и Woods, 1987). Тяжелая и липкая пыльца может переноситься от растения к растению посредством физического контакта между соседними растениями, ветра и насекомых. Пыльца масличного рапса была обнаружена в воздухе над рапсовыми полями (Williams, 1984) и за их пределами (Olsson, 1955). Однако, ее концентрация быстро снижается с увеличением расстояния от источника пыльцы, а пыльца, перенесенная по воздуху, вносит незначительный вклад в опыление далеко отстоящего рапса (Mesquida и Renard, 1982, McCartney и Lacey, 1991). Thimmons и др. (1995), используя ловушки для пыльцы и кастрированные растения-«приманки» с удаленными пыльниками, сообщают о наличии пыльцы в воздухе на расстоянии до 2,5 км от коммерческих посадок *B. napus*. Растения-«приманки» также давали семена на этом же расстоянии от коммерческих посадок масличного рапса, что указывает на то, что пыльца, находящаяся в воздухе, может успешно оплодотворять растения.

Насекомые-опылители, в частности, пчелы (*Apis mellifera*) и шмели (*Bombus* sp.), играют основную роль в опылении и участвуют в переносе пыльцы на большие расстояния. Масличный рапс очень привлекателен для пчел, потому что он вырабатывает большие количества нектара и пыльцы. Williams и др. сообщают, что «растения на участках земли, где установлен улей с пчелами, опыляются быстрее, скорее сбрасывают лепестки, раньше заканчивают цветение и бывают ниже по высоте, чем растения на участке без улья». Пыльца *B. napus* является одним из основных источников пищи для пчел, и их ульи часто располагают рядом с рапсовыми полями во время их цветения, используя благоприятные условия для получения меда (Marquard и Walker, 1995).

При установке ульев по центру каждой стороны участка площадью в 1 га, засаженного нетрансгенными

растениями *V. napus* с 9-метровым кругом из трансгенных растений в центре участка, Sheffler и др. (1993) сообщали о пределах ауткроссинга - от 1,5% на расстоянии 1 м до 0.00033 % на расстоянии 47 м. При дальнейшем исследовании на участках земли размером 20X20 м, засаженных трансгенными и нетрансгенными растениями, которые были разделены расстоянием в 200 и 400 метров либо незасаженной земли, либо засаженной ячменем (*Hordeum vulgare*), Sheffler (1995) определил, что средняя частота гибридизации составляет 0.0156% на расстоянии 200 м и 0.0038% на расстоянии 400 м.

Динамика переноса пыльцы пчелами зависит от количества доступной пыльцы (размер и плотность донорской популяции), размера и местонахождения получающих пыльцу популяций, а также от условий окружающей среды и активности насекомых (Levin и Kerster, 1969, Ellstrand и др., 1989, Klinger и др., 1992). Эти исследования, наряду с данными Sheffler и др. (1993 и 1995), указывают на то, что посадка других растений того же вида вокруг участка с *V. napus*, одновременно цветущих с экспериментальными растениями, может сокращать расстояние переноса пыльцы насекомыми от экспериментальных растений.

## **Раздел VI. Культурный *V. napus* в качестве самосеянного сорняка**

В процессе культивирования и сбора урожая всех сельскохозяйственных культур в поле некоторые семена могут попасть в почву и оставаться там до следующего сезона, начиная прорастать до или после посева последующей культуры. В некоторых случаях самосеянные растения могут составлять значительную конкуренцию засеянной культуре и ухудшать качество ее урожая. В таких случаях их необходимо устранять химическим и/или механическим способом.

Проблема самосеянных растений для последующих культур является общей для большинства видов полевых культур. Многие зависят от методов хозяйствования, используемых при производстве культуры, например, от того, обладает ли растение зрелыми семенами к моменту сбора урожая, от состояния уборочного оборудования, скорости уборки, от которой зависит количество семян, потерянных уборочной машиной. Из-за малого размера семян и их большого количества в культурах семейства *Brassicaceae* несовершенная агротехника может привести к серьезным проблемам самосева при посадке последующих культур. Соответствующая обработка почвы после сбора урожая может значительно уменьшить проблему самосева.

## **Раздел VII. Скрещивание**

### **А. Межвидовое / межродовое скрещивание**

При изучении потенциального воздействия на окружающую среду, связанного с неограниченным выпуском генетически модифицированного *V. napus*, важно понимать возможность образования гибридов при межвидовом/межродовом скрещивании сельскохозяйственной культуры и родственных видов. Создание таких гибридов может привести к интрогрессии новых свойств в родственные виды, а также:

- превращению родственных видов в сорняки или более инвазивные виды в природных экосистемах;
- изменению природных взаимодействий с причинением возможного вреда окружающей среде или здоровью и безопасности человека.

Несмотря на большое количество межвидовых/межродовых скрещиваний *V. napus* и родственных видов (Prakash и Hinata, 1980, Warwick и Black, 1993, Sheffler и Dale, 1994), для многих из них потребовалось вмешательство в виде культивирования завязи, культивирования семечки, эмбрио спасения и слияния протопластов. В таблице 1. представлены примеры межвидовых и межродовых скрещиваний, полученных половым путем, которые расположены в порядке уменьшения способности давать гибридное потомство при скрещивании с *V. napus* (Sheffler и Dale, 1994).

Цветение является важным периодом для *V. napus* и сходных видов. Для осуществления скрещивания видов периоды цветения, которые в значительной степени определяются условиями окружающей среды, должны совпадать хотя бы частично. Для оценки возможности гибридизации важно знать хронологию цветения как культурного растения, так и родственных видов, физическое расстояние между потенциально скрещиваемыми видами, наличие векторов опыления и как происходит опыление.

Количество хромосом в культурных и родственных видах также является важным. Многие гибриды не получают из-за отсутствия развития эндосперма (ткани, образующейся от оплодотворения двух полярных ядер зародышевого мешка мужским репродуктивным ядром). Соотношение материнских и отцовских хромосом должно быть 2:1 или выше (Nishiyama и Inomata, 1966). Это объясняет тот факт, почему направление скрещивания часто является важным. Опыление тетраплоидной женской особи диплоидной мужской обычно приводит к образованию семян. С другой стороны, реципрокное скрещивание приводит к стерильности. Чтобы понять существующие исключения, Johnstone и др. (1980) предложил понятие чис-

ленного баланса эндосперма (Endosperm Balance Number - EBN), где значение, относящееся к определенному виду, не связано с количеством хромосом, а связано с произвольным значением, которое определяется из успешного скрещивания и из гипотезы о том, что соотношение EBN в эндосперме составляет 2:1.

**Примечание:**

**SH** = естественный гибрид, полученный без кастрации цветка и принудительного опыления;

**SH (BnMS)** = естественные гибриды с CMS *B. napus* в качестве матери;

**F1 = F1** гибриды, полученные с помощью кастрации цветка и принудительного опыления;

**F2 = F2** полученные гибриды;

**BcP** = потомство, полученное от беккроссирования.

\*\* Случай гибридизации, о котором Sheffler и Dale (1994) не сообщают.

**Таблица 1.** Межвидовое /межродовое скрещивание *B. napus*, полученное половым путем (Sheffler и Dale,

Скрещивание мать x отец	Потомство	Ссылки
<i>B. rapa</i> x <i>B. napus</i>	<b>SH, F1, F2, BcP</b>	Morinaga, 1929, U и Nagamatu, 1933, U, 1935, Bing и др., 1991, Jorgensen и Andersen, 1994, Mikkelsen и др., 1996.
<i>B. napus</i> x <i>B. rapa</i>	<b>SH, F1, F2, BcP</b>	Morinaga, 1929, U и Nagamatu, 1933, U, 1935, Bing и др., 1991, Jorgensen и Andersen, 1994, Mikkelsen и др., 1996.
<i>B. juncea</i> x <i>B. napus</i>	<b>SH, F1, F2, BcP</b>	Morinaga, 1934, Roy, 1980, Bing и др., 1991, Fernandez-Serrano и др., 1991, Frello и др., 1995
<i>B. napus</i> x <i>B. juncea</i>	<b>SH, F1, F2, BcP</b>	Morinaga, 1934, Roy, 1980, Bing и др., 1991, Fernandez-Serrano и др., 1991, Frello и др., 1995.
<i>B. oleracea</i> x <i>B. napus</i>	<b>F1</b>	U, 1935.
<i>B. napus</i> x <i>B. oleracea</i>	<b>F1, F2, BcP</b>	Roemer, 1935; Robbelen, 1966; Yamagishi и Takayanagi, 1982.
<i>B. carinata</i> x <i>B. napus</i>	<b>F1, F2, BcP</b>	Roy, 1980; Fernandez-Escobar и др., 1988; Fernandez-Serrano и др., 1991.
<i>B. napus</i> x <i>B. carinata</i>	<b>F1, F2, BcP</b>	U, 1935; Roy, 1980; Fernandez-Escobar и др., 1988; Fernandez-Serrano и др., 1991.
<i>B. nigra</i> x <i>B. napus</i>	<b>SH, F1, BcP</b>	Bing и др., 1991
<i>B. napus</i> x <i>B. nigra</i>	<b>SH, F1, F2, BcP</b>	Heyn, 1977; Bing и др., 1991
<i>B. napus</i> x <i>Hirschfeldia incana</i>	<b>SH, SH(BnMS), F1, BcP</b>	Lefol и др., 1991; Chevre и др., 1992; Eber и др., 1994
<i>B. napus</i> x <i>Raphanus raphanistrum</i>	<b>SH, SH(BnMS), F1, BcP</b>	Chevre и др., 1992; Lefol и др., <i>in press</i> ; Eber и др., 1994
<i>Diplotaxis erucoides</i> x <i>B. napus</i>	<b>F1, BcP</b>	Ringdahl и др., 1987
<i>D. muralis</i> x <i>B. napus</i>	<b>F1, BcP</b>	Ringdahl и др., 1987
<i>B. napus</i> x <i>Erucastrum gallicum</i> **	<b>F1, BcP</b>	Lefol и др., <i>in press</i>
<i>B. napus</i> x <i>Sinapis alba</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977
<i>B. napus</i> x <i>S. Arvensis</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977
<i>B. napus</i> x <i>B. fruticulosa</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977
<i>B. napus</i> x <i>B. tournefortii</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977
<i>B. napus</i> x <i>D. Tenuifolia</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977
<i>B. napus</i> x <i>ErUCA sativa</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977
<i>B. napus</i> x <i>R. Rugosum</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977
<i>B. napus</i> x <i>R. sativus</i>	<b>F1</b>	Heyn, 1977

В общем, скрещивание двух видов возможно в том случае, если женский вид имеет степень полиплоидии, по крайней мере, такую же высокую, как у опыляющего мужского вида. Поскольку *B. napus* является тетраплоидным, он легче скрещивается с дикими видами (диплоидами) в качестве матери (Sikka, 1940, Harberd и Mc Arthur, 1980, и Kerlan и др., 1991) В случае с *Raphanus raphanistrum* разницы в направлении скрещивания не отмечалось (Kerlan и др.). В случае с *Sinapis alba* имеет место обратная ситуация (Ripley и Arnison, 1990).

Для того, чтобы внести определенное свойство в геном вида, необходимо рекуррентное беккроссирование растений этого вида с помощью промежуточных гибридных форм, а также выживание и фертильность образующегося потомства.

## **Б. Интрогрессия в родственные виды**

Перечисленные возможные случаи гибридизации призваны помочь оценить потенциал интрогрессии

«новых свойств», передаваемых от культурного *B. napus* диким родственным видам. Первый этап этой оценки заключается в определении того, какой вид из потенциальной «пары» *B. napus* обитает в географической местности, где предполагается производить культивирование. При наличии дикой родственной «пары» необходимо рассмотреть частоту гибридизации и возможное воздействие на окружающую среду в случае интрогрессии. В случае интрогрессии свойства с положительной селекционной ценностью в дикую популяцию или популяцию сорняков ген может стать перманентной частью генофонда этих популяций.

Все вышеперечисленные виды являются растениями, которые произрастают на пахотной земле. Их жизнеспособность зависит от способности конкурировать за площадь с другой первичной растительностью, в частности, быстрорастущими видами сорняков. Это, в свою очередь, будет зависеть от того, насколько хорошо они адаптированы к определенному климату и почвенным условиям отдельных участков. Было показано, что *B. napus* и его гибриды имеют одинаковую способность к конкуренции среди диких популяций или на возделываемых полях (Lefol и др., 1995).

### **В. Взаимодействие с другими организмами**

Таблица в приложении предназначена для определения категорий организмов, которые взаимодействуют с *B. napus*. Эта таблица, созданная в отношении Канады, представлена исключительно в качестве примера. Для оценки потенциального воздействия генетически модифицированных растений на взаимодействующие с ними организмы в каждой отдельной стране эксперты по оценке биобезопасности должны создавать свои собственные перечни.

## **Раздел VIII. Экология**

*B. napus* и его предки растут на пахотной земле. В природных экосистемах эти виды можно рассматривать в качестве первичных обитателей, т.е. видов растений, которые первыми используют преимущество пахотной земли, где они конкурируют с другими сходными видами. Если места обитания регулярно не обрабатываются, например, участки вдоль скал, рек, дорог, популяции этих видов растений будут вытеснены промежуточными формами и впоследствии такими растениями, как многолетние травы в прериях, деревья и многолетние кустарники в лесах, которые стабилизируют экологическую систему.

В неприродных экосистемах, включая обочины дорог, промышленные участки, свалки, а также пахотную землю, из-за их первичной способности к колонизации существует возможность для сохранения популяции. Именно в таких местах обитания эти виды можно встретить среди флоры стран, куда *B. napus* был интродуцирован в качестве растительной культуры. Их благосостояние будет зависеть от способности конкурировать с другими первичными колонизирующими растениями, в частности, быстрорастущими видами сорняков. Это, в свою очередь, будет зависеть от того, насколько хорошо они адаптированы к определенному климату, почвенным условиям и т. д..

При выращивании культур плохое хозяйствование и недостаточная устойчивость к растрескиванию стручка может привести к тому, что большое количество семян *B. napus* не будет собрано. В местах с плотной посадкой культур это, в частности, может привести к проблемам самосева сорняков в последующих культурах и ухудшению качества семян этих культур.

## **Раздел IX. Ссылки**

Bing, D.J., R.K. Downey and G.F.W. Rakow (1991) Potential of gene transfer among oilseed *Brassica* and their weedy relatives. GCIRC 1991 Congress, pp. 1022-1027.

Buzza, G.C. (1995) Plant breeding. In: *Brassica* oilseeds - Production and utilization. D.S. Kimber and D.I. McGregor, eds. Centre for Agriculture and Biosciences, pp. 153-176.

Chevre, A.M., M. Renard, F. Eber, P. Vallee, M. Deschamps et M.C. Kerlan (1992) Study of spontaneous hybridization between male-sterile rapeseed and weeds. 13th EUCARPIA Congress pp. 67-68.

Downey, R.K. and G. Robbelen (1989) *Brassica* species. In: Oil Crops of the World. G. Robbelen, R.K. Downey and A. Ashri, eds. McGraw-Hill, New York, pp. 339-362.

Eber, F., A.M. Chevre, A. Baranger, P. Vallee, X. Tanguy and M. Renard (1994) Spontaneous hybridization between a male sterile oilseed rape and two weeds. *Theor. Appl. Genet.* 88: 362-368.

Ellstrand, N.C., B. Devlin and D.L. Marshall (1989) Gene flow by pollen into small populations: data from experimental and natural stands of wild radish. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 86: 9044-9047.

Fernandez-Escobar, J., J. Dominguez, A. Martin and J.M. Fernandez-Martinez (1988) Genetics of the erucic acid content in interspecific hybrids of Ethiopian mustard (*Brassica carinata* Braun) and rapeseed (*B. napus* L.). *Plant Breeding* 100: 310-315.

Fernandez-Serrano, O., L.C. Alonso and J. Fernandez-Escobar (1991) Genetic transfer among cultivated polyploid *Brassica* species. Groupe Consultatif International de Recherche sur la Colza 8th International Rapeseed Congress 4: 1016-1021.

Frello, S., K.R. Hansen, J. Hensen and R.B. Jorgensen (1995) Inheritance of rapeseed (*Brassica napus*) specific RAPD markers and a trans-

gene in the cross *B. juncea* x (*B. juncea* x *B. napus*). Theor. Appl. Genet. 91: 236-241.

Harberd, D.J. and E.D. McArthur (1980) Meiotic analysis of some species and genus hybrids in the Brassicaceae. In: *Brassica* crops and wild allies. S. Tsunoda, K. Hinata and C. Gomez-Campo, eds. Japan Scientific Societies Press, Tokyo, pp. 65-67.

Heyn, F.W. (1977) Analysis of unreduced gametes in the Brassicaceae by crosses between species and ploidy levels. Z. Pflanzenzuchtg. 78: 13-30.

Huhn, M. and G. Rakow (1979) Einige experimentelle Ergebnisse zur Fremdfurchtungstrate bei Winterraps (*Brassica napus oleifera*) in Abhangigkeit von Sorte und Abstand. Z. Pflanzenzuchtg. 83: 289-307.

Johnston, S.A., T.P.M. den Nijs, S.J. Peloquin and R.E. Hanneman (1980) The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses. Theor. Appl. Genet. 57: 5-9.

Jorgensen, R.B. and B. Andersen (1994) Spontaneous hybridization between oilseed rape (*Brassica napus*) and weedy *B. campestris* (Brassicaceae): A risk of growing genetically modified oilseed rape. Amer. J. Bot. 81(12): 1620-1626.

Kerlan, M.C., A.M. Chevre, F. Eber, J. Botterman and W. de Greff (1991) Risk assessment of gene transfer from transgenic rapeseed to wild species in optimal conditions. International Congress on Rapeseed, Canada, 1991.

Klinger, T., P.E. Arriola and N.C. Ellstrand (1992) Crop-weed hybridization in radish (*Raphanus sativus*): effects of distance and population size. Amer. J. Bot. 79: 1431-1435.

Lefol, E., V. Danielou, H. Darmency, F. Boucher, J. Maillet and M. Renard. (1995) Gene dispersal from transgenic crops. 1. Growth of interspecific hybrids between oilseed rape and wild hoary mustard. Journal of Applied Ecology, 32, 4: 803-808.

Lefol, E. (1993) Risques de transfert interspecific d'un gene de colza transgenique. These de Doctorat, Universite de Paris-Sud, Centre d'Orsay [French, English abstract].

Lefol, E., V. Danielou, H. Darmency, M.-C. Kerlan, P. Vallee, A.M. Chevre, M. Renard and X. Reboud (1991) Escape of engineered genes from rapeseed to wild *Brassicaceae*. Proc. Brighton Crop Protection Conference: Weeds 3: 1049-1056.

Lefol, E., V. Danielou, H. Darmency, F. Boucher, J. Maillet and M. Renard (1995) Gene dispersal from transgenic crops. I. Growth of interspecific hybrids between oilseed rape and the wild hoary mustard. J. Appl. Ecol. 32: 803-808.

Levin, D.A. and H.W. Kerster (1969) The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. Evolution 23: 560-571.

McCartney, H.A. and M.E. Lacey (1991) Wind dispersal of pollen from crops of oilseed rape (*Brassica napus* L.). J. Aerosol Sci. 22: 467-477.

McNaughton, I.H. and C.I. Ross (1978) Inter-specific and inter-generic hybridization in the *Brassicaceae* with special emphasis on the improvement of forage crops. Fifty-Seventh Annual Report of the Scottish Plant Breeding Station, pp. 75-110.

Marquard, R. and K.C. Walker (1995) Environmental impact of rapeseed production. In: *Brassica* oilseeds - Production and utilization. D.S. Kimber and D.I. McGregor, eds. Centre for Agriculture and Biosciences, pp. 195-214.

Mesquida, J. and M. Renard (1982) Etude de la dispersion du pollen par le vent et de l'importance de la pollinisation anemophile chez le colza (*Brassica napus* L., var *oleifera* Metzger). Apidologie 13: 353-366.

Mikkelsen, T.R., J. Jensen and R.B. Jorgensen (1996) Inheritance of oilseed rape (*Brassica napus*) RAPD markers in a backcross progeny with *Brassica campestris*. Theor. Appl. Genet. 92: 492-497.

Morinaga, T. (1929) Interspecific hybridization in *Brassica*. II. The cytology of F1 hybrids of *B. cerna* and various other species with 10 chromosomes. Jap. J. Bot. 4: 277-289.

Morinaga, T. (1934) On the chromosome number of *Brassica juncea* and *Brassica napus*, on the hybrid between the two and on offspring line of the hybrid. Jap. J. Genet. [Japanese] 9: 161-163.

Muenschner, W.G. (1980) Weeds. Second Edition. Cornell University Press, Ithica and London: 586 pp. Munz, P.A. (1968) A Californian Flora. University of California Press, Berkeley and Los Angeles: 1681 pp.

Musil, A.F. (1950) Identification of Brassicas by seedling growth or later vegetative stages. USDA Circular 857. 26 pp.

Nishiyama, I. and N. Inomata (1966) Embryological studies on cross incompatibility between 2X and 4X in *Brassica*. Jap. J. Genet. 41: 27-42.

Olsson, G. (1955) Vindpollinerings hos korsblomstriga oljevaxter. Sveriges Utsadesforenings Tidskrift 65: 418-4122.

Prakash, S. and K. Hinata (1980) Taxonomy, cytogenetics and origin of crop Brassicas, a review. Opera. Bot. 55: 3-57.

Rakow, G. and D.L. Woods (1987) Outcrossing in rape and mustard under Saskatchewan prairie conditions. Can. J. Plant Sci. 67: 147-151.

Ringdahl, E.A., P.B.E. McVetty and J.L. Sernyk (1987) Intergeneric hybridization of *Diplotaxis* ssp. With *Brassica napus*: a source of new CMS systems? Can. J. Plant Sci. 67: 239-243.

Ripley, V.L. and P.G. Arnison (1990) Hybridization of *Sinapis alba* L. and *Brassica napus* L. via embryo rescue. Plant Breeding 104: 26-33.

Robbelen, G. (1966) Beobachtungen bei interspezifischen *Brassica* - Kreuzungen, insbesondere uber die Entstehung matromorpher F1 - Pflanzen. Angewandte Botanik [German, English summary] 39: 205-221.

Roemer, W. (1935) Fruchtbarkeits- und Vererbungsstudien bei *Brassica*-Artkreuzungen. Z. Pflanzenzuchtg [German] 20: 377-416.

Roy, N.N. (1980) Species crossability and early generation plant fertility in interspecific crosses of *Brassica*. SABRAO J. 12: 43-53.

Scheffler, J.A. and P.J. Dale (1994) Opportunities for gene transfer and origin of crop Brassicas, a review. Opera Bot. 55: 3-57.

Scheffler, J.A., R. Parkinson and P.J. Dale (1993) Frequency and distance of pollen dispersal from transgenic oilseed rape (*Brassica napus*). Transgenic Research 2: 356-364.

Scheffler, J.A., R. Parkinson and P.J. Dale (1995) Evaluating the effectiveness of isolation distances for field plots of oilseed rape (*Brassica napus*) using a herbicide-resistance transgene as a selectable marker. Plant Breeding 114: 317-321.

Sikka, S.M. (1940) Cytogenetics of *Brassica* hybrids and species. J. Genet. 40: 441-509.

Snogerup, S., M. Gustafsson and R. Von Bothmer (1990) *Brassica* sect. *Brassica* (Brassicaceae). 1. Taxonomy and Variation. Willdenowia 19: 271-365.

- Song, K. and T.C. Osborn (1992) Polyphyletic origins of *Brassica napus*: new evidence based on organelle and nuclear RFLP analyses. *Genome* 35: 992-1001.
- Stace, C.A. (1991) *New Flora of the British Isles*. Cambridge University Press.
- Timmons, A.M., E.T. O'Brien, Y.M. Charters, S.J. Dubbels and M.J. Wilkinson (1995) Assessing the risks of wind pollination from fields of *Brassica napus* ssp. *oleifera*. *Euphytica* 85: 417-423.
- Toxeopus, H., E.H. Oost and G. Reuling (1984) Current aspects of the taxonomy of cultivated *Brassica* species. The use of *B. rapa* L. versus *B. campestris* L. and a proposal for a new intraspecific classification of *B. rapa* L. *Crucifer Newsletter* 9: 55-57.
- U, N. (1935) Genomic analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Jpn. J. Bot.* 7: 389-452.
- U, N. and T. Nagamatu (1933) On the difference between *Brassica campestris* L. and *B. napus* L. In regard to fertility and natural crossing I. Fertility under different modes of pollination. *J. Imper. Agric. Stat. Nishigahara (Tokyo)* [Japanese, English summary] 2: 113-128.
- Warwick, S.I. and L.D. Black (1993) *Guide to the Wild Germplasm of Brassica and Allied Crops, Part III: Interspecific and intergeneric Hybridization in the Tribe Brassiceae (Cruciferae)*. Technical Bulletin 1993, 16E, Centre for Land and Biological Resources Research, Agriculture and Agri-Food Canada.
- Warwick, S.I. and A. Francis (1994) *Guide to the Wild Germplasm of Brassica and Allied Crops, Part V: Life History and Geographical Data for Wild Species in the Tribe Brassiceae (Cruciferae)*. Technical Bulletin 1994, Centre for Land and Biological Resources Research, Agriculture and Agri-Food Canada.
- Williams, I.H. (1984) The concentrations of air-borne rape pollen over a crop of oil-seed rape (*Brassica napus* L.). *J. Agric. Sci. Camb.* 103: 353-357.
- Williams, I.H., A.P. Martin and R.P. White (1987) The effect of insect pollination on plant development and seed production in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *J. Agric. Sci. Camb.* 109: 135-139.
- Yamagishi, H. and I. Takayanagi (1982) Cross-compatibility of Hakuran (artificially synthesized *Brassica napus*) with *Brassica* vegetables. *Cruciferae Newsl.* 7: 34-35.
- Дополнительные ссылки:**
- Alam, M., H. Ahmad, M.H. Quazi and H.I.T. Khawaja (1992) Cross compatibility studies within the genus *Brassica*. Amphidiploid combinations. *Sci. Khyber* 5: 89-92.
- Baranger, A. (1995) Evaluation en conditions naturelles des risques de flux d'un transgene d'un colza (*Brassica napus*) resistant a un herbicide a une espece adventice (*Raphanus raphanistrum*). These del'Universite de Paris Sud, Orsay No d'ordre 3668, 97 pp.
- Baranger, A., A.M. Chevre, F. Eber and M. Renard (1995) Effect of oilseed rape genotype on the spontaneous hybridization rate with a weedy species: an assessment of transgene dispersal. *Theor. Appl. Genet.* 91: 956-963.
- Chevre, A.M., F. Eber, A. Baranger, M.C. Kerlan, C. Primard, F. Vedel, M. Delseny and G. Pelletier (1994) Comparison of somatic and sexual *Brassica napus Sinapis alba* hybrids and their progeny by cytogenetical studies and molecular characterization. *Genome* 37(3): 367-374.
- Chevre, A.M., F. Eber, A. Baranger, M.C. Kerlan, P. Barret, P. Vallee and M. Renard (1996) Interspecific gene flow as a component of risk assessment for transgenic *Brassicaceae*. *Acta Horticulturae. In press.*
- Darmency, H., A. Fleury and E. Lefol (1995) Effect of transgenic release on weed biodiversity: oilseed rape and wild radish. *Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference – Weeds* 2: 433-438.
- Delourme, R., F. Eber and A.M. Chevre (1989) Intergeneric hybridization of *Diplotaxis erucoides* with *Brassica napus*. I. Cytogenetic analysis of F1 and BC1 progeny. *Euphytica* 41: 123-128.
- Ellerstrom, S. (1978) Species crosses and sterility in *Brassica* and *Raphanus*. *Cruciferae Newsletter* 3: 16-17.
- Fan, Z., W. Tai and B.R. Stefanson (1985) Male sterility in *Brassica napus* L. associated with an extra chromosome. *Can. J. Genet. Cytol.* 27: 467-471.
- Harberd, D.J. (1972) A contribution to the cytotaxonomy of *Brassica* (*Cruciferae*) and its allies. *Bot. J. Linn. Soc.* 65: 1-23.
- Harding, K. and P.S. Harris (1994) *Risk assessment of the release of genetically modified plants: a review*. Edited by Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London, 54 pp.
- Hojland, J.G. and G.S. Poulsen (1994) Five cultivated plant species: *Brassica napus* L. ssp. *napus* (Rape), *Medicago sativa* L. ssp. *sativa* (Lucerne/Alfalfa), *Pisum sativum* L. ssp. *sativum* (Pea), *Populus* L. ssp. (Poplars), *Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* (Potato). Dispersal, establishment and interactions with the environment. The National Forest and Nature Agency, Copenhagen, Denmark, 94 pp.
- Honna, S. and W.L. Summers (1976) Interspecific hybridization between *Brassica napus* L. (*Napobrassica* group) and *B. oleracea* L. (*Byotrytis* group). *Journal of the American Society for Horticultural Science* 101: 299-302.
- Inomata, N. (1988) Intergeneric hybridization between *Brassica napus* and *Sinapis arvensis* and their crossability. *Cruciferae Newsletter* 13: 22-23.
- Jandurova, O.M. and J. Dolezel (1995). Cytological study of interspecific hybrid between *Brassica campestris* x *B. hirta* (*Sinapis alba*). *Sex Plant Reprod.* 8: 37-43.
- Kerlan, M.C., A.M. Chevre, F. Eber, A. Baranger and M. Renard (1992) Risk assessment of outcrossing of transgenic rapeseed to related species: I. Interspecific hybrid production under optimal conditions with emphasis on pollination and fertilization. *Euphytica* 62: 145-153.
- Kerlan, M.C., A.M. Chevre and F. Eber (1993) Interspecific hybrids between a transgenic rapeseed (*Brassicaceae napus* L.) and related species: cytogenetical characterization and detection of the transgene. *Genome* 36: 1099-1106.
- Lefol, E., A. Fleury and H. Darmency (1996) Gene dispersal from transgenic crops. II. Hybridization between oilseed rape and the hoary mustard. *Sex. Plant Reprod. In press.*
- Mattson, B. (1988) Interspecific crosses within the genus *Brassica* and some related genera. *Sveriges Utsadesforenings Tidskrift* 98: 187-212.

Nishiyama, I., M. Sarashima and Y. Matsuzawa (1991) Critical discussion on arbotive interspecific crosses in *Brassica*. Plant Breeding 107: 288-302.

Salisbury, P. (1989) Potential utilization of wild crucifer germplasm in oilseed *Brassica* breeding. Proc. ARAB 7th Workshop, Toowoomba, Queensland, Australia, pp. 51-53.

Takeshita, M., M. Kato and S. Tokumasu (1980) Application of ovule culture to the production of intergeneric or interspecific hybrids in *Brassica* and *Raphanus*. Japanese Journal of Genetics 55: 373-387.

Thomas, P. (1994) Canola Growers Manual. Canola Council of Canada.

Warwick, S.I. (1993) Guide to the Wild Germplasm of *Brassica* and Allied Crops. Part IV: Wild Species in the Tribe Brassiceae (Cruciferae) as Sources of Agronomic Traits. Technical Bulletin 1993 – 17E, Centre for Land and Biological Resources Research, Agriculture and Agri-Food Canada.

Wojciechowski, A. (1985) Interspecific hybrids between *Brassica campestris* and *B. Oleracea* L. 1. Effectiveness of crossing, pollen tube growth, embryogenesis. Genetica Polonica 26: 423-436.

**Приложение:**

Другие орагнизмы	Взаимодействие с <i>B. napus</i>			
	Патоген	Симбионт или полезный организм	Консумент	Передача генов
<i>Albugo candida</i>	X			
<i>Alternaria spp</i>	X			
<i>Botrytis cinerea</i>	X			
<i>Erysiphe spp</i>	X			
<i>Leptosphaeria maculans</i>	X			
<i>Peronospora parasitica</i>	X			
<i>Plasmodiophora brassicae</i>	X			
<i>Pseudocercospora capsellae</i>	X			
<i>Pseudomonas sp</i>	X			
<i>Pyrenopeziza brassicae</i>	X			
<i>Pythium debarianum</i>	X			
<i>Rhizoctonia solani</i>	X			
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	X			
<i>Xanthomonas spp</i>	X			
<i>Verticillum dahliae</i>	X			
Микоризы		X		
Желтая микоплазма астры	X			
Вирус мозаики цветной капусты (CaMV)	X			
Вирус желтухи свеклы (BYVV)	X			
Вирус мозаики турнепса	X			
Почвенные микробы		X		
Земляные черви		X		
Листоеды			X	
Опыляющие насекомые		X	X	
Почвенные насекомые			X	
Травоядные животные (олень, заяц, кролик)			X	
Птицы			X	
Другие виды <i>Brassica napus</i>				X
<i>Brassica rapa</i>				X
<i>Brassica juncea</i>				X
<i>Brassica nigra</i>				X
<i>Raphanus raphanistrum</i>				X
<i>Erucastrum gallicum</i>				X
Другие				X