



ЛАНЬ®

• САНКТ-ПЕТЕРБУРГ •

• МОСКВА •

• КРАСНОДАР •

2013

Ю. Б. КОНОВАЛОВ, В. В. ПЫЛЬНЕВ,
Т. И. ХУПАЦАРИЯ, В. С. РУБЕЦ

ОБЩАЯ СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

ДОПУЩЕНО
УМО вузов РФ
по агрономическому образованию
в качестве учебника для студентов,
обучающихся по направлению 110400 —
«Агрономия»



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ • МОСКВА • КРАСНОДАР
2013

ББК 41.3я73
К 64

**Коновалов Ю. Б., Пыльнев В. В., Хупацария Т. И.,
Рубец В. С.**

К 64 Общая селекция растений: Учебник. — СПб.: Издательство «Лань», 2013. — 480 с.: ил. (+ вклейка, 16 с.). — (Учебники для вузов. Специальная литература).

ISBN 978-5-8114-1387-4

Рассмотрены общие вопросы селекции растений, а также особенности селекции отдельных групп культур (без деталей). Основное содержание учебника составляет селекционный процесс, который описан по возможности многосторонне: с биологических особенностей растений, требований методики опытного дела, технологичности, организации и экономики. Значительное внимание уделено перспективным направлениям селекции, а также ее «узким» местам и наиболее распространенным ошибкам. Приведены принципиальные положения использования селекционных технологий, их соответствие генетическим закономерностям.

При написании учебника авторы руководствовались собственным опытом многолетней селекционной работы, данными литературы и информацией, полученной от селекционеров.

Издание предназначено для студентов вузов, обучающихся по направлению «Агрономия», и магистров, обучающихся селекции растений, а также для тех, кто по роду своей деятельности сталкивается с вопросами селекции.

ББК 41.3я73

Рецензенты:

Е. В. МАМОНОВ — доктор сельскохозяйственных наук, профессор, зав. кафедрой селекции и семеноводства садовых растений РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева; **Т. П. КОБОЗЕВА** — доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры технологии производства продукции растениеводства Московского государственного агроинженерного университета им. В. П. Горячкина.

**Обложка
Е. А. ВЛАСОВА**

*Охраняется законом РФ об авторском праве.
Воспроизведение всей книги или любой ее части
запрещается без письменного разрешения издателя.
Любые попытки нарушения закона
будут преследоваться в судебном порядке.*

© Издательство «Лань», 2013
© Ю. Б. Коновалов, В. В. Пыльнев,
Т. И. Хупацария, В. С. Рубец, 2013
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ

В современном растениеводстве (включая полевые, овощные, плодово-ягодные, декоративные и даже некоторые лесные культуры) возделываются сорта и гибриды, все это продукты **селекции** — отрасли сельскохозяйственного производства. По разным источникам, селекция обеспечивает в настоящее время 25...40% роста урожайности, остальное приходится на долю технологии возделывания. Есть примеры и более значительного вклада селекции в рост урожайности. Так, введение короткостебельных сортов яровой пшеницы позволило увеличить урожайность этой культуры в Мексике в целом в 3 раза, а в некоторых штатах этой страны — в 7 раз.

Селекции доступны такие изменения качества продукции, которые не под силу агротехнике, например цветовой гаммы цветов декоративных культур, состава масла у масличных культур, улучшения хлебопекарных качеств муки у пшеницы, увеличения содержания веществ с лечебными свойствами у лекарственных растений и т. д.

Заметной становится и средообразующая роль селекции. Речь идет о накоплении в

почве доступных форм азота бобовыми культурами, поглощении радионуклидов из почвы после ее радиоактивного загрязнения, дренирующего действия некоторых древесных растений и т. д. Словом, все свойства наследственного характера могут быть изменены селекцией.

Значение квалифицированного специалиста-селекционера для успешного развития отрасли трудно переоценить. Такой специалист должен не только разбираться в технологии процесса создания сорта или гибрида, но и уметь выбирать наиболее эффективную селекционную технологию. Иными словами, он должен быть подготовлен как научный работник.

Подготовка научного работника-селекционера невозможна без знания им ряда фундаментальных и прикладных дисциплин: генетики, ботаники, физиологии растений, экологии, фитопатологии, энтомологии, основ сельскохозяйственного опытного дела, растениеводства, земледелия и ряда других, т. е. научный работник-селекционер должен иметь хорошую общебиологическую и агрономическую подготовку.

Общая селекция растений — дисциплина, охватывающая теоретические основы селекции сельскохозяйственных культур, дающая самые общие сведения о селекционной технологии, об организации отрасли. Селекционная работа ведется с растениями, сильно различающимися по биологическим особенностям: перекрестноопыляющимися, самоопылителями, вегетативно размножающимися, однолетними и многолетними. Задача курса общей селекции — дать то общее, что есть в селекционной работе с ними, а также рассмотреть особенности селекции отдельных групп культур, не вдаваясь в детали, которые излагаются в курсах частной селекции (например, селекции полевых, плодовых или овощных культур). Таким образом происходит подготовка к проработке этих более узкоспециализированных курсов. В широком смысле данный курс дает общий взгляд на селекцию как на эволюцию растений под руководством человека.

Стоит указать на некоторые особенности учебника. В частности, селекция рассматривается одновременно как

отрасль и наука. Самая существенная часть отрасли — селекционный процесс — это собственно и есть применение положений данной науки в практической деятельности. Его рассмотрение составляет основное содержание учебника. Однако заметное место уделено и перспективным поисковым направлениям, которые представляют собой развивающуюся часть науки. Некоторые из этих направлений еще не вошли в обычную селекционную практику, поскольку не являются бесспорными или не реализуются в силу определенных технических трудностей, или даже только намечены, но обещают в будущем существенно повысить эффективность селекции (состояние, в котором находится разработка того или иного направления, обязательно указывается).

Изложение селекционных технологий увязывается с генетическими закономерностями. Когда это необходимо, приводятся формулы или алгоритмы, позволяющие определить параметры успешного селекционного процесса.

Селекционный процесс описан по возможности многосторонне: с биологических позиций, требований методики опытного дела, технологичности, организации и экономики. Выделены наиболее важные места и определения. Положения селекционной технологии в основном подкреплены примерами, взятыми из практики.

Очевидно, что описать все разнообразие селекционных технологий невозможно, да и не нужно. В данном учебнике приведены принципиальные положения использования селекционных технологий. Но сами по себе, без примеров, эти положения существовать не могут, поэтому для каждой группы культур мы выбрали «базовую», с типичной для ее группы селекционной технологией. Представителем полевых культур выбрана пшеница, представителем овощных — томат, плодовых — яблоня. По мере необходимости для рассмотрения особенностей селекционной технологии привлекаются и другие культуры.

В учебнике приводятся исторические справки, имена наиболее известных селекционеров, названия выдающихся сортов и гибридов, самые крупные и результативные

селекционные учреждения, при этом авторы старались не замыкаться в узконациональных рамках.

Приоритет отдавался логике предмета, пониманию сути селекционных технологий. Большое внимание уделено «узким» местам селекции и наиболее распространенным ошибкам. Последнее очень важно: движение селекционного материала связано с закономерностями вариационной статистики, что селекционеры не всегда отчетливо себе представляют.

При написании учебника авторы руководствовались собственным опытом многолетней селекционной работы, данными литературы, информацией, полученной от селекционеров, и собственными наблюдениями во время многочисленных поездок по селекцентрам. В значительной степени основные положения учебника были проработаны при введении Ю. Б. Коноваловым специальности «Селекция и генетика сельскохозяйственных культур» и легли в основу курса «Общая селекция и сортоведение сельскохозяйственных культур», который он в течение ряда лет читал в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (ныне — Российском государственном аграрном университете — МСХА им. К. А. Тимирязева).

Отдельные главы учебника написали: «Селекция как наука», «История селекции», «Внутривидовая гибридизация», «Отдаленная гибридизация», «Мутагенез», «Полиплоидия», «Сортоведение», «Селекционный процесс», «Полевой опыт в селекции растений», «Селекционные оценки», «Годичный цикл селекционных работ», «Поддерживающая селекция» — профессор Ю. Б. Коновалов; «Предисловие», «Селекция как отрасль сельскохозяйственного производства», «Исходный материал для селекции», «Биотехнологические методы в селекции растений», «Модель сорта», «Государственное сортоиспытание» — профессора Ю. Б. Коновалов и В. В. Пыльнев; «Использование маркеров в селекции растений», «Словарь терминов» — профессор В. В. Пыльнев; «Отбор» — профессора Ю. Б. Коновалов и Т. И. Хупацария; «Создание гетерозисных гибридов» — профессор Т. И. Хупацария и доцент В. С. Рубец.

Учебник написан для студентов вузов, обучающихся по направлению «Агрономия», для подготовки как специалистов, так и бакалавров по профилю «Селекция и генетика растений» и магистров, обучающихся селекции растений, а также для тех, кто по роду своей деятельности сталкивается с вопросами селекции.

Авторы благодарны работникам селекционных учреждений, в которых побывали, за время и внимание, которое сотрудники им уделили. Это ВНИИ растениеводства, НИИСХ ЦРНЗ, Краснодарский НИИСХ, НИИСХ Юго-Востока, НИИСХ Северо-Востока, ВНИИ масличных культур, ВНИИ кормов, ВНИИ картофельного хозяйства, ВНИИ льна, ВНИИ селекции плодовых культур, ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур, ВНИИ риса, Башкирский НИИ земледелия и селекции, Курганский НИИСХ, Украинский НИИ растениеводства, селекции и генетики, ВСГИ (Всесоюзный селекционно-генетический институт, г. Одесса), Мироновский НИИ селекции и семеноводства пшеницы, Белорусский НИИ земледелия и селекции, Казахский НИИ земледелия, Ново-Садский университет (Сербия), НИИ ячменя, НИИ твердой пшеницы и хлопчатника (Болгария), Селекционная станция в Ступице (Чехословакия), Китайский институт растительных ресурсов, селекционная станция по сахарному тростнику на Кубе и другие научные учреждения, связанные с селекцией (названия учреждений даны на момент их посещения).

Авторы благодарны персонально Э. Д. Неттевичу, А. А. Гончаренко, Е. В. Лызлову, В. М. Шевцову, Е. Н. Седову, А. С. Новоселовой, И. М. Яшиной, Ю. М. Пучкову, А. Н. Зеленову, В. М. Пыльневу, Л. А. Беспаловой, Л. Г. Ильиной, А. И. Грабовцу и другим видным селекционерам, которые поделились с ними многолетним опытом работы.

Авторы желают всем, кто взялся за чтение учебника, успешного его освоения и успехов в деятельности, связанной с предметом. Они будут благодарны за любые критические замечания, которые помогут улучшить данное издание.

СЕЛЕКЦИЯ КАК НАУКА

Н. И. Вавилов впервые разделил понятие «селекция» на науку и отрасль, а также определил селекцию как искусство. Последнее возможно, если учитывать индивидуальную особенность селекционера и прежде всего его интуицию — какая комбинация скрещивания будет наиболее удачна, какие растения следует отобрать из гибридной (или иной) популяции и т. д. Понятно, что эта сторона селекции не может быть предметом изложения в учебнике.

1.1. ПРЕДМЕТ СЕЛЕКЦИИ

Селекция — прикладная наука, т. е. предметом ее изучения не являются фундаментальные законы. Она изучает закономерности, непосредственно используемые в практической деятельности человека. Предметом селекции является разработка методов создания сортов и гибридов. В нашем учебнике речь пойдет о селекции высших растений, хотя существует еще селекция животных и микроорганизмов.

Н. И. Вавилов отмечал комплексный характер селекции как научной дисципли-

ны. Она широко использует методы других наук, а также заимствует у них информацию с целью разработки новых сортов и гибридов. Основным здесь является изучение формообразовательных процессов в популяциях: селекционера интересуют наиболее ценные формы, которые возникают в результате этих процессов при создании популяций (например, путем гибридизации) и изменении их состава в дальнейшем (например, в результате гибридного расщепления). Нужно отметить, что в селекции под популяцией понимается совокупность различных генотипов (генетическое разнообразие).

1.2. МЕТОД СЕЛЕКЦИИ

Основным и специфическим методом селекции является отбор. Именно с его помощью можно изучать формообразовательный процесс в популяциях, выделяя интересующие селекционера растения и изучая их потомство.

Однако в селекции используются и другие методы, характерные для различных наук, для создания популяций, отбора определенных растений и изучения их потомств. Например, широко применяются скрещивания, которые обязательно входят в генетический анализ. Поэтому можно считать, что гибридизация в равной мере является как методом генетики, так и методом селекции.

В иных случаях методы селекции являются напрямую заимствованными у других наук. Так, при оценке потомств отобранных растений используются методы вариационной статистики, потому что только с их помощью можно решить, имеются ли наследственные различия между селекционными образцами или их следует отнести на счет неконтролируемых различий в условиях выращивания, т. е. считать модификациями. Методики полевого опыта, лабораторных анализов продукции растений, методы заражения селекционного материала болезнями с целью определения их устойчивости и сама процедура оценки устойчивости и многое другое — все это заимствования из смежных областей знания.

1.3. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Теоретической основой селекции является **генетика** — наука о наследственности и изменчивости. Именно эти два свойства больше всего интересуют селекционера, ведь ему необходимо добиться определенных наследственных изменений, а затем сохранить их у потомства. Выше говорилось о значении для селекции формообразовательных процессов, которые происходят в популяциях. Теоретическую основу здесь составляет раздел генетики — генетика популяций, тесно связанная с теорией эволюции, которая как наука возникла благодаря работам Ч. Дарвина. Развиваясь, она приобретала все более основательное генетическое содержание и в современном виде также является теоретической основой селекции. Происхождение видов по Ч. Дарвину связано с наследственностью, изменчивостью и отбором, то же самое можно сказать и о происхождении сортов и гибридов. Не случайно Н. И. Вавилов считал, что «селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека» [3, с. 33]. А для Ч. Дарвина селекция, которая велась в его время, послужила своеобразной моделью процессов эволюции, совершающихся в неизмеримо более крупном масштабе в природе.

Связь селекции с генетикой и теорией эволюции определяет грань между селекцией как наукой и селекцией как искусством. Научная селекция началась с возникновения этой связи: до этого селекция была чистой эмпирикой и успех в селекционной работе во многом зависел от интуиции (искусства) селекционера. Интуиция играет немалую роль и сегодня, что объясняется недостаточностью научных знаний. Но селекция как искусство все более уступает селекции как науке. Современный селекционер знает, что отбор из первого гибридного поколения у самоопыляющихся культур, если родители гомозиготны, бессмыслен; что с браковкой в этом поколении следует подождать, если желаемый признак определяется рецессивным аллелем; что не всякое изменение признаков, имеющих сложную генетическую природу, наследуется

и т. д. Это относительно простые примеры применения в селекционной работе генетических знаний. Есть и более сложные. Уместна такая аналогия: если простой деревенский дом мог построить достаточно опытный плотник, то для строительства современного высотного здания необходимы специальные инженерные знания. Многие современные селекционные программы можно осуществить, только вооружившись теорией селекции, основанной на генетических закономерностях.

1.4. СВЯЗЬ СЕЛЕКЦИИ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

Связь селекции с другими науками, как фундаментальными, так и прикладными, не менее очевидна. Выше уже говорилось о методах и информации, заимствованных селекцией из других наук.

Селекционер, исследуя характеристики исходного для селекции материала (т. е. форм растений, которые будут вовлечены в селекционный процесс), должен знать ботанику. Эти знания способствуют успеху гибридизации, а также помогут оценить популяции для отбора и описания созданных сортов при передаче их в государственное сортоиспытание.

Физиологические характеристики потребуются для оценки селекционного материала на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам (засухе, низким температурам и т. д.).

Знание биологии патогенов необходимо для грамотного ведения селекции: создания инфекционных фонов для выявления устойчивых форм и оценки устойчивости.

Знание метеорологии, климатологии и шире — экологии — окажется востребованным, так как сорт создается в определенных условиях и для определенных условий.

Невозможно представить себе селекционера, который не знал бы технологии выращивания и уборки сельскохозяйственных культур — растениеводства (овощеводства, плодоводства) и смежных с ним прикладных наук: земледелия, агрохимии и др.

Знание блока экономических дисциплин для селекционера обязательно, чтобы построить экономичный и вместе с тем эффективный селекционный процесс.

Часто невозможно провести границу между знаниями, которые принадлежат собственно селекции и другим наукам, настолько тесно они связаны с селекционными технологиями.

Таким образом, чтобы успешно вести селекцию, селекционер должен обладать обширными знаниями. Но не следует это понимать так, что его знания ботаники должны быть на уровне знаний профессионального ботаника, знания фитопатологии — на уровне знаний фитопатолога и т. д. Просто он должен иметь достаточно хорошую подготовку, чтобы взаимодействовать со специалистами, общаться с ними на их профессиональном языке.

Современный селекционный процесс обслуживают специалисты различного профиля: физиологи растений, фитопатологи, энтомологи, биохимики и др. Селекционер должен объединять их усилия, а для этого нужно в достаточной степени знать специфику их работы, как дирижеру оркестра — возможности каждого инструмента.

1.5.

СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО (СОРТОРАЗВЕДЕНИЕ)

Особое значение для селекции имеет семеноводство (для плодовых и ягодных культур — сорторазведение) — прикладная наука о размножении семян и посадочного материала, и связанное с ней семеноведение — наука о свойствах семян и методах их изучения.

Сорт только тогда имеет хозяйственное значение, когда он размножен для посева (посадки) на достаточно больших площадях. Таким образом, семеноводство является продолжением деятельности селекционера. Селекционер выступает в роли семеновода в самом начале размножения сорта (первичное семеноводство), это связано с работой по сохранению (поддержанию) сорта, а иногда и по его улучшению. В первичном семеноводстве, как и в селекции, ключевую роль играет отбор. Поэтому на Западе

его именуют «поддерживающей селекцией», что, в общем, более точно.

Нередко селекционер наряду со специалистом-семеноводом принимает участие и в производственном (в больших масштабах) размножении сорта.

Таким образом, селекция — прикладная комплексная дисциплина, теоретической основой которой являются генетика и теория эволюции, имеющая целью разработку методов создания сортов и гибридов, использующая специфический для нее метод отбора, а также методы и информацию, заимствованные у других наук.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Чем занимается селекция как наука? Ее предмет и методы.
2. Что понимается под популяцией в селекции растений?
3. Генетика и теория эволюции Ч. Дарвина — теоретические основы селекции как науки.
4. Связь селекции с другими фундаментальными и прикладными науками.
5. Связь селекции и семеноводства. Первичное семеноводство как продолжение деятельности селекционера.

СЕЛЕКЦИЯ КАК ОТРАСЛЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ПРОИЗВОДСТВА

Селекция как отрасль представляет собой совокупность селекционных учреждений разных форм собственности, а также структур, обслуживающих селекцию (в том числе управленческих и контролирующих). В отрасли имеется земельный фонд, кадры, постройки, машины, оборудование и приборы.

Можно выделить три части отрасли селекции:

- собственно селекционные учреждения;
- ресурсное подразделение отрасли;
- независимое от селекционных учреждений государственное испытание.

Селекционные учреждения и предприятия могут быть государственными и частными. В России они преимущественно принадлежат государству и относятся к Российской академии сельскохозяйственных наук (РАСХН); аналогичная ситуация в Китае и Швейцарии. В других странах представлены частными фирмами. Хотя в настоящее время в России и странах СНГ имеется целый ряд частных сельскохозяйственных учреждений: «Манул», «Гавриш», «Россий-

ская гибридная индустрия», «Белселект» и т. д. В селекционной работе, особенно это касается декоративных и малораспространенных культур, часто заметную роль играют частные лица.

Таким образом, финансирование селекционной работы может происходить из разных источников.

2.1. ВИДЫ СЕЛЕКЦИОННЫХ УЧРЕЖДЕНИЙ

В качестве селекционных учреждений выступают научно-исследовательские институты, селекционные станции, селекционные подразделения университетов и сельскохозяйственных вузов, фирмы разных видов собственности. Большинство из этих структур носит национальный характер, но есть и международные. Так, в России одним из самых крупных селекционных учреждений является Краснодарский НИИСХ. Известны своими селекционными работами крупные научно-исследовательские институты НИИСХ Юго-Востока, Московский НИИСХ «Немчиновка», Северо-Восточный НИИСХ, ВНИИ ССОК, ВНИИ ЗБК и многие другие.

Успешно ведет селекцию ряда культур РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева, селекцию овса — Нарымская селекционная станция, чечевицы — Петровская станция, нута — Волгоградский государственный аграрный университет.

За рубежом имеется ряд очень известных селекционных учреждений: Свалефская селекционная станция (Швеция), фирма Вильморенов (Франция), институт Стампелли (Италия), институт в Кромержиже (Чехия), Ново-Садский университет (Сербия), университеты в США и Канаде.

Большой известностью пользуются международные селекционные центры: Международный центр по улучшению пшеницы, кукурузы и тритикале (CIMMYT) в Мексике, Международный исследовательский институт риса (IRRI) на Филиппинах, Международный центр агрономических исследований для аридных зон (ICARDA) в Сирии, Международный институт тропического земледелия (ИТА) в Нигерии и др.

2.1.1. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ЦЕНТРЫ И ПРИНЦИПЫ ИХ ОРГАНИЗАЦИИ

Селекционный центр по растениеводству является научным объединением, осуществляющим исследования по селекции какой-либо культуры или группы культур. В его состав, сохраняя юридическую самостоятельность, могут входить научные учреждения, вузы, предприятия и хозяйства.

В России селекционные центры в современном виде были созданы в 1960-х гг. В настоящее время в России существует 42 селекционных центра. В основном селекционные центры находятся в составе крупных научно-исследовательских институтов сельскохозяйственного профиля. Однако есть и самостоятельные специализированные селекционные центры, например ВНИИ ССОК — Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур.

Если селекционный центр находится в составе НИИ, то он представляет собой объединение подразделений института — отделов и лабораторий, занимающихся селекцией или ее обслуживающих. Это могут быть отделы и лаборатории, непосредственно ведущие селекцию какой-либо культуры или группы сходных культур (например, зернобобовых), а также отделы (лаборатории) генетики, биохимии, технологическая лаборатория, ведущая хлебо-



Рис. 2.1

ВНИИ кормов — селекционный центр по кормовым травам

пекарную оценку или оценивающая крупяные или пивоваренные качества и т. д (рис. 2.1).

Аналогична структура чисто селекционных (селекционно-генетических, селекционно-семеноводческих учреждений), а также ресурсных и контролирующих учреждений отрасли, где часто имеются и некоторые специфические подразделения. Число отделов и лабораторий (последние могут быть в составе отделов или существовать самостоятельно) зависит от величины учреждения и стоящих перед селекцией задач. Так, в Краснодарском НИИСХ селекцией озимой пшеницы занимаются в семи группах отдела селекции пшеницы и тритикале. В Московском НИИСХ «Немчиновка» селекцией озимой пшеницы — сотрудники одной лаборатории. Во Владимирском НИИСХ одна лаборатория ведет селекцию озимой пшеницы, озимой ржи и тритикале.

Селекционные центры, как уже было сказано выше, построены по принципу концентрации кадров, техники и оборудования. При их организации учитывается также зональность, специализация и интеграция.

Учет зональности означает, что селекционный центр работает (создает сорта) для определенного региона: Краснодарский — для Кубани, Северо-Восточный НИИСХ — для Волго-Вятского региона и т. д. Это связано, конечно, не с административными границами, а с почвенно-климатическими условиями. Действует принцип типичности: результаты эксперимента (а селекционный процесс есть цепь экспериментов), в котором выявляются наилучшие варианты (сорта), подтверждаются в тех условиях, в которых эксперимент проводился. Однако имеются случаи, когда сорт, созданный в одном регионе, показывает наилучшие результаты в другом. Это может быть следствием нетипичных для региона условий, в которых проводились испытания селекционных образцов (нетипичная погода), результатов экологических испытаний (т. е. испытаний в других регионах) или же просто ошибкой в оценке образца.

Регион может быть очень обширным в том случае, если сорта селектируемой культуры не предъявляют слишком

узких требований к почвенно-климатическим условиям (некоторые плодово-ягодные, овощные и декоративные культуры), а также в случае, если возделывание предполагается в условиях закрытого грунта. В крупных международных селекционных центрах принцип зональности осуществляется испытанием селекционных материалов в разных регионах.

Принцип специализации означает, что селекционный центр специализируется на селекции определенных культур или группы культур, сходных по хозяйственному использованию или биологическим особенностям. Так, Краснодарский НИИСХ ведет селекцию озимой и яровой пшеницы, ячменя, овса, кормовых трав и кукурузы. В других случаях принцип специализации выражен более определенно. В том же Краснодаре расположены два специализированных селекцентра: ВНИИ риса и ВНИИ масличных культур.

Примерами специализированных селекцентров могут служить также ВНИИ кормов, который ведет селекцию кормовых культур, ВНИИ зернобобовых и крупяных культур, ВНИИ ССОК (овощные культуры), ВНИИ селекции плодовых культур.

Иногда селекционный центр специализируется на селекции очень немногих культур: СИММУТ — на селекции пшеницы и кукурузы, Болгарский селекцентр — сортов твердой пшеницы и хлопчатника, Донской селекцентр — пшеницы, ячменя и сорго.

Крайняя степень специализации — селекция одной культуры (в комплексе с технологией ее возделывания, экономическими и другими вопросами). Примерами могут служить ВНИИ картофельного хозяйства, ВНИИ льна, ВНИИ рапса в России, Международный исследовательский институт риса, Международный центр картофеля в Нидерландах.

Принцип интеграции заключается в совместной работе селекционных учреждений по определенной программе. Это может быть равноправное партнерство, или одно из учреждений может являться головным и координировать всю работу. В России все селекционные учреждения,

находящиеся в зоне селекцентра, должны работать под его методическим руководством, для чего практикуются ежегодные отчетные конференции. Но на практике эта система часто не реализуется: положение селекционного учреждения в иерархии определяется эффективностью его работы. Однако примеры эффективной координации селекционных работ имеются. Так, Московский НИИСХ «Немчиновка» руководит селекционной работой с озимой пшеницей во Владимирском НИИСХ и на Рязанской опытной станции. Кроме того, существует кураторство селекции наиболее важных культур в масштабах страны. Куратором является наиболее авторитетный селекционер, работающий с данной культурой. Естественно, что вся эта система работает в рамках исключительно государственных селекционных учреждений.

Эффективной формой интеграции является совместная работа селекционных учреждений по решению важной селекционной проблемы — работа по целевой программе. После ее решения совместная работа прекращается. Примеры: программа «Север» — создание холодостойких гибридов кукурузы, «Тенакс» — неосыпающихся сортов гороха.

Часто селекционные учреждения сотрудничают друг с другом в международных рамках. Так, Московский НИИСХ «Немчиновка» тесно контактирует с селекционерами ФРГ по созданию гибридов ржи; Англия и Франция участвуют в совместной программе по созданию сортов люпина с высоким содержанием белка и жира.

Селекция является отраслью, в которой международное сотрудничество очень эффективно: это и обмен исходным материалом для селекции, и испытания отобранного материала в различных регионах земного шара, и учет экологической обстановки в разных странах. Последнее важно для селекции на устойчивость к болезням и вредителям, поскольку возбудители болезней и вредители могут мигрировать на большие расстояния. Успех селекции на устойчивость к облигатным патогенам (обязательным патогенам, т. е. неспособным жить вне растения-хозяина и имеющим сложный расовый состав) связан

с мониторингом расового состава. Это желательно проводить не только в России, но и в других странах, с тем чтобы заблаговременно вводить в селекционный процесс гены устойчивости против рас, представляющих потенциальную опасность.

2.2.

ВНИИР — РЕСУРСНОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ОТРАСЛИ В РОССИИ (СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ)

Ресурсное подразделение отрасли представлено учреждениями, функция которых заключается в мобилизации растительных ресурсов, — это сбор коллекций растительных форм, изучение, сохранение и вовлечение в селекционную работу путем передачи их селекционным учреждениям.

Сбор различных образцов растений осуществляется путем экспедиций, обменом между различными учреждениями и другими способами.

Изучение ведется в различных зонах, соответствующих биологическим особенностям той или другой формы, с целью выяснения ценности материала (урожайности, устойчивости к болезням, присутствия каких-то ценных генов и т. д.).

Задача сохранения коллекций вытекает из ограниченности жизненного цикла во многих случаях одним годом. Материал приходится пересевать, так как семена с течением времени утрачивают жизнеспособность. Чтобы делать это как можно реже, хранение семян осуществляют в специальных режимах — при низкой температуре и определенной влажности воздуха. Образцы семян — национальное богатство, поэтому крупные хранилища часто имеют статус национальных.

Распространение коллекционных материалов для работы с ними в селекционных учреждениях происходит различными путями, но непременно элементом этой работы является информация о свойствах образцов, которыми располагает ресурсное учреждение.

В России центром мобилизации растительных ресурсов является ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова,

расположенный в Санкт-Петербурге (больше известный по аббревиатуре ВИР). Для того чтобы изучать и поддерживать коллекционные образцы, ВНИИ растениеводства имеет сеть опытных станций, расположенных в различных климатических зонах, а также на договорной основе ведет работу на станциях, расположенных в бывших республиках СССР. Так обеспечивается использование коллекционного материала из стран, расположенных в различных климатических поясах.

ВИР имеет также национальное хранилище семян на Кубани (на опытной станции «Отрада Кубанская»).

Структура ВИРа, как уже отмечалось, построена по тому же принципу, что и селекционные центры, т. е. состоит из отделов по культурам или группам культур. Отличие касается обслуживающих подразделений: они более многочисленны в сравнении с аналогичными отделами и лабораториями российских селекционных центров. Имеется также специфический для ресурсного учреждения отдел — отдел интродукции.

Информация о свойствах образцов, которыми располагает ВИР, дается в виде каталогов. Эти каталоги часто строятся по тематическому принципу, например «Образцы пшеницы с высокими хлебопекарными качествами».

ВИР проводит периодические семинары по какой-либо культуре на одной из станций, где представлен максимально возможный набор образцов, чтобы селекционеры имели возможность ознакомиться с исходным материалом для селекции в полевых условиях.

В стремлении сократить время до включения ценных образцов в селекционный процесс крупные селекционные учреждения организовали свои ресурсные отделы и лаборатории по важнейшим культурам и свои карантинные питомники с целью напрямую получать материал из-за границы. Такие подразделения имеют ВНИИ кормов, Краснодарский НИИСХ, ВНИИ льна, ВНИИ ССОК. По сути коллекции институтов являются неотъемлемой частью национального генетического банка растительных ресурсов, который курирует ВИР. Принципиальное отличие коллекций ВИРа от коллекций селекционных учреждений

закключается в том, что последние представлены образцами, непосредственно вовлекаемыми в селекционную работу, в то время как коллекции ВИРа более обширны и содержат образцы, которые, возможно, будут использованы в будущем. Таким образом, здесь представлен, насколько это возможно, весь потенциал данной культуры, и ВИР занимается не только селекцией, но и систематизацией культурной флоры, т. е. ботанической. Похожую работу проводит, в частности, и ВНИИ льна, поэтому его коллекция имеет статус национальной.

2.3.

ГОСУДАРСТВЕННАЯ КОМИССИЯ РФ ПО ИСПЫТАНИЮ И ОХРАНЕ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ. ЕЕ СТРУКТУРА И ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ

Подразделением отрасли селекции, которое проводит конкурс сортов и гибридов, созданных различными селекционными учреждениями, и дает рекомендации относительно регионов, где их целесообразно возделывать, в России является Государственная комиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений (Госсорткомиссия). Ее функции:

- испытание новых сортов и гибридов на хозяйственную полезность;
- экспертиза сортов на охраноспособность;
- ведение Государственного реестра охраняемых селекционных достижений и Государственного реестра селекционных достижений, допущенных к использованию.

Госсорткомиссия, помимо центрального аппарата, имеет сеть станций и сортоучастков, охватывающих все почвенное разнообразие почвенно-климатических зон области, региона, страны в целом. В нее входят 61 инспектура, 10 госсортстанций (ГСС), 573 госсортоучастка (ГСУ). В сеть включены 19 республик, 6 краев и 49 областей России. В состав Госсорткомиссии входят также Всероссийский центр и 8 зональных лабораторий по оценке качества сортов сельскохозяйственных культур.

Административное и методическое руководство работой сортоучастков на территории области проводит областная инспектура (филиал) Государственной комиссии по испытанию и охране селекционных достижений во главе с инспектором. Они подчиняются непосредственно республиканской Государственной комиссии по испытанию и охране селекционных достижений.

Все сортоучастки по характеру своей работы делятся на сортоучастки:

- полевых культур (неорошаемые и орошаемые);
- овощных культур;
- субтропических культур (неорошаемые и орошаемые);
- специальные (фитопатологические и энтомологические).

Существуют также комплексные госсортстанции и госсортоучастки, где проводится испытание групп культур.

Сортоиспытательные станции имеют свою производственную базу. Госсортоучастки могут быть на арендной основе или функционировать как самостоятельные предприятия.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Каковы основные составляющие селекции как отрасли?
2. Назовите основные виды селекционных учреждений.
3. Что такое селекционные центры, каковы основные принципы их организации?
4. Какова структура ВНИИР им. Н. И. Вавилова и его основные функции?
5. Роль ВНИИР им. Н. И. Вавилова в мобилизации исходного материала для селекции.
6. Назовите основные способы сохранения живого исходного материала во ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова.
7. Опишите структуру Государственной комиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений.
8. Каковы основные функции Государственной комиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений?
9. Что такое охраноспособность сорта, каковы ее основные критерии?
10. Для чего существуют госсортоучастки и госсортстанции? Их функции.

ИСТОРИЯ СЕЛЕКЦИИ

Селекция растений началась примерно 20 тыс. лет назад одновременно с переходом человека от охоты и собирательства к возделыванию полезных растений. В сравнении с возникновением жизни на планете (3...3,5 млн лет тому назад) и возникновением человека разумного как вида (по одной из гипотез — около 200 тыс. лет назад) это очень небольшой срок. Указанное время основано на данных археологии о нахождении семян культурных растений в определенных культурных слоях земной коры, определении давности этих слоев радиоуглеродным методом и представлении о том, что начало земледелия является и началом селекции древними земледельцами. В градации палеонтологического времени это период позднего палеолита кайнозойской эры.

3.1. ПЕРВИЧНЫЕ И ВТОРИЧНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Одомашнивание (доместикация) растений по Н. И. Вавилову происходила двумя путями, в соответствии с которыми все культуры разделяются на первичные и вторичные.

Первичные растения вошли в культуру прямо из дикой флоры. Ими стали растения, чаще селившиеся вблизи жилищ человека, поскольку деятельность последнего приводила к локальным изменениям экологической обстановки: уничтожалась древесная растительность, накапливалось органическое вещество в почве и т. д.

Вторичные растения вошли в культуру из посевов первичных, когда земледелие уже достигло определенного развития. Первоначально они являлись сорняками, но в определенных условиях вытесняли культурные растения. Древний земледелец обнаруживал, что они сами могут являться объектом культуры. Классический пример такого растения — рожь. Как проходило окультуривание ржи, можно увидеть и в настоящее время. По мере подъема местности на Памире и в Тянь-Шане (согласно наблюдениям Н. И. Вавилова) в посевах пшеницы все чаще встречается рожь. Наконец пшеничные поля просто заменяются полями ржи, поскольку в этих условиях пшеницу возделывать рискованно — она сильно уступает ржи по устойчивости к неблагоприятным абиотическим факторам среды. Если проследить за соотношением этих культур в широтном направлении, то также видно, что рожь распространяется дальше на север, чем пшеница. Также можно смоделировать данный процесс: добавить к семенам пшеницы небольшое количество семян ржи и пересеивать эту смесь в течение нескольких лет. Очень скоро вместо пшеницы окажется так называемая суржа (пшеница и рожь примерно в одинаковом количестве), а затем — почти чистая рожь.

Вторичных культур немного, к ним предположительно относят рожь, овес, коноплю, канатник, кориандр и др.

Самыми древними культурами считают полбу, ячмень, просо, фасоль, картофель, виноград, абрикос, маслину, финиковую пальму, кокос, банан, лук, перец. Несколько позже были окультурены голозерные виды пшеницы, кукуруза, рис, овес, соя, горох, подсолнечник, сахарный тростник, дыня, арбуз, чай, какао, яблоня, груша. Уже в неолите, как считают, к этому списку добавили томат, баклажаны, огурец, кочанную капусту. Конечно, это далеко

не полный перечень, поскольку окультуренных и достаточно широко распространенных видов культур насчитывается около 1500, из них наиболее важных — примерно 250, и все они за немногим исключением были введены в культуру древними земледельцами и ими же селектировались.

3.2. ЭТАПЫ ИСТОРИИ СЕЛЕКЦИИ ПО Н. И. ВАВИЛОВУ

Н. И. Вавилов разделил всю историю селекции на четыре этапа:

- 1) примитивная;
- 2) народная;
- 3) промышленная;
- 4) научная.

Для каждого этапа характерны специфические методы, организация и степень использования научных знаний.

3.2.1. ПРИМИТИВНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Первый этап — примитивная селекция — осуществлялся древним земледельцем, который использовал бессознательный нецеленаправленный отбор, успеху которого в некоторых случаях сильно способствовал естественный отбор (создание неосыпающихся пшениц, высушающих прямо на дереве абрикосов, о чем будет сказано далее). Это был, надо полагать, массовый отбор, т. е. семена отобранных растений не высевали как потомства отдельных растений (индивидуальный отбор), предпочитая наиболее крупные семена, а также наиболее крупные растения. При этом могла изменяться генотипическая структура популяции.

В этот период произошло становление практически всех сельскохозяйственных культур. В целом были достигнуты впечатляющие результаты, несмотря на полное отсутствие научных знаний. Это объясняется тем, что примитивная селекция продолжалась очень долго и отбор мог

существенно изменить первоначальные формы. Кроме того, в дикой природе существовали виды растений, которые сами по себе представляли практически готовую для возделывания сельскохозяйственную культуру. В предгорьях Памира и Тянь-Шаня есть целые массивы дикорастущей яблони, в которых встречаются деревья с плодами хороших вкусовых качеств. То же самое можно сказать об алыче и абрикосе на Кавказе, лещине (лесном орехе), диком виде ячменя *H. spontaneum*, диких видах пшеницы, ряде овощных культур.

Значение периода примитивной селекции для современного земледелия огромно. Именно тогда были созданы все, за немногим исключением, важные сельскохозяйственные культуры. Позднее этот перечень вырос незначительно, в него вошли кормовые травы, хинное дерево, каучуконосная гевея, сахарная свекла, лекарственные и декоративные растения. Иногда известна и история создания этих культур. Так, сахарная свекла была введена в культуру в качестве замены сахарного тростника, когда сахар перестал поступать в Европу в результате континентальной блокады, установленной Наполеоном.

В наше время также окультуриваются некоторые растения, но их очень немного: амарант (родственник обыкновенной щирицы), клевер средний, сильфия пронзеннолистная, борщевик Сосновского и др. Они не только обладают хозяйственно полезными свойствами, но также имеют множество недостатков, которые селекция должна устранить. Последнее обстоятельство свидетельствует о трудностях, с которыми столкнулся древний земледелец на пути окультуривания.

На первом этапе селекции некоторые культуры были доведены практически до совершенства, были созданы уникальные формы. Так, в Перу известна кукуруза Куско, плоские зерна которой по величине сравнимы с рублевой монетой. На острове Сакуродзима в Японии выращивают огромных размеров редьку. Тыквы Перу и люцерны Средней Азии также относятся к уникальным формам. В Таджикистане предками современных таджиков согдами созданы абрикосы, плоды которых не опадают, а прямо

на дереве превращаются в готовый сушеный продукт — урюк. В Казахстане известны ригидные пшеницы, отселектированные полукочевым населением этих мест. Зерна, плотно заключенные в цветковые чешуи, не осыпаются, и уборку можно вести с большим опозданием.

3.2.2. НАРОДНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Провести четкую границу между этапом примитивной селекции и этапом народной невозможно: один плавно перешел в другой.

Народной селекцией занимались крестьяне. Как и при примитивной селекции, никакой организации работы не существовало. Единственным методом был массовый отбор (нельзя исключать и случаи индивидуального отбора, но, естественно, его последствия никак не осмысливались). На этом этапе уже была известна техника прививки и другие способы вегетативного размножения. Поэтому у плодовых применялся клоновый отбор (потомство одного растения размножалось вегетативно), в известной мере равнозначный индивидуальному. На этом этапе были созданы сорта народной селекции, т. е. культуры дифференцировались на сорта.

Сорта народной селекции были созданы во всех земледельческих странах. На них длительное время основывалось земледелие. Впоследствии они послужили материалом, на основе которого были созданы первые селекционные сорта. В России это были сорта мягкой яровой пшеницы Полтавка, мягкой озимой пшеницы Крымка местная, Белотурка, Кособрюховка, Вязниковская местная, Мильтурум перерод, а также сорта яровой твердой пшеницы. Выдающимся достижением народной селекции являются непревзойденные по качеству волокна сорта льна-долгунца, называемые кряжами: Псковский, Солецкий, Удомльский, Порховский и др. Целые территории занимали и занимают «гнезда» сортов лука Стригуновский, Мячковский, Даниловский. У яблони известны сорта народной селекции Антоновка, Боровинка, Коробовка; сорта вишни Владимирская, Шубинская.

3.2.3. ПРОМЫШЛЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Самый важный признак промышленной селекции — становление селекции как отрасли: возникают селекционные учреждения в виде селекционно-семеноводческих фирм, появляются специалисты, для которых селекция становится основным занятием, а также специальное оборудование — первоначально примитивное, но постепенно совершенствующееся. Важной характеристикой этапа является также разработка более совершенных, чем массовый отбор, методов селекции. Эти методы разрабатывались чисто эмпирически. Теоретический фундамент отсутствовал, поскольку науки о наследственности и изменчивости — генетики — не существовало. Хотя в основе эти методы имели генетические закономерности, так же как и простой отбор в первые периоды селекции, иначе они не давали бы желаемых результатов.

Первым селекционным учреждением стала фирма Вильморонов (Франция, во Верьере под Парижем), основанная Филиппом Виктуаром Вильмороном совместно с П. Андриё в 1774 г. Затем появились и другие, например Кляйнваццлебен (Германия), Свалёфская селекционная станция (Швеция). Последняя сыграла важную роль в развитии селекции как в мире, так и в России и стала образцом при создании многих селекционных учреждений. Интересно, что Свалёфская селекционная станция была создана как кооперативное предприятие шведских крестьян. Позднее появились и селекционные учреждения в составе крупных университетов, в том числе в Оксфорде и Кембридже.

Создание селекционных фирм и быстрое развитие селекционных работ отвечало новой общественной формации — капитализму — и развитию товарно-денежных отношений. Стали появляться хозяйства, выращивающие продукцию для рынка. Они нуждались в более совершенных формах растений, чем те, которыми обходилось крестьянское натуральное хозяйство.

Среди новых методов, которые стали широко применяться в селекции и обусловили быстрый прогресс селекционной работы, следует назвать два:

- индивидуальный отбор;
- гибридизация как способ создания популяций для отбора.

Индивидуальный отбор, т. е. посев потомств отобранных растений не в виде смеси, как это делается при массовом отборе, а отдельно, позволяет проконтролировать правильность выбора и сразу выделяет потомства, которые в перспективе могут стать сортами. Он был предложен практически одновременно тремя учеными-селекционерами: Луи Вильмореном (Франция), Яльмаром Нильсоном (Швеция) и Патриком Шериффом (Англия) для самоопыляющихся культур. Галлет применил многократный индивидуальный отбор, равнозначный современному методу педигри, который позволяет получить чистые линии (тогда этого понятия еще не существовало). Позднее индивидуальный отбор был применен и в селекции перекрестников Л. Вильмореном на сахарной свекле.

Что касается гибридизации, то известны работы англичанина Гертнера, который, работая с плодовыми культурами, скрестил около 700 различных сортов. Большую работу по гибридизации провел англичанин Т. Найт, который работал со многими культурами: картофелем, земляникой, сливой, вишней, яблоней, грушей, горохом. Также отметил явление доминирования, однако генетический смысл этого явления им не был понят.

В конце периода промышленной селекции начались работы и по отдаленной гибридизации. И. В. Мичурин в России и Л. Бербанк в США стали применять ее в широких масштабах в селекции плодовых культур. Так, Мичурин получил новые сорта яблони: Пеппин шафранный, Кандиль-китайка, Бельфлер-китайка от скрещивания лучших южных сортов с китайской яблоней. Он широко использовал в скрещиваниях яблоню Недзведцкого (*Malus niedzwetzkyana*). Эта яблоня имеет красномясые плоды, что отчасти наследуется гибридами. Мичуриным были получены разные формы церападусов — гибридов вишни с

черемухой. Л. Бербанк вывел гибрид сливы и абрикоса, кактус и ежевику без шипов, ряд первоклассных сортов сливы, в том числе сливу без косточек, оригинальные сорта декоративных культур, выдающийся сорт картофеля Бербанк и другие ценные сорта различных культур. Эти два выдающихся селекционера сыграли важную роль в развитии селекции растений, особенно плодовых культур. Ряд сортов, выведенных ими, возделываются и в настоящее время.

В этот период работали и другие известные селекционеры, создавшие сорта культурных растений, которые имели большое значение для сельского хозяйства тех лет, а в качестве родительских форм вошли в родословную современных сортов. Так, немецкий селекционер фон Лохов за очень короткий срок (14 лет) создал знаменитую петкусскую рожь с крупным плотным колосом. Американец Ч. Сондес вывел не менее известные сорта яровой пшеницы Маркиз и Гарнет, занимавшие обширные площади и использовавшиеся в качестве исходного материала при создании многих современных сортов этой культуры.

К этапу промышленной селекции относится и начало работ по мобилизации растительных ресурсов планеты. В США в 1862 г. было организовано Бюро растительной индустрии. Его деятельность была особенно плодотворной, когда Бюро руководил Д. Феечайлд. Бюро организовало серию экспедиций для сбора растительных форм в разных районах земного шара. Несколько позже в России (в 1894 г.) начало работать Бюро по прикладной ботанике департамента земледелия под руководством Р. Регеля. Впоследствии на базе этого учреждения был создан ВНИИ растениеводства, директор которого Н. И. Вавилов приобрел мировую известность как генетик и выдающийся теоретик селекции, основатель учения об исходном материале.

3.2.4.

НАУЧНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Можно считать, что этап научной селекции начался в 1900 г., когда Г. де Фризом, К. Корренсом и Э. Чермаком были заново открыты ранее обнаруженные Г. Менделем фундаментальные законы наследственности и изменчивости,

положившие начало генетике — теоретической базе селекции. Этот этап характеризуется осмысленным применением генетических закономерностей в селекционной работе. Эмпирические приемы, выработанные на этапе промышленной селекции, получают теоретическое обоснование, что, в свою очередь, позволяет их усовершенствовать.

Всеобщность менделевских законов, которая вначале не казалась очевидной, была подтверждена работами У. Бетсона и других ученых и послужила теоретической основой для трансгрессивной селекции (получение форм с усилением или ослаблением признака по сравнению с родительскими формами), представлений об эффективном объеме популяций для отбора и т. д.

Разрабатываются новые методы селекционной работы уже на основе генетических представлений. Так, работа В. Иогансена, обосновавшая представление о популяциях и чистых линиях, подвела теоретическую базу под использование метода индивидуального отбора. На этой основе разрабатываются новые методы, например метод педигри, намеченный в работе Галлета, суть которого — получение гомозигот у самоопылителей путем многократного индивидуального отбора. Разрабатывается и начинает использоваться метод рекуррентного отбора, позволяющий создавать новые, обогащенные ценными генотипами популяции на основании объединения потомств отобранных растений и браковки по результатам испытаний.

Исследования генетического состава популяций С. С. Четверяковым позволили лучше представить возможности методов отбора у перекрестноопыляющихся растений.

Были предложены и другие методы, сделавшие селекционный процесс более результативным; речь идет об индуцированном мутагенезе и экспериментальном изменении числа хромосом. Мутагенез как метод создания популяций для отбора утвердился благодаря работам А. А. Сапегина, Л. Н. Делоне, О. Густафссона, Л. Стадлера, которые основывались на открытии Г. А. Надсоном, Г. С. Филипповым и Г. Мёллером самой возможности получения индуцированных мутантов. Использование в селекции полиплоидов связано с именами Л. П. Бреславец, А. Р. Жебрака,

Г. Д. Карпеченко; последний предложил использовать полиплоидию для совмещения геномов при отдаленной гибридизации. Дальнейшее развитие этого направления привело к введению в практику селекции хромосомной инженерии, основанной на комбинаторике участков хромосом у отдаленных гибридов.

Помимо сортов, в практику селекции вошло получение гетерозисных гибридов, что стало возможным только на основе применения генетических знаний. Уточним, что массовое получение гибридных семян у многих культур основывается на использовании явлений мужской или ядерной мужской стерильности, осмыслить которые без знания генетики невозможно.

Появились генетико-статистические методы, которые, несмотря на не полную адекватность реальным ситуациям, позволяют рассчитывать важные показатели, оптимизирующие селекционный процесс.

Выросла селекция и как отрасль: появились крупные селекционные учреждения международного значения, многократно возросло в сравнении с этапом промышленной селекции техническое оснащение отрасли.

Правоммерно утверждать, что сейчас селекция находится на новом этапе, который характеризуется применением методов биотехнологии и молекулярной генетики. Отличительным признаком этого этапа являются технологии, использующие работы *in vitro*. Это и наиболее простые биотехнологические методы вроде отбора в селективной среде эмбриоструктур, способных регенерировать в полноценные растения, но уже с новыми по сравнению с исходным материалом свойствами, например устойчивые к какому-то патогену благодаря отбору в среде, содержащей его токсин. Это и геновая инженерия, методы которой позволяют встроить ген далекого в систематическом отношении от селектируемой культуры вида в ее геном. С помощью молекулярных генетических маркеров возможно идентифицировать сорта и генетические конструкции в процессе генно-инженерных работ.

Естественно, что и методы традиционной селекции не потеряли значения. Более того, материал, полученный

биотехнологическими методами, включая генную инженерию, является в большинстве случаев лишь исходным материалом для селекции и должен пройти обычный селекционный процесс. Но данные методы дают возможность селекционеру существенно сократить время для получения гомозиготных форм, уменьшить объемы прорабатываемого материала, а в ряде случаев — сократить время создания нового сорта. Однако они не заменят испытаний создаваемого сорта в условиях, для которых он предназначен.

3.2.5. ГРАНИЦЫ МЕЖДУ ЭТАПАМИ СЕЛЕКЦИИ

Границы между историческими этапами не являются четкими, это касается не только примитивной и народной селекции, но и других этапов. Хотя можно отделить этап народной селекции от промышленной годом появления первой селекционно-семеноводческой фирмы, а этап промышленной селекции и научной — годом переоткрытия законов Менделя.

Хотя для этапа крестьянской селекции характерна деятельность безымянных непрофессиональных селекционеров, сохранились упоминания о тех, кто занимался селекцией профессионально на определенной базе, которую можно считать прообразом возникших впоследствии селекционных учреждений. Один из императоров Китая Кханг Хи вывел скороспелый так называемый императорский рис, благодаря которому рисосеяние продвинулось далеко на Север. А. Т. Болотов в России на базе родового поместья в XVIII в. заложил огромный коллекционный сад яблонь и груш (около 600 сортов), вывел три сорта яблонь.

Во времена промышленной селекции закладывались ее научные основы. Г. Мендель положил начало генетике как науке задолго до того, как ее законы стала использовать селекция. Его статья «Опыты с растительными гибридами» вышла в 1866 г., но длительное время оставалась неизвестной в мире ученых-биологов. Однако широко были известны труды Ч. Дарвина. Его знаменитое «Происхождение

ние видов путем естественного отбора» появилось в 1859 г. Представление об отборе как движущей силе эволюции прочно утвердилось в биологической науке. Оно объясняло результаты, которые получала селекция (кстати, и сама селекция служила Дарвину моделью эволюции). Были и еще более отдаленные по времени работы чисто ботанического характера, имеющие фундаментальное значение для селекции. В XVII в. Р. Камерариус установил наличие пола у растений, а Х. Шпренгель в конце XVIII в. описал множество приспособлений для опыления растений насекомыми и открыл явление диохгамии (неодновременного созревания пестика и тычинок в одном цветке).

3.3. ИСТОРИЯ СЕЛЕКЦИИ В РОССИИ

Своеобразие истории селекции в России заключалось в том, что период промышленной селекции здесь отсутствовал, и после периода народной селекции сразу начался научный. Хотя на Украине, которая входила тогда в состав Российской империи, в конце XIX в. были созданы Немерчанская, Уладово-Люленецкая станции, Полтавское опытное поле. Но занимались эти станции размножением семян сахарной свеклы из стран Европы для крупных помещичьих свекловодческих хозяйств, а на опытном поле проходили работы по селекции пшеницы и люцерны. Селекция же как отрасль возникла в начале XX в., когда обрела свою научную основу в виде генетики.

Начало селекционной работы на научной основе в России и возникновение селекции как отрасли связано с организацией первой селекционной станции в Московском сельскохозяйственном институте (так тогда назывался РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева) (см. рис. 3.1).

Она была создана на базе кафедры общего земледелия и почвоведения в 1903 г. Организовал станцию и начал на ней селекционные работы Дионисий Леопольдович Рудзинский — ассистент этой кафедры. Первоначально штат станции состоял из самого Д. Л. Рудзинского и его помощника.



Рис. 3.1
*Здание первой в России селекционной станции
и кафедры генетики, селекции и семеноводства*

Селекционная работа велась в России и до создания первой селекционной станции. Ее осуществляли в порядке частной инициативы энтузиасты селекционного дела, используя методы селекции, которые к тому времени были известны, хотя и не имели научного обоснования. Эти работы нередко оказывались достаточно результативными. Выше уже говорилось об А. Т. Болотове. Крестьянин Бочаров отобрал среди популяции подсолнечника растения, не поражавшиеся ржавчиной, и создал таким образом сорт Зеленка. Селекционер по овощным культурам Е. А. Грачев на выставке в Санкт-Петербурге в конце XIX в. представил 80 сортов картофеля (естественно, едва ли большинство из них могло претендовать на высокую оценку, но сам факт такого разнообразия говорил о масштабной селекционной работе). Грачев пользовался международной известностью, был членом Парижской академии сельского хозяйства. Его сын В. Е. Грачев в 1881 г. на выставке Вольного экономического общества продемонстрировал

уже 93 сорта картофеля. Нельзя не упомянуть работы И. В. Мичурина со многими плодовыми культурами, которые стали действительно выдающимся явлением. Если же говорить о крестьянской селекции, то она началась много раньше и велась безымянными селекционерами. Результаты ее ко времени создания первой селекционной станции были представлены многочисленными сортами-популяциями или сортами-клонами.

На селекционной станции при Московском сельскохозяйственном институте за короткое время (примерно 20 лет) было выведено свыше 50 сортов озимой пшеницы, овса, картофеля, гороха, льна-долгунца. Среди них были такие известные сорта, как озимая пшеница Московская 2453, овес Московский 315, горох Московский 559 и др., сыгравшие важную роль и в увеличении урожаев этих культур, и в использовании их как исходного материала для селекции более поздних сортов. На станции работали такие известные селекционеры, как С. И. Жегалов (сорта гороха, овса, многих овощных культур), Н. Д. Матвеев (лен-долгунец), А. Г. Лорх (картофель) и др. Здесь начал свою деятельность Н. И. Вавилов. Впоследствии, с созданием крупных селекционных учреждений, станция перестала быть лидером селекционного дела в стране, сохранившись как учебный центр, где тем не менее продолжалась селекционная работа.

За короткое время (1909–1913) на Шатиловской, Саратовской, Харьковской, Одесской, Безенчукской, Краснокутской, Вятской и других опытных станциях были организованы селекционные отделы. Уже в 1911 г. в Харькове состоялся первый съезд «деятелей по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению семенного материала».

Тогда же в России началась интенсивная селекционная работа. А. А. Сапегин выводит первый отечественный селекционный сорт озимой пшеницы Кооператорка. А. П. Шехурдин с сотрудниками создает ряд сортов яровой пшеницы, адаптированных к местным засушливым условиям, в том числе знаменитую Лю特斯ценс 62. П. Н. Константинов с группой сотрудников на Краснокутской стан-

ции работает с яровой твердой и мягкой пшеницей, ячменем, нутом, просом, люцерной, житняком. Такие сорта Краснокутской станции, как Мелянопус 69, Эритроспермум 841 сыграли важную роль в земледелии засушливого Юго-Востока. На Шатиловской станции П. И. Лисицын и его сотрудники выводят сорта ржи, гречихи, клевера. На Вятской станции Н. В. Рудницкий и С. Н. Косарев создают знаменитый сорт ржи Вятка и т. д.

С. И. Жегалов принял управление Селекционной станцией Московского сельскохозяйственного института после Д. Л. Рудзинского и организовал Грибовскую селекционно-опытную станцию. Станция за короткое время (1920–1927) вывела и улучшила 74 сорта овощных культур и кормовых корнеплодов. Получили государственную финансовую поддержку работы И. В. Мичурина по селекции плодовых культур. В 1927 г. на базе его плодопитомника была организована селекционно-генетическая станция плодово-ягодных культур. Успеху селекционной работы в России в немалой степени способствовали фундаментальные работы Н. И. Вавилова и его соратников по теоретическим основам селекции.

3.4.

ПЛАНИРОВАНИЕ СЕЛЕКЦИОННО-СЕМЕНОВОДЧЕСКОЙ РАБОТЫ В РОССИИ ПОСЛЕ РЕВОЛЮЦИИ

Установление советской власти и переход к плановому хозяйству выразился в создании системы селекционных учреждений. Первоначально создание такой системы отвечало главным образом необходимости обеспечить сельское хозяйство сортавыми семенами вместо, как тогда выражались, беспородных семян. С этой целью декретом «О семеноводстве», подписанным В. И. Лениным в 1921 г., создавалось двенадцать госсемкультур на базе существующих сельскохозяйственных опытных учреждений. Они должны были производить сортовые семена и по контрактам снабжать ими крестьянские хозяйства.

В 1931 г. госсемкультуры были преобразованы в селекционные центры (всего десять), предполагалось, что они

будут вести не только семеноводческую, но и селекционную работу. Это была самая мощная по тем временам система организованной селекционно-семеноводческой работы в мире. Несколько раньше (1923–1924) сначала на Украине, потом в России было организовано государственное сортоиспытание.

В 1937 г. была создана система семеноводства, которая с некоторыми изменениями работала до смены в России хозяйственно-политического уклада. Важную роль в организации этой системы сыграл известный семеновод и селекционер П. И. Лисицын.

В 1940-е гг. в связи с Великой Отечественной войной и существовавшими тогда представлениями об узкой зональности селекционной работы произошла ее децентрализация. В 1960-е гг. была воссоздана система селекционных центров, но уже на новой основе, с хорошим техническим обеспечением, квалифицированными кадрами и распределением селекционной работы по крупным регионам или по ряду культур с достаточно узкой специализацией.

Особую роль в российской селекции сыграла хорошо организованная работа по созданию генофонда культивируемых и дикорастущих растений. Она охватила все континенты, где имелись местные сорта различных культур, представлявшие интерес для селекции как исходный материал. Здесь важная роль принадлежит Н. И. Вавилову. На основе изучения собранных обширных коллекций и экспедиционных исследований им были сделаны теоретические обобщения, составившие основу учения об исходном материале для селекции. Огромное значение в развитии российской селекции имела коллективная монография ученых ВИРа «Теоретические основы селекции».

3.5. ПРЕПОДАВАНИЕ СЕЛЕКЦИИ КАК НАУЧНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ

Практический опыт селекционной работы вызвал потребность в его обобщении и передаче профессиональных знаний студенчеству. Первый курс селекции был прочтен Рюмкером в Гёттингенском университете (Германия)

в 1889 г. Селекция как университетская дисциплина начала утверждаться в системе высшего образования.

Преподавание селекции как научной дисциплины в России началось одновременно с началом селекционной работы в Московском сельскохозяйственном институте. Первый курс селекции в зимний семестр 1903–1904 гг. прочел Д. Л. Рудзинский. Впоследствии чтение лекций по этой дисциплине продолжил С. И. Жегалов. Он же основал первую в стране кафедру селекции (1923), а еще раньше — кафедру огородных семян семеноводческого профиля (1921). С. И. Жегалову принадлежит и первый в России учебник для вузов «Введение в селекцию сельскохозяйственных растений» (1924). Учебник содержал сведения не только по селекции, но и по генетике растений.

С приходом (после смерти С. И. Жегалова) П. И. Лисицына на должность заведующего кафедрой селекции было организовано отделение селекции и семеноводства (1930), институт начал выпускать селекционеров и семеноводов. Впоследствии это отделение было преобразовано в специализацию в рамках специальности «Агрономия». С 1988 г. была введена новая специальность «Селекция и генетика сельскохозяйственных культур», подготовка по которой велась в десяти вузах страны.

В связи с переходом на многоуровневую систему образования в ряде вузов, в том числе и в РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева, осуществляется подготовка магистров по селекции, генетике и биотехнологии.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Каковы пути возникновения первичных и вторичных культурных растений?
2. Этапы развития селекции по Н. И. Вавилову.
3. Что такое примитивная селекция?
4. Что такое народная селекция?
5. Что такое промышленная селекция?
6. В чем суть научной селекции?
7. Назовите особенности развития селекционной работы в России.
8. Перечислите основателей научной селекции в России.

ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

4.1. ЗНАЧЕНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

Исходный материал (ИМ) для селекции — это образцы, с которых начинается селекционный процесс, они служат для создания популяций, предназначенных для отбора. В качестве такового могут служить как культурные, так и дикорастущие формы растений. В настоящее время в селекции используются следующие виды ИМ:

- естественные популяции, к которым относятся дикорастущие виды и местные сорта-популяции культурных растений;
- селекционные сорта;
- гибридные популяции, созданные в результате внутривидовой или отдаленной (межвидовой или межродовой) гибридизации;
- самоопыленные (инбредные или инцухт) линии, полученные у перекрестноопыляющихся культур путем многократного принудительного самоопыления;
- мутантные формы — искусственные, или индуцированные и естественные мутанты;

- полиплоидные формы, созданные в результате кратного увеличения диплоидного набора хромосом;
- формы, созданные методами биотехнологии — культурой тканей и пыльников, гибридизацией протопластов и т. д.

Значение различных видов ИМ в селекции различных культур неодинаково.

В практической работе селекционер может использовать не все, а лишь некоторые из его видов. Подбор зависит от селективируемой культуры, целей и задач, стоящих перед селекционером, материальной обеспеченности селекционного учреждения.

В селекционной практике ИМ часто называют гибридные, мутантные или другие популяции, созданные селекционером в рамках определенной селекционной программы, это «исходный материал для проведения отбора», но не для селекции в широком смысле. Селекция начинается не с отбора, а с создания популяций для его проведения и не может быть сужена до простого отбора. Так что уже созданные популяции лучше так и называть — «популяциями для отбора». Исключение составляют случаи, когда образец, с которого начинается селекционный процесс, представляет собой популяцию, не созданную в данном селекционном учреждении, тогда отбор может производиться непосредственно из нее. Равным образом ИМ для селекции можно считать образец, взятый из любого питомника или сортоиспытания, вплоть до конкурсного, который вновь вовлекается в скрещивания или отборы по новой программе, т. е. возвращается из более поздних питомников в более ранние. Довольно типичная ситуация для селекции.

От исходного материала во многом зависит успех селекционной работы. Действительно, если в генофонде, которым располагает селекционер, нет генов устойчивости к какому-либо заболеванию, то и устойчивые сорта не могут быть созданы (если, конечно, не инициировать устойчивость с помощью мутагенеза или биотехнологических методов, что достаточно сложно и опять-таки зависит от исходного материала).

4.2.

УЧЕНИЕ ОБ ИСХОДНОМ МАТЕРИАЛЕ И ВКЛАД В НЕГО Н. И. ВАВИЛОВА

Знание закономерностей распределения растительных форм по земному шару, их ботанические, экологические и генетические особенности, характер их использования в селекционной работе — все это оформилось как учение об исходном материале, а наиболее весомый вклад в развитие учения принадлежит его основателю Н. И. Вавилову.

Академик Н. И. Вавилов — выдающийся генетик, ботаник, теоретик селекции. В многочисленных экспедициях он собрал богатейшую коллекцию культурных растений. Изучив этот материал в местах его произрастания и в коллекционных посевах в СССР, Вавилов сделал ряд крупных теоретических обобщений, которые легли в основу учения об ИМ. К ним относятся:

- закон гомологических рядов в наследственной изменчивости;
- эколого-географический принцип в приложении к систематике культурных растений;
- учение о центрах происхождения культурных растений;
- закономерности распределения растительных форм, устойчивых к болезням, в ботанических таксонах и по земному шару.

4.2.1.

ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости сформулирован Н. И. Вавиловым следующим образом.

1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе в общей системе расположены роды и линнеоны (синоним вида, название дано в честь К. Линнея), тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство.

Действительно, у близкородственных 42-хромосомных видов рода *Triticum* L. пшеница мягкая, карликовая, шарозерная, спельта, маха имеются разновидности с остистыми, полустистыми, безостыми, красными, белыми, черными, серыми, опушенными и неопушенными колосьями, с красным и белым зерном. Среди них встречаются как озимые, так и яровые формы. 28-хромосомные виды пшениц и даже 14-хромосомные в основном повторяют то же разновидностное разнообразие. Так, твердая пшеница имеет остистые, безостые, короткоостистые, красные, белые, черные, опушенные и неопушенные колосья. Она включает и озимые, и яровые формы. Еще более отдаленный вид — рожь посевная — по морфологическому разнообразию в значительной мере повторяет виды пшениц.

Н. И. Вавилов указывает 28 признаков: остистость — безостость, цвет колоса, цвет зерна, озимость — яровость, позднеспелость — раннеспелость и др., по которым разнообразие у рассматриваемых видов совершенно одинаково. Роды и виды других семейств: пасленовых, бобовых, тыквенных, крестоцветных, маковых, сложноцветных, мальвовых, розоцветных и других обнаруживают такие же параллельные ряды изменчивости у разных видов. Ученый обнаружил сходные ряды изменчивости даже у генетически далеких семейств: отмечались карликовые и гигантские формы, разная форма корнеплодов и плодов и т. п.

Естественно, что столь широко распространенное явление не могло остаться незамеченным биологами прошлого. Его отмечали Ч. Дарвин, Г. де Фриз, известный селекционер Ш. Ноден (у тыквенных). Но именно Н. И. Вавилов обнаружил его всеобщность, причину и возможность использования для целей селекции.

Причина морфологического сходства состоит в генетической близости видов, у которых наблюдаются параллельные ряды изменчивости. Наблюдаемое разнообразие — это продукт мутационной изменчивости. Спектр мутаций зависит от генотипа. Неудивительно, что мягкая,

шарозерная и карликовая пшеницы, отличающиеся, как считают, одним геном, который сильно влияет на морфологию колоса и придает им видовой статус, имеют столь полные параллельные ряды изменчивости. По мере усиления генетических различий сходство в рядах ослабевает.

Как можно применить закон гомологических рядов в наследственной изменчивости на практике? Для целей селекции важен прогноз, который возможен относительно существования или получения пока неизвестных форм. Если у вида неизвестна какая-то форма, но она есть у близкого вида, велика вероятность, что она может быть обнаружена или получена, чему имеются многочисленные примеры. Так, длительное время у персидской пшеницы была известна только одна разновидность. П. М. Жуковский нашел в Грузии целый ряд ее разновидностей, обладающих признаками, свойственными разновидностям других видов этого рода. Примерами использования данного закона являются также арбузы с сегментированными плодами, как у дыни, голозерные рис и просо, озимая твердая пшеница, озимый ячмень. Причем озимая твердая пшеница была не только обнаружена среди местных популяций, но и получена путем скрещивания озимой мягкой и яровой твердой пшеницы. У узколистного люпина с помощью радиационного мутагенеза были получены ранее не встречавшиеся, но такие обычные для других видов семейства бобовых (фасоли, бобов, нута) детерминантная и фасцированная формы.

Стало почти традицией сравнивать закон гомологических рядов с Периодической системой Д. И. Менделеева благодаря возможности прогноза новых растительных форм (Периодическая система дала возможность предсказывать существование новых химических элементов).

Классический пример реализации такой возможности в селекционных целях — выведение безалкалоидных сортов желтого люпина. Такие растения были найдены немецким селекционером Р. Зенгбушем среди полутора миллионов растений обычного (горького) люпина. Эта работа замечательна тем, что результаты ее были предсказаны

немецким генетиком Э. Бауэром на основании закона гомологических рядов.

Итак, существует много примеров связи обнаружения или создания новых форм растений с законом Н. И. Вавилова, хотя путь «прогноз — реализация» не всегда прослеживается так явно. Выше такие примеры уже приводились. Нередко они представляют целое направление в селекции той или иной культуры. К ним относится создание целой серии сортов озимой твердой пшеницы: Коралл одесский, Парус, Бригантина; сортов озимой пшеницы вида тургидум; высоколизиновых форм и сортов кукурузы, ячменя, пшеницы; форм вики, содержащих низкий процент ингибиторов пищеварительных ферментов; кустовых тыкв и дынь и т. п.

4.2.2.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПРИНЦИП В СИСТЕМАТИКЕ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Эколого-географический принцип в систематике культурных растений означает, что наряду с традиционными критериями, используемыми классической систематикой для выявления отдельных видов и внутривидовых таксонов (подвид, разновидность, подразновидность, форма) применяются свойства и признаки, имеющие адаптационное значение для определенных почвенно-климатических условий. Для определенных эколого-географических регионов земного шара Н. И. Вавилов ввел в систематику культурных растений новую единицу — крупный эколого-географический тип, который располагается сразу за подвидом, что соответствует понятию «экотип» и «агроэкотип».

Экотип — это сорта и формы, принадлежащие к одному эколого-географическому типу, которые составляют экологическую или, с учетом особенностей технологии выращивания, агроэкологическую группу. Например, у мягкой пшеницы в Восточном полушарии (степные и лесостепные районы Европы и Азии) имеется степная агроэкологическая группа, для которой характерны устойчивость к воздушной и почвенной засухе, зимостойкость

(у озимых), холодостойкость, требовательность к теплу в период созревания, вегетационный период средней продолжительности. Это выражается в морфологических особенностях растений: сравнительно узкий лист, глубоко проникающая корневая система. Западноевропейская экологическая группа, напротив, влаголюбива, поздно созревает, более устойчива к полеганию, имеет широкие листья, крупные зерна и колосья и т. д. Характеристики этих групп отражают особенности климата, почв и агротехники, под влиянием которых они сформировались: континентального засушливого климата восточно-европейской степи и мягкого влагообеспеченного климата Западной Европы.

Поскольку сорта различных культур, сформировавшиеся в одних и тех же почвенно-климатических условиях, отличаются одними и теми же адаптационными свойствами и признаками, агроэкологическая группа включает сорта и формы ряда культур. Так, сорта и формы Старого Света зерновых злаков, зернобобовых и льна объединены Н. И. Вавиловым в 18 групп. Значение такой классификации для селекции заключается в том, что, зная, к какой экологической группе принадлежит сорт, селекционер имеет представление о его адаптивных свойствах. Скрещивание форм, принадлежащих к разным экологическим группам, привело к появлению промежуточных форм, а интродукция (перенос) — к изменению первоначального ареала (например, появление пшениц степного агроэкотипа в США и Канаде).

Система, созданная Н. И. Вавиловым, позволяла ввести и более дробное деление, соответствующее селекционным задачам. Так, степную группу пшеницы разделяют на степную и лесостепную, отдельно рассматривают пшеницы Сибири. Появилась даже новая короткостебельная гибридная группа, в которую вошли короткостебельные гибридные сорта из США, Мексики, Индии. Это все сорта интенсивного типа, очень урожайные, но часто уступающие сортам России в устойчивости к неблагоприятным абиотическим факторам. Появление новых групп не исключено и в будущем, но сам принцип группировки по адаптивным характеристикам постоянен.

4.2.3.

УЧЕНИЕ О ЦЕНТРАХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Учение о центрах происхождения культурных растений появилось в результате изучения разнообразия форм той или иной культуры в определенных частях земного шара. Оказалось, что на Земле имеются сравнительно небольшие территории, где такое разнообразие исключительно велико, в то время как в других частях планеты культурная флора сравнительно однообразна. Н. И. Вавилов пришел к выводу, что именно эти территории являются родиной культурных растений. Например, на севере Передней Азии и в Средней Азии представлено множество разновидностей мягкой пшеницы и родственных ей видов. Очевидно, как культура она здесь и возникла, поскольку только в течение длительного времени формообразовательный процесс (мутации, спонтанная гибридизация) мог привести к таким результатам.

Разнообразие форм культуры в определенной части земного шара является самым общим признаком для определения центров происхождения культурных растений. Чтобы выявить их точнее, потребовался многосторонний подход, который Н. И. Вавилов называл **дифференциальным ботанико-географическим методом**, включавшим:

- дифференциацию культурного растения (если понимать его как собрание различных видов, объединенных общим родовым названием, например пшеница с ее видами: мягкая, твердая, карликовая и т. д.) на виды и генетические группы (например, виды пшеницы с разным числом хромосом);
- внутривидовую дифференциацию (расы или подвиды, разновидности, формы и т. д.);
- определение ареалов видов и внутривидовых единиц, а также близких как культурных, так и диких видов с выделением центров наибольшего разнообразия.

Метод также предусматривал выявление эндемичных (т. е. свойственных только данной местности) разновидностных признаков, которые тоже указывают на центр происхождения, и аллельного состояния генов, опреде-

ляющих признаки. Древние центры происхождения культуры характеризуются доминантными аллелями и только на периферии ареала возникают — в результате мутаций и инбридинга — формы с рецессивными признаками. Такие же формы могут появляться и в пределах древнего центра в условиях изоляции от основной популяции, например в горах или на островах. Н. И. Вавиловым привлекались и данные археологии, истории и лингвистики в качестве вспомогательного материала. Например, различные названия пшеницы у местного населения свидетельствуют о древней культуре этого растения.

Дифференциальный ботанико-географический метод является комплексным. Отдельно взятый признак идентификации центра еще не дает основания судить о том, является ли данная географическая область родиной определенного культурного растения. Так, предполагаемый предок культурного ячменя *H. spontaneum* постоянно встречается в Средней Азии, но признать ее центром происхождения этой культуры нельзя, поскольку культурные ячмени там довольно однообразны.

Вавиловские центры происхождения культурных растений располагаются преимущественно в тропических и субтропических областях в горной местности, там, где возникла древняя земледельческая культура, где древние люди находили надежную защиту в пещерах и где не было проблем с орошением. Долины, разделенные горными хребтами, в качестве природных изолятов способствовали возникновению разнообразия культуры. А многообразие условий, связанное с вертикальной зональностью, формировало экологические ниши, действовавшие в том же направлении.

Формообразовательный процесс шел ускоренными темпами под влиянием мутагенных факторов, свойственных горным условиям: ультрафиолетового и космического излучения, спонтанной гибридизации, которую, в свою очередь, стимулировало разнообразие форм и инбридинга. Первоначально считалось, что родина сельскохозяйственных культур — древние земледельческие цивилизации в долинах рек Нила, Тигра, Евфрата, Ганга, Инда,

Янцзы, Хуанхэ. Работы Н. И. Вавилова заставили от этих представлений отказаться. Земледельческие цивилизации в долинах этих рек отличались более высокой организацией общества, строительством ирригационных систем и возникли позднее, когда человечество вышло на равнины. Соответственно и культурная флора там гораздо более однообразна, чем в первичных центрах.

Помимо первичных центров происхождения, Н. И. Вавилов различал вторичные, где разнообразие также велико, поскольку культура там существовала длительное время, но была занесена из первичного центра. Для вторичных центров характерны рецессивные признаки. Так, для Средней Азии, родины многих зернобобовых культур, типичны мелкосемянные темноокрашенные формы, для Средиземноморья, вторичного центра этих культур, — рецессивные формы с крупными белыми семенами.

Центры происхождения многих культур совпадают. Например, пшеница (многие виды), рожь, овес, ячмень происходят из Переднеазиатского центра. И количество культур из одного центра происхождения достаточно велико: для упомянутого центра их более 80. Так образуются целые культурные флоры. В их пределах могут быть своеобразные локальные группы. Например, в Юго-Восточной Азии сосредоточены голозерные формы ячменя, овса, проса.

Нередки случаи, когда одна и та же культура происходит не из одного центра. Первичные центры происхождения твердой пшеницы — Передняя Азия, Средиземноморье, Эфиопия; ячменя — Передняя Азия и Эфиопия; абрикоса — Китай и Средняя Азия. Мы перечислили примеры, связанные с одним видом, а если рассматривать культуру в широком смысле (не учитывая видового состава), то таких очень много: яблони, груши, сливы, вишни Китая и Передней Азии, азиатский, центрально-американский и южно-американский хлопчатник, переднеазиатские, среднеазиатские и средиземноморские пшеницы и т. д. Имеются также примеры неясно очерченных центров для некоторых культур, например арбуза — по всей Африке.

Существуют также виды, чье происхождение не связано с вавиловскими центрами, такие виды обособлены и

не входят в состав культурных флор этих центров, например подсолнечник в Северной Америке, некоторые злаковые травы в Евразии.

Различают также **микроцентры** — небольшие территории, являющиеся родиной отдельных культурных видов или подвидов: виды свеклы на островах Зеленого Мыса, вид томата на Галапагосских островах, подвид хлопчатника на островах Калифорнийского залива. Микроцентры могут входить и в состав макроцентров, занимая там небольшие локальные территории, как, например, грузинская полба и пшеница Тимофеева в Грузии.

Первоначально Н. И. Вавилов выделил три центра происхождения. Затем, по мере изучения экспедиционного материала, выделялись новые центры, и число их достигло восьми. Однако в последней публикации на эту тему ученый указывает семь центров: два центра ввиду сходства культурных флор были объединены в один. На иллюстрации 1 (см. цв. вкл.) указаны центры, внутри них — очаги, т. е. области, заметно отличающиеся по составу культурной флоры.

1. Южноазиатский тропический центр (самый богатый по разнообразию) — тропические области Индии, Китая, Индокитая, острова Юго-Восточной Азии с очагами Индийским, Индокитайским, Островным (острова Малайского архипелага, Филиппины). Отсюда происходит примерно 1/3 часть 1000 наиболее важных пищевых, технических и лекарственных культурных растений, занимающих не менее 99% возделываемых земель, в том числе рис, сахарный тростник, тропические плодовые и овощные культуры, в частности огурец, баклажан, кокосовая пальма.

2. Восточноазиатский центр — субтропические и умеренные части Центрального и Восточного Китая, Корея и Япония, часть Тайваня. Это второй центр по числу сформировавшихся здесь культур. Отсюда происходит примерно 1/5 часть важнейших культурных растений: соя, просо, гречиха, многие овощные и плодовые культуры, цитрусовые, чай.

3. Юго-Западноазиатский центр, в который входят три очага: Кавказский со многими эндемичными видами

пшеницы и плодовых, Переднеазиатский (внутренние Турция, Сирия и Палестина, Иордания, Иран, Северный Афганистан, Средняя Азия, Синьдзянь), Северо-Западно-индийский. Этот центр — родина многих хлебных злаков (пшеница, в том числе мягкая и твердая, рожь, ячмень, овес) и зерновых бобовых (горох, чечевица, бобы, чина, нут), льна, капусты, моркови, дыни, почти всех европейских плодовых культур (яблоня, груша, абрикос, вишня, черешня, алыча), включая виноград, многих орехоплодных.

4. Средиземноморский центр — в него входят страны, расположенные по берегам Средиземного моря. Отсюда происходят маслина, многие овощные (капуста, свекла и др.) и кормовые культуры.

5. Эфиопский центр (Эфиопия и горная Эритрея). Отсюда происходят очень немногие культурные растения (около 4% из числа важнейших сельскохозяйственных культур), но много эндемичных видов, например, злаковая культура тэфф, из зерен которой получают муку, и огромное разнообразие пшениц и ячменей, своеобразный лен, который используется как хлебное растение, кофе.

6. Центральноамериканский центр с очагами Горным южноамериканским, Центральноамериканским и Вест-Индийским островным (острова Карибского моря). Отсюда произошли такие важнейшие культурные растения, как кукуруза и хлопчатник-упланд (*Gossypium hirsutum* L.), ряд видов фасоли, тыквенных, многие неизвестные в Старом Свете плодовые, какао.

7. Андийский центр связан с частью горной системы Анд и разделяется на три очага: Андийский (горные районы Перу, Боливии и Эквадора), Чилоанский (южная часть Чили вместе с островом Чилоэ), Баготанский (Восточная Колумбия). Это центр происхождения таких важных культур, как картофель, томат, второго по значению вида хлопчатника — *Gossypium barbadense* L., многих плодовых культур, специфичных для Южной Америки, но отличных от культур Центральноамериканского центра.

Были попытки выделить и другие центры происхождения, кроме указанных Н. И. Вавиловым. Например,

находили микроцентры и некоторых своеобразных растений вроде голозерного риса и масличного арбуза в Западной Африке. Ничего принципиально нового к вавиловской системе это не добавляет (хотя и представляет интерес для селекции), а попытки расширить число мегацентров за счет территорий с небольшим разнообразием видов культурных растений нельзя признать состоятельными.

Часто именно селекционная работа приводит к возникновению центров разнообразия культурных растений. Ярким примером является работа по селекции подсолнечника в Краснодарском крае во ВНИИ масличных культур им. В. С. Пустовойта. В настоящее время этот регион признан вторичным центром происхождения подсолнечника.

4.2.4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ФОРМ, УСТОЙЧИВЫХ К БОЛЕЗНЯМ, В БОТАНИЧЕСКИХ ТАКСОНАХ И ПО ЗЕМНОМУ ШАРУ

Закономерности распределения растительных форм, устойчивых к болезням (и вредителям), в ботанических таксонах и по земному шару, установленные Н. И. Вавиловым, тесно связаны с учением о центрах происхождения культурных растений. Он выдвинул два принципа такого распределения: генетический и эколого-географический.

Генетический принцип распределения устойчивых форм хорошо проявляется у культур, представленных различными видами и подвидами, и заключается в дифференциации их по устойчивости, т. е. чем ближе виды в генетическом отношении, тем более сходна их реакция на заражение патогенами и нападение вредителей. Так, в роде «пшеница» имеются виды с 14, 28 и 42 хромосомами. Наибольшую устойчивость к болезням проявляют пшеницы 14-хромосомной группы, наименьшую — 42-хромосомной (это общая характеристика, хотя благодаря усилиям селекционеров и в 42-хромосомной группе появились устойчивые сорта).

Овес византийский устойчив к ряду болезней этой культуры, которыми, в частности, поражается овес посевной.

Большая дифференциация по устойчивости к болезням и вредителям, связанная с видовым разнообразием, наблюдается у картофеля и подсолнечника.

Эколого-географический принцип распределения устойчивых форм связывает распределение устойчивости с особенностями местообитания. Н. И. Вавилов пришел к выводу, что на земном шаре можно выделить области, отличающиеся обилием устойчивых форм различных культур или их отсутствием. Например, льны, происходящие из Средиземноморья, устойчивы к ржавчине и полиспорозу, аналогично тому, как твердые пшеницы устойчивы здесь к бурой ржавчине, а в Эфиопии указанных форм нет. Подобным же образом отличаются районы Южного Китая от районов Северо-Запада. В первых имеются формы мягкой пшеницы, устойчивые к бурой ржавчине, во вторых они отсутствуют. Причина данного распределения заключается в том, что в местностях, благоприятных для развития болезней, длительный естественный отбор выделял устойчивые формы, а если условий не было, необходимость в них отсутствовала.

Определенные условия провоцируют развитие ряда болезней, и это может приводить к отбору комплексно-устойчивых форм: овсы из Средиземноморья отличаются устойчивостью к корончатой ржавчине, пыльной головне и мучнистой росе; пшеницы Южного Китая устойчивы к различным видам ржавчины.

Генетический и эколого-географический принципы взаимно связаны, поскольку отдельные виды часто приурочены к регионам, условия в которых могут способствовать или не способствовать развитию болезней. Виды картофеля, происходящие из южных районов Мексики, устойчивы к фитофторозу, а из Южной Америки — восприимчивы к этой болезни. С другой стороны, у широко распространенных видов-космополитов (мягкая и твердая пшеница, ячмень) дифференциация по устойчивости носит чисто экологический характер.

Обнаружение центров происхождения культурных растений (первичных, вторичных, микроцентров), а также областей с формами, устойчивыми к болезням и вреди-

телям, имело огромное значение для селекции: появилась возможность отметить области земного шара, откуда можно было черпать новые ценные формы для селекционной работы, главным образом для гибридизации.

Примеры практического использования открытых Н. И. Вавиловым закономерностей можно приводить десятками. В Грузии в составе местной популяции Зандури издавна возделывался вид пшеницы *T. timopheevii*, практически иммунный ко всем наиболее вредоносным болезням и устойчивый ко всем вредителям этой культуры, который широко используется в современной селекции; он также является источником ЦМС (цитоплазматическая мужская стерильность, см. о ней далее). В Эфиопии был обнаружен сорт ячменя Джет, обладающий двумя генами устойчивости к пыльной головне. В Средиземноморском генетическом центре — доноры устойчивости к мучнистой росе сорта ячменя Рабат и Модиа. В Восточноазиатском центре — холодостойкие формы сои. В Андийском и Центральноамериканском — многочисленные виды культурного и дикого картофеля, используемые в селекции на устойчивость к болезням и вредителям: фитофторе, раку картофеля, вирусным болезням, нематоде, колорадскому жуку. В Южноазиатском центре — устойчивые к вирусам дикий сахарный тростник, короткостебельные формы риса. На островах Калифорнийского залива (микроцентр) имеется подвид хлопчатника, устойчивый к вертициллезному вилту — самой вредоносной болезни северных районов хлопкосеяния. Это только малый перечень форм и видов, обладающих большой ценностью как исходный материал для селекции.

Целые направления селекционной работы связаны с гибридизацией видов одной и той же культуры или группы культур из различных генетических центров. Скрещивание плодовых культур из Восточноазиатского центра с европейскими сортами, ведущими свое происхождение из Юго-Западноазиатского центра, дали целую группу современных сортов яблони, груши, сливы, вишни, винограда. В Сибири, где европейские сорта яблони погибают из-за низких температур, получены ценные гибридные сорта от

скрещивания европейских с местными сортами Китая. Скрещивание индийских сортов риса с сортами умеренной зоны Китая (вторичный центр), льна из Палестины с русским льном (вторичный центр) позволило выделить формы с ЦМС.

4.3. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ВИРа ПО МОБИЛИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

Современное состояние мобилизации растительных ресурсов для целей селекции характеризуется деятельностью крупных специализированных центров («банков генов»). Среди них почетное место занимает ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Сотрудники ВИРа проделали огромную работу по сбору, изучению, сохранению и распространению образцов культурной и дикой флоры. Его коллекции насчитывают в настоящее время около 325 тысяч образцов (табл. 4.1, 4.2).

В области систематики растений работа ВИРа тоже оказалась исключительно результативной. Его экспедиции обнаружили около 200 новых культурных и диких видов картофеля, половину известных к настоящему времени видов пшеницы, в 12 раз больше разновидностей пшеницы, чем было известно ранее. Гербарий культурных растений мира и их диких родичей (включая сорные) ВИР им. Н. И. Вавилова — 674 500 листов.

В области практической селекции работа ВИРа характеризуется объемом разосланного генетического материала

Таблица 4.1

Пять основных генбанков мира (FAO, 2009)*

Страна	Количество образцов
США	508 994
Китай	391 919
Индия	366 333
Россия (ВИР)	322 238
Япония	243 463

* Сведения с официального сайта FAO.

Т а б л и ц а 4.2

Генетические коллекции стран СНГ

Страна	Количество образцов
Россия (ВИР)	324 000 (54,1%)
Украина	130 000 (21,7%)
Узбекистан	55 000 (9,2%)
Казахстан	35 000 (5,8%)
Беларусь	32 000 (5,3%)
Грузия	7000 (1,1%)
Армения	5000 (0,9%)
Молдова	5000 (0,9%)
Киргизия	3000 (0,5%)
Таджикистан	3000 (0,5%)
Всего	598 000

Т а б л и ц а 4.3

Мировые коллекции десяти экономически значимых культур
(FAO, 2009)

Культура	Количество образцов
Пшеница	857 940
Рис	773 847
Кукуруза	327 931
Фасоль (бобы)	262 369
Сорго	235 711
Соя	229 947
Овес	148 260
Арахис	128 461
Картофель	99 253
Горох	93 977

ла и количеством созданных на основе его коллекций сортов и гибридов. Ежегодно ВИР рассылает по заявкам селекционных учреждений 20...25 000 сортообразцов. С использованием коллекции ВИР в нашей стране созданы тысячи сортов десятков культур. Собственно селекции ВИРа (хотя их создание и не является основной деятельностью данного учреждения) принадлежат 398 сорта 96 видов культурных растений.

Существует ряд крупных международных центров генетических ресурсов растений (CGIAR). Среди них особо выделяются СИММИТ, ИКАРДА, СИАТ, ИРРИ, ИЛКА и др. Всего мировой генофонд растений находится в 1750 генбанках, сохраняющих 7,03 млн образцов разных культур. Из них 130 имеют коллекции, превышающие 10 000 образцов (см. табл. 4.3).

Массовое распространение селекционных коммерческих сортов, вытесняющих стародавние сорта, предпочтительное возделывание узкого круга культур ведут к обеднению генофонда культурных растений. Многие формы оказываются под угрозой исчезновения, некоторые утрачены. Изменение экологических условий, связанное, например, с вырубкой лесов, угрожает и дикой флоре, среди представителей которой немало потенциально ценных для селекции растений. Поэтому важнейшей задачей ресурсных центров в настоящее время является сохранение генофонда растений Земли. Для многих растительных форм их коллекции стали последним убежищем, спасающим от исчезновения.

4.4. ИНТРОДУКЦИЯ И ЕЕ ФОРМЫ

Мобилизация растительных ресурсов связана с **интродукцией** (от *лат.* *introductio* — введение) — переносом культур, сортов, форм из одних частей земного шара в другие, достаточно удаленные.

В истории земледелия интродукция сыграла колоссальную роль. До открытия Америки земледелие Старого Света не знало таких культур, как кукуруза, картофель, хлопчатник (имеются в виду те его виды, которые в настоящее время составляют основу хлопководства), подсолнечник, томат, какао и др. В свою очередь на американский континент были интродуцированы пшеница, ячмень, овес, рожь, яблоня, груша, капуста, свекла, морковь, лук, абрикос, персик, вишня (перечень далеко не полон). Все земледелие Австралии базируется на культурах, завезенных с других континентов.

Конечно, и до эпохи Великих географических открытий интродукция отдельных культур также имела место. Так, например, гречиха, как считают, появилась в Европе во время Крестовых походов. Но большей частью исторические свидетельства об интродукции конкретных растений в пределах Старого Света отсутствуют.

В новейшее время интродукция на уровне культур практически не ведется, сейчас происходит интенсивный обмен сортами и отдельными формами, представляющими интерес для прямого возделывания или селекции.

В селекционных целях продолжается в небольших масштабах интродукция из дикой флоры. В России возделываются сорта, созданные в Германии (ячмень Аннабель, Маргрет, Урса, Белана, гибриды свеклы сахарной), Голландии (картофель Адретта, Инноватор, Моцарт, гибриды овощных культур), на Украине (пшеница Одесская 200, Украинка одесская, Мироновская 808, Мироновская юбилейная и др., ячмень Одесский 100, Одесский 115), в Сербии (гибриды кукурузы и подсолнечника) и в других странах.

Еще больше используется форм иностранного происхождения в качестве исходного материала для селекции. Дело, конечно, не в зарубежной принадлежности этих сортов и форм: интродукцией следует считать перенос из одних хорошо очерченных регионов земного шара (географически или экологически) в другие. Государственные границы тут имеют только то значение, что при таком переносе возникают технические трудности (таможенные барьеры и пр.). Перенос различных сортов и форм из Сибири в европейскую часть России — такая же интродукция, как перенос их туда, например, из Германии. Причем в первом случае экологическая принадлежность интродуцентов может быть более далекой от форм европейской части России, чем во втором.

По признаку принадлежности исходного материала к тому или иному региону он классифицируется на местный и инорайонный (интродуцированный). Первый характеризуется хорошими адаптационными свойствами применительно к данной местности; второй часто привлекают ради свойств, которые отсутствуют у местного.

Интродуцированная форма может встретить на новой родине благоприятные для своего роста и развития условия. Если ее генотип (или собрание биотипов, составляющих популяцию) при возделывании в новых условиях не меняется, то это случай **натурализации** (от *лат. naturalis* — естественный). Выше приведены примеры сортов иностранного происхождения, успешно возделываемых в России. Натурализация может идти и на уровне культур. Перенесение русских пшениц в США и Канаду не сопровождалось изменением генотипа перенесенных форм, а на их основе в данных странах были выведены коммерческие сорта этих культур.

С другой стороны, интродукция только тогда может быть успешной, если меняется генотип интродуцента или состав его популяции — благодаря естественному отбору или практической селекции либо того и другого. В этом случае мы имеем дело с **акклиматизацией**. Например, итальянская конопля, завезенная на Кубань, в результате акклиматизации приобрела новые свойства, позволившие вывести на ее основе ценные сорта. Селекция кукурузы по программе «Север» в России продвинула эту культуру в новые северные районы европейской части страны.

Редко, но встречается в настоящее время «одомашнивание» растений дикой флоры — **доместикация**. Ее тоже можно рассматривать как источник исходного материала для селекции. Это, как правило, кормовые растения: клевер средний, сильфия пронзеннолистная, гречиха Вейриха, борщевик Сосновского и др.

Коллекционные образцы хранят *ex situ* (сохранение компонентов биоразнообразия вне их естественных местобитаний, т. е. в коллекциях — генбанки, ботанические сады и пр.) и *in situ* (сохранение отдельных таксонов в составе агро- и природных экосистем). Ведется постоянный контроль за всхожестью семян, так как семена многих растений в обычных условиях довольно быстро ее теряют (пшеница — через 5...7 лет). Если растение одно- или двухлетнее, то это ведет к потере образца.

Коллекции приходится периодически пересевать. Для популятивных образцов это грозит изменением биотипи-



Рис. 4.1
*Здание хранилища растительного материала
на Кубанской опытной станции ВИРа*

ческого состава, поскольку одни биотипы более приспособлены к данным условиям, а другие — менее.

Основной критерий пересева образца — критическая всхожесть (50% от исходной). Чтобы избежать слишком частых пересевов, требуются определенные условия (низкая температура, влажность воздуха), продлевающие их жизнеспособность, что соблюдается в специальных хранилищах. Национальное хранилище семян России находится в Санкт-Петербурге (ВИР) и на Кубани (Крымская опытная станция ВИРа) (рис. 4.1).

Растительный материал может храниться как в контролируемых, так и в неконтролируемых условиях (см. рис. 4.2). Первый вариант — это низкотемпературное (4...10°C) или криогенное (–196°C) хранение семенных коллекций; хранение *in vitro*. Второй — это поддержание в полевых условиях клональных и других коллекций; хранение семенных коллекций при комнатной температуре; хранение ультрасухих семян — *ultra-dry seeds* (см. рис. 4.3).

Гарантированный период хранения ультрасухих семян при их влажности 0,5...1,5% при комнатной температуре — более 100 лет. При данном виде хранения имеются некоторые проблемы. Семена не всех видов растений сохраняют жизнеспособность при такой сушке; процедура вывода семян после длительного хранения и получения жизнеспособных проростков достаточно сложная.

a



б



Рис. 4.2
*Хранение семян в ВИРе (а)
и в СИММУТ (б) в неконтролируемых условиях*



Рис. 4.3
*Упакованные образцы ультрасухих семян,
подготовленные к хранению*

При низкотемпературном хранении влажность семян доводится до 4..7%. Температура хранения — 4...10°C. Гарантированный срок хранения при использовании этого способа — 25...50 лет. Расчетный объем низкотемпературных хранилищ ВИР — 600...800 тыс. единиц хранения.

При криогенном хранении растительного материала его срок хранения практически неограничен. Гарантированный срок хранения — более 100 лет. Расчетный объем биокриокомплекса ВИР — 40...80 тыс. единиц хранения.

На хранение в контролируемых условиях переведено 16 490 образцов, из них 6229 — на длительное хранение. В общей сложности в низкотемпературных хранилищах ВИРа находится 233 057 образцов (2009).

В контролируемых условиях в ВИРе *in vitro* поддерживается коллекция вегетативно размножаемых культур, включающая 760 образцов ягодных, плодовых, луковичных культур и картофеля.

Существенную роль в поддержании коллекций растительного материала играют и непосредственно селекционные учреждения. Селекционеры одновременно являются пользователями и творцами генетического разнообразия растений.

При сохранении и поддержании растительного генофонда важную роль играет **дублирование** — географическое и другое локальное размещение образцов коллекции с целью обеспечения их максимальной сохранности и минимизации рисков потерь при непредвиденных обстоятельствах.

Крупнейшее международное хранилище семян создано сейчас на острове, принадлежащем Норвегии. Здесь в условиях вечной мерзлоты заложено на хранение 412 446 образцов из 27 генбанков, в том числе и из ВИРа (FAO, 2009).

4.5. **ИСТОЧНИКИ И ДОНОРЫ**

При использовании исходного материала в селекции различают генетические источники и доноры.

Генетический источник — это образец, обладающий селекционно-ценными признаками и свойствами, о которых пока неизвестно, как они наследуются.

Донор — это источник, изученный со стороны наследования его ценных признаков и свойств (табл. 4.4). Известно, как эти характеристики контролируются: полигенно или олигогенно, насколько легко передаются потомству, какими корреляциями связаны с другими признаками и свойствами.

При детальном изучении могут быть установлены конкретные гены и даже их местоположение в геноме. Известно, например, что уже упоминавшийся эфиопский сорт ячменя Джет имеет гены устойчивости к пыльной головне *Run 3* и *Run 6*, которые легко передаются в другие сорта. Однако считают, что они могут снижать урожай. От этого недостатка свободен ген *Run 8* канадского сорта Мильтон.

У льна донором устойчивости к опасным болезням (фузариозу, ржавчине), служат японский сорт Аояги и австралийский сорт Курронг, обладающий тремя генами устойчивости к ржавчине.

Донором короткостебельности пшеницы является сорт Norin 10, имеющий гены Rht 1 и Rht 2. Однако эти гены тесно сцеплены с генами, снижающими содержание белка в зерне пшеницы. Выдающимся донором короткостебельности, свободным от данной отрицательной корреляции, является мутантная форма озимой пшеницы Краснодарский карлик 1 (гены Rht 8, Rht 11), полученная из знаменитого сорта Безостая 1.

Донорами скороспелости большинства современных сортов озимой пшеницы являются европейские сорта Гусарка

Таблица 4.4

Доноры ценных признаков для селекции экономически значимых культур, созданные в ВИРе в 2002–2009 гг.

Культура	Донорский признак	Число	Название донора
Тритикале	Скороспелость	2	Золотой гребешок, Скорый
Озимая рожь	Короткостебельность, устойчивость к полеганию	1	Тринодис
	ЦМС	2	Л 708 мс, Л 718 мс
	Закрепители ЦМС	2	Л 708 зс, Л 718 зс
	Скороспелость	1	Ранняя 1
	Короткостебельность, устойчивость к грибным болезням	4	Бета, Сигма, Россиянка 2/01, Тим 2
Ячмень	Алюмотолерантность	1	Фауст
	Голозерность, устойчивость к пыльной головне	1	Бекман
Овес	Короткостебельность, устойчивость к полеганию	5	Соку, Ракот, Ханоми 1 и 2, Совот
Картофель	Устойчивость к фитофторозу листьев и клубней	6	97-154-6, 95-29-2 и др.
	Устойчивость к 2...3 патотипам золотистой нематоды	10	Adora, Sante и др.
	Устойчивость к фитофторозу ботвы	3	97-155-1, 159-1, 97-165-5
	Устойчивость к вирусу Y	2	97-157-1, 97-80-1
Лен	Устойчивость к бурой ржавчине	1	ВИР 14
Горох	Детерминантный рост стебля, многоплодность	1	МС-2Д

(Болгария), Бисерка (Сербия). Они легко беккроссируются, дают фертильное потомство и передают признак короткостебельности.

У большинства сортов пшеницы иммунитет к бурой ржавчине обуславливается наличием устойчивости от *Aegilops elongatum*, устойчивость к мучнистой росе — от *Tr. timopheevi*, *Tr. carthlicum*, *Tr. dicoccum*. Иммунитет к бурой ржавчине имеют сорта США Ribe 67, Arthur 71 (Lr 9), донор которого — сорт Transfer. Устойчивость типа Transfer была получена путем транслокации участка хромосомы *Aegilops umbellulata* в хромосому 6В пшеницы.

Сорт озимой пшеницы Заря — донор устойчивости к твердой головне.

Созданный в ВИРе донор подсолнечника ВИР 793 характеризуется раннеспелостью, ветвистостью (с целью длительного продуцирования большого количества пыльцы), устойчивостью к ложной мучнистой росе, хорошей комбинационной способностью (см. цв. вкл., ил. 3).

Граница между источниками и донорами достаточно условна. Источник по мере изучения приобретает статус донора, но степень его изученности может быть различна и возрастает по мере использования образца в селекционных программах. Часто примитивные сорта, обладающие каким-либо ценным геном, используют для передачи этого гена сортам, обладающим комплексом ценных признаков. Так, гены устойчивости к пыльной головне ячменя были переданы из уже упомянутого сорта Джет в ряд канадских сортов Конквист, Бананза и др.

4.6. СОРТООБРАЗУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ

Если образец принимал участие в создании многих сортов, говорят о его высокой сортообразующей способности. Выдающейся сортообразующей способностью отличаются выведенные в СССР сорта озимой пшеницы Безостая 1, Мироновская 808 и Одесская 16. Они вошли в родословную почти всех районированных в России сортов этой культуры.

У яровой мягкой пшеницы хорошей сортообразующей способностью обладает сорт Саратовская 29 селекции НИИСХ Юго-Востока.

Важную роль в селекции льна-долгунца в России и Белоруссии сыграл сорт Л1120, обладающий устойчивостью к полеганию и к фузариозному увяданию.

Старый русский сорт яблони Антоновка вошел в родословную многих русских и американских сортов из-за своей относительной устойчивости к парше и прекрасных вкусовых качеств.

4.7.

КОЛЛЕКЦИОННЫЕ ПОСЕВЫ (ПОСАДКИ), ИХ ВИДЫ

Исходный материал селекционные учреждения получают из ресурсных центров (в России — из ВИРа), из других селекционных учреждений в порядке покупки или обмена или создают по специальным программам.

Коллекционный материал высевают в коллекционном питомнике (часто говорят — «в коллекции») (см. цв. вкл., ил. 2). Изучение его может быть очень кратковременным, в течение года, а может растянуться на два и более лет для особенно перспективных образцов.

Естественно, что у плодовых многолетних культур коллекция, которую называют коллекционным садом, существует длительное время и только пополняется новыми формами.

Образцы, показавшие себя наилучшим образом, образуют рабочую коллекцию, использующуюся для создания популяций, предназначенных для отбора. Их хранят, время от времени пересевают, вовлекают в гибридизацию, используют для создания мутантов и т. д. Другие образцы обычно не сохраняют: для нересурсного селекционного учреждения (учреждения, предназначенного для поддержания генетического разнообразия растений) они не представляют интереса. Естественно, если образец уже достаточно хорошо изучен в другом селекционном учреждении или является продуктом собственной селекции и также надежно испытан, помещать его в коллекционный питомник нет необходимости.

4.8. ДОКУМЕНТАЦИЯ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА

Все образцы, поступившие в селекционное учреждение, документируются. Это делается для того, чтобы всегда была возможность проследить родословную сорта, в создании которого принял участие тот или иной образец, а также чтобы исключить повторное изучение, если та же самая форма поступила в учреждение повторно. Фиксируется название образца, учреждение, из которого он поступил, коллекционный номер, под которым он числится в этом учреждении (в России часто это коллекционный номер ВИР, который предваряется литерой «К», например К-1271), его признаки и свойства, если они известны. Все это заносят в Каталог исходного материала, или в Основной каталог, имеющий форму журнала, картотеки или компьютерной базы данных. Во всем мире все документы, ведущиеся в электронном виде, в том числе и компьютерные базы данных, дублируются на бумажном носителе.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Перечислите виды исходного материала для селекции.
2. Каково значение исходного материала для селекции?
3. В чем суть закона гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова?
4. Каково значение закона гомологических рядов наследственной изменчивости для селекции?
5. Что значит эколого-географический принцип в систематике культурных растений?
6. Экотип (агроэкотип), введенный Н. И. Вавиловым, и его место в систематике растений.
7. Учение о центрах происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову) и его значение для селекции.
8. Какова структура ВНИИР им. Н. И. Вавилова и его основные функции?
9. Каковы основные формы интродукции растений?
10. Дайте определение донора и источника хозяйственно полезных признаков и свойств растений.
11. Что понимается под сортообразующей способностью конкретного образца?
12. Как документируется исходный материал, поступающий в селекционные учреждения?

ВНУТРИВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

5.1. АНАЛИТИЧЕСКАЯ И СИНТЕТИЧЕСКАЯ СЕЛЕКЦИИ

Аналитическая селекция основана на отборе из уже существующих популяций. Таковыми являлись крестьянские сорта, из которых селекционеры в самом начале возникновения профессиональной селекции создали первые селекционные сорта. У самоопыляющихся культур это были, как правило, индивидуальные отборы, у перекрестноопыляющихся и вегетативно размножаемых (кроме многолетних) — массовые. Примеров такой селекции известно множество. Путем аналитической селекции в России вывели следующие сорта озимой пшеницы: Кооператорка, Московская 2453, Гостианум 237; отбором из Белоколоски безостой был создан сорт Ульяновка, из Высоколитовки — сорт Эритроспермум 917. Многие сорта ржи — Вятка, Лисицына, Волжанка и др. — получены на базе местных сортов, как и сорта яровой пшеницы — Лютесценс 62, Мильтурум 321, ячменя Винер, овса Московский 315, картофеля Лорх, гречихи Богатырь и др.

В настоящее время аналитическая селекция практически исчерпала свои воз-

возможности и применяется только эпизодически в форме отбора из существующих селекционных сортов в случае их популярности. Так, из сорта озимой пшеницы Прибой был отобран устойчивый к желтой ржавчине сорт Степняк, из сорта озимой тритикале Гармония — сорт Валентин, из сорта Стрельна 11 — Александр. Используется аналитическая селекция и у культур, с которыми селекционная работа началась сравнительно недавно, как, например, Галега восточная.

Селекция, основанная на гибридизации, называется **синтетической**.

В настоящее время самым распространенным методом создания популяций для отбора элитных растений является внутривидовая гибридизация. Другие методы создания популяций (отдаленная гибридизация, мутагенез, биотехнологические методы) часто предваряют внутривидовую гибридизацию. Их применяют для получения исходного материала или при создании популяций, отборы из которых используют для заключительного внутривидового скрещивания. Например, продукты отдаленной гибридизации скрещивают с образцами селективируемой культуры, чтобы вытеснить нежелательный генетический материал другого вида.

5.2. ВОЗМОЖНОСТИ ГИБРИДНОГО РЕКОМБИНОГЕНЕЗА

Возможности рекомбиногенеза, т. е. «перетасовки» генетического материала с целью выделения наиболее желательных сочетаний, необычайно велики. Это можно продемонстрировать на примере такой хорошо изученной в генетическом отношении культуры, как горох. У этого растения семь пар хромосом. Если скрестить два сорта гороха, то в F_1 половина хромосом будет от одного, а половина — от другого родителя. Если в каждой паре хромосом имеется отличие хотя бы по одному гену (разные аллели гена), т. е. хромосомы неодинаковы, в F_2 при свободной их рекомбинации возможно 128 комбинаций. Если же представить, что имеется хотя бы пять вариантов каждой хромосомы (по комби-

нации аллелей) у разных сортов, то количество возможных комбинаций возрастает до 235 (34 359 738 368). На самом деле комбинаторика аллелей в хромосоме может быть во много раз больше. А если учесть и кроссинговер (который, в общем, не поддается точному количественному учету), то возможности рекомбинаогенеза кажутся безграничными. Однако для селекционера представляют интерес далеко не все случаи комбинаторики, а только те, которые обуславливают хороший хозяйственный результат. Кроме того, имеет значение и «запрет» на свободную рекомбинацию в виде ассоциации генов в блоки. Кстати, такие блоки также могут давать хороший хозяйственный эффект.

Тем не менее вероятности появления различных комбинаций генов при внутривидовой гибридизации чрезвычайно высоки.

5.3. КОМБИНАЦИОННАЯ И ТРАНСГРЕССИВНАЯ СЕЛЕКЦИИ. НОВООБРАЗОВАНИЯ

Синтетическая селекция может быть двух видов — **комбинационная** и **трансгрессивная**. Первая заключается в объединении хозяйственно полезных признаков родителей. Вторая — в увеличении или уменьшении полезного признака по сравнению с родительскими формами (положительная или отрицательная трансгрессия), например сокращение вегетационного периода.

Суть трансгрессивного расщепления, известного в генетике как расщепление при полимерии (когда контроль признака осуществляется более чем одним геном и когда вклад доминантных аллелей значительнее, чем рецессивных), можно представить в виде самой простой двухлокусной модели: $A1A1a2a2 \times a1a1A2A2$. В F_2 возможно появление положительной ($A1A1A2A2$) и отрицательной ($a1a1a2a2$) трансгрессии.

В селекционной практике оба вида селекции, как правило, не разделяют.

В результате гибридизации иногда возникают **новообразования** — свойства (признаки), которых не было ни

у одного из родителей. Так, при скрещивании двух «сладких» (безалкалоидных) форм люпина может возникнуть «горькая», двух яровых форм пшеницы — озимая. Причина этого явления кроется в особенностях рекомбинации на генотипическом уровне. Например, свойство озимости/яровости у мягкой пшеницы контролируется четырьмя Vrn генами. Озимая форма возникает только тогда, когда все аллели этих локусов рецессивны. Если скрещиваются две яровые формы, из которых одна имеет рецессивные аллели в двух локусах, а вторая — в двух других, то в расщеплении может появиться растение, у которого все аллели будут только рецессивными.

В общем, разделение эффектов гибридизации на комбинативные, трансгрессивные и новообразования имеет чисто фенотипический характер: основа одна — генотипическая рекомбинация.

5.4. ПРИНЦИПЫ ПОДБОРА ПАР ДЛЯ СКРЕЩИВАНИЯ

Самое важное в гибридизации — это подбор пар для скрещивания. Удачная гибридная комбинация во многом определяет успех селекционной работы. Поэтому важно определить, насколько ценным окажется то или иное скрещивание. Прогноз очень неточен, и этот недостаток селекционеры стараются компенсировать большим числом гибридных комбинаций в надежде на то, что какая-нибудь из них окажется результативной. В НИИСХ ЦРНЗ, например, в отдельные годы делали до 800 гибридных комбинаций ячменя и до 550 — яровой пшеницы. В СИММУТ выполняют 3...5 тыс. гибридных комбинаций пшеницы в течение года.

Подбирая родительские пары, селекционер руководствуется определенными принципами. Существуют два всеобъемлющих принципа подбора пар для скрещивания:

- по взаимному дополнению;
- по генетической дивергенции.

Остальные, даже имеющие фундаментальное значение, вытекают из них.

Принцип взаимного дополнения означает взаимную компенсацию недостатков одного родителя достоинствами другого. Например, одна из форм пшеницы обладает высокой урожайностью, устойчивостью к полеганию, к бурой ржавчине, но невысокими хлебопекарными качествами, восприимчива к мучнистой росе, слишком позднеспелая. Ее целесообразно скрестить с образцом, устойчивым к мучнистой росе, хотя и обладающим средней урожайностью, не самой высокой устойчивостью к полеганию и бурой ржавчине, более скороспелым.

Данный принцип имеет обратную сторону, которая формулируется как подбор по наименьшему количеству отрицательных признаков. Это означает, что надежда на удачную рекомбинацию в случае, если родители имеют много отрицательных признаков, хотя бы и взаимно компенсирующихся, едва ли осуществится. Гораздо лучше, если у обоих родителей часть признаков имеет одинаково высокий уровень или хотя бы у одного — средний. Знаменитый селекционер П. П. Лукьяненко считал, что при селекции на устойчивость к ржавчине один из родителей должен обладать полной устойчивостью к заболеванию, а другой — хотя бы средней.

Если известна генетика признака, то принцип подбора пар по взаимному дополнению основывается и на этой информации, выводя тем самым данный метод для скрещивания на более высокий уровень.

Известный сербский селекционер С. Борович выделял три концепции подбора родительских пар:

- сорта, когда скрещивается в различных комбинациях большое количество сортов, характеристики которых неизвестны;
- признака, когда признаки исходного материала известны и задача заключается в том, чтобы их рекомбинировать наилучшим образом;
- гена, когда подбор ведется на основании генотипического контроля признака, что означает более высокий уровень изученности исходного материала.

Собственно, концепция сорта несколько выпадает из проблемы подбора пар, здесь ставка на то, что вероятность

удачной комбинации возрастает при увеличении их числа. Вторая и третья концепции равнозначны принципам подбора пар по взаимному дополнению и генетической дивергенции.

Планируя объединение хозяйственно ценных свойств родительских форм, селекционер отдает себе отчет, что свойства и признаки, как правило, связаны корреляционными зависимостями, в том числе и отрицательными. Так, высокая урожайность плохо совмещается со скороспелостью, высоким содержанием белка в зерне, устойчивостью к засухе. Но всегда можно надеяться на частичное преодоление таких корреляций.

Подбор пар для скрещивания по генетической дивергенции означает скрещивание форм, генетически отдаленных (но принадлежащих одному виду). Большие различия в генотипах создают больше возможностей для рекомбинации, чем в случае мало различающихся генотипов. Это предполагает большую вероятность объединения хозяйственно ценных свойств родителей. Кроме того, появляется больше возможностей для получения трансгрессий, поскольку у генетически отдаленных форм больше вероятности, что в одних и тех же локусах, отвечающих за количественный признак, окажутся различные аллели.

Насколько генетически отличаются родительские формы, возможно установить, проведя анализ их родословных или путевой анализ. Можно также ориентироваться по происхождению образцов. Если они из различных эколого-географических регионов, много шансов, что их генотипы сильно различаются.

Рассматриваемые принципы подбора пар не противоречат, а взаимно дополняют друг друга и в практической селекции не всегда могут быть разделены. Генетическая отдаленность сопровождается различиями в фенотипах, а последнее, в свою очередь, указывает на генетическую отдаленность.

Выше говорилось о том, что другие принципы подбора пар вытекают из двух, только что изложенных. Почти все они представляют собой частные случаи фенотипической комбинаторики. Например, объединением более коротких

(по сравнению с другими) межфазных периодов вегетации от разных родителей пытаются добиться в гибридах большей скороспелости. Объединением наиболее высоких показателей элементов структуры урожайности — добиться увеличения урожайности (например, объединение крупного зерна у одного из родителей с большим числом зерен в колосе у другого — подбор по элементам структуры урожая по В. Е. Писареву). Все эти частные случаи имеют тот недостаток, что они не учитывают значения отрицательных корреляций признаков, о чем уже сказано выше. Так, крупность зерна связана отрицательной корреляцией с числом зерен из-за ограниченной возможности растения создавать питательную базу: если в колосе пшеницы формируется большое число зерен, то они будут мелкими.

К частным случаям относится и подбор пар с целью объединить гены, отвечающие за один признак. Его часто применяют, например, в селекции на устойчивость к болезням. Объединяют два и более генов, отвечающих за так называемую расоспецифическую устойчивость к болезни. Если один ген защищает сорт от одной расы, а другой — от другой, то защита будет более надежной. Или объединяют расоспецифическую устойчивость (называемую вертикальной) с нерасоспецифической, определяемой многими малыми генами (горизонтальная устойчивость), в тех же целях.

Фундаментальное значение имеет подбор пар по эколого-географическому принципу, в известной мере объединяющего элементы принципа подбора по взаимному дополнению и по генетической дивергенции. Выше говорилось о том, что эколого-географическая отдаленность свидетельствует и о генетической дивергенции, последняя же — о различиях по хозяйственно ценным признакам. Под подбором по эколого-географическому принципу обычно понимают скрещивание местных форм, адаптированных к условиям данного региона, и форм инорайонного происхождения, привлекаемых в скрещивание ради свойств, которые у местного материала отсутствуют. Но это может быть скрещивание и форм, не принадлежащих данному региону, а взятых из других местностей, однако требование

адаптивности одного из родителей остается в силе. И. В. Мичурин брал для гибридизации формы из мест с суровым климатом в надежде, что они привнесут в гибрид зимостойкость, достаточную для благополучной перезимовки в Черноземье, и южные сорта с высокими потребительскими качествами. Так, при выведении сорта груши Бере зимняя Мичурина были скрещены уссурийская груша и сорт из Франции Бере рояль.

Подбор пар по принципу эколого-географической отдаленности применяли многие выдающиеся селекционеры. П. П. Лукьяненко использовал озимые пшеницы Кубани в качестве местной экологической основы, привлекая в качестве второго родителя инорайонные сорта, главным образом за устойчивость к различным видам ржавчины.

Существуют также генетико-статистические методы подбора пар для скрещивания, которые на первый взгляд способны давать более точный прогноз успешности гибридных комбинаций, чем простое изучение фенотипа образцов исходного материала. Но у них есть существенный недостаток — нетехнологичность.

Самый известный из указанных методов — диаллельный анализ. Он проводится путем скрещивания всех изучаемых образцов по принципу «каждый с каждым». Количество гибридных комбинаций при этом составляет $n \times (n - 1)$. Если не менять скрещиваемые образцы местами, т. е. не использовать их и в качестве матери, и в качестве отца, что дает гибриды с одним и тем же ядерным материалом, но с разной цитоплазмой (о таких скрещиваниях будет подробно сказано далее), то количество гибридных комбинаций уменьшится вдвое. Тем не менее при большом числе образцов это непосильная работа: например, если имеется 100 образцов, необходимо будет выполнить 4950 комбинаций. Далее требуется оценить первое гибридное поколение по интересующим селекционера признакам, т. е. заложить специальный опыт с повторениями. В результате будет получена оценка общей комбинационной способности (ОКС), и ее можно трактовать как уровень признака (например, продуктивности растения), который в среднем имеют все гибриды данного образца.

ОКС сорта свидетельствует об особенностях его полигенной системы, контролирующей признак, — она сочетается с полигенными системами других образцов в соответствии с упомянутым выше полимерным наследованием. Высокая ОКС говорит о селекционной ценности образца в качестве родительской формы. Соответственно два таких образца представляют собой перспективную гибридную комбинацию.

Таким образом, метод очень трудоемок. Кроме того, из выполненных гибридных комбинаций можно использовать для дальнейшей работы только те, у которых высокая ОКС родителей, а семена остальных будут забракованы. Поэтому оказывается более выгодным использовать менее информативные способы подбора пар, при которых ценность гибридных комбинаций устанавливается попутно в процессе браковки потомств отобранных из них растений в оценочных питомниках селекционного процесса, и добиваться успеха за счет большого числа гибридных комбинаций. Постоянный анализ числа и ценности потомств элитных растений, отобранных из гибридных популяций, позволяет выявлять наиболее ценные родительские формы и использовать их для новых скрещиваний, а иногда даже для повторения уже полученных однажды гибридных комбинаций в большем объеме.

Диаллельный анализ может быть применен для исследовательских работ и, возможно, для оценки узкого круга образцов, если есть основания считать, что среди них окажутся наиболее перспективные для гибридизации. Этот метод используется также при селекции гетерозисных гибридов, о которых речь пойдет далее.

5.5. ТИПЫ СКРЕЩИВАНИЯ

В селекции используют два типа скрещиваний: простые и сложные. Простые или парные скрещивания — это скрещивания двух родительских форм, сложные — скрещивания более двух родительских форм (разумеется, не одновременно) или повторные скрещивания с одним из родителей.

5.5.1. ПРОСТЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ

Простые скрещивания бывают **прямыми** и **обратными**. Используя буквенные символы родительских форм, их можно записать следующим образом: $A \times B$ и $B \times A$. Первая буква в формуле скрещивания означает материнскую форму, вторая — отцовскую. Первое скрещивание — прямое, второе — обратное. Но ничто не мешает считать второе скрещивание прямым, а первое — обратным, нужно только при записи поменять их местами.

Система прямого и обратного скрещивания носит название **реципрокного скрещивания**. И прямой, и обратный гибрид будут иметь одинаковый ядерный (хромосомный) материал, но отличаться цитоплазмой, поскольку та наследуется только по материнской линии.

В селекции реципрокное скрещивание применяется редко, поскольку селекционер заранее определяет, какую цитоплазму он хочет иметь в гибриде. Обычно отдают предпочтение местной форме, поскольку считается, что адаптивность к почвенно-климатическим условиям в какой-то степени контролируется плазмогенами.

Кроме того, от выбора той или иной формы в качестве материнской или отцовской иногда зависит сам успех скрещивания. Это часто наблюдается при отдаленных скрещиваниях, но может иметь место и при внутривидовых. Например, важно, какая родительская форма будет выступать в качестве материнской, а какая — в качестве отцовской, если они цветут не одновременно. Обычно форму, цветущую позднее, используют в качестве отцовской: яйцеклетки дольше сохраняют способность к оплодотворению, чем спермии. Реципрокное скрещивание может быть применено, если неизвестно, какое из скрещиваний — прямое или обратное — обеспечит большее завязывание гибридных семян, а есть основания считать, что они в этом отношении неравнозначны. Или хотят, чтобы в гибридной популяции присутствовали генотипы и с той, и с другой цитоплазмой.

Простые скрещивания могут складываться в системы скрещиваний, например такую, как описанная выше система диаллельного скрещивания.

5.5.2. СЛОЖНЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ

Среди сложных скрещиваний различают ступенчатые, возвратные, насыщающие (поглотительные) и конвергентные.

Задача **ступенчатого скрещивания** заключается в том, чтобы объединить полезные признаки и свойства, присущие различным родительским формам, в один гибрид путем последовательного скрещивания гибридов между собой или с другими родительскими формами. В качестве примера можно привести ряд формул скрещивания:

$$(A \times B) \times B; (A \times B) \times (B \times G); \{(A \times B) \times (B \times G)\} \times D.$$

Нужно иметь в виду возможное неравенство вкладов родительских форм в конечный результат. Так, в первой формуле сорт В привнесет в гибрид 50% ядерного материала, а сорта А и Б — только по 25%. Здесь на последнем этапе целесообразно использовать наиболее ценный сорт.

Существуют два варианта проведения ступенчатых скрещиваний:

- скрещивают первые гибридные поколения — так называемые межгибридные скрещивания;
- получение второго или более поздних поколений, отбор рекомбинантов, ради которых скрещивание было проведено (сочетающих те признаки родителей, которые было намечено объединить), а затем дальнейшие скрещивания.

Оба варианта имеют достоинства и недостатки, которые отметим в предлагаемой ниже модели.

Поставлена цель объединить в одном генотипе доминантные аллели, которыми обладают четыре формы: AAbbccdd, aaBBccdd, aabbCCdd и aabbccDD, с целью отобрать в гибридной популяции генотип AABBCDD.

В первом случае выполним эту задачу посредством ступенчатых скрещиваний.

1-й год

Первые скрещивания:

(AAbbccdd × aaBBccdd) и (aabbCCdd × aabbccDD).

2-й год

Выращивание F₁:

AaBbccdd aabbCcDd.

3-й год

Отбор нужных генотипов в F₂:

AABBccdd и aabbCCDD.

Каждый из них встречается как 1/16 (расщепление при дигибридном скрещивании).

4-й год

Второе скрещивание:

AABBccdd × aabbCCDD.

5-й год

Выращивание F₁:

AaBbCcDd.

6-й год

Отбор нужных генотипов в F₂:

AABBCCDD.

Теоретическая встречаемость генотипа AABBCCDD в популяции равна 1/256.

Таким образом, работа может быть выполнена за шесть поколений с минимальной частотой встречаемости нужного генотипа не менее 1/256.

Выполним ту же задачу посредством межгибридных скрещиваний.

1-й год

Первые скрещивания:

(AAbbccdd × aaBBccdd) и (aabbCCdd × aabbccDD).

2-й год

Второе скрещивание:

$AaBbccdd \times aabbCcDd$.

3-й год

Выращивание F_1 :

$AaBbCcDd$.

Кроме указанного, в F_1 будут и другие генотипы. Встречаемость генотипа $AaBbCcDd$ в популяции $1/16$, так как гаметы $ABcd$ и $abCD$ родителей составляют $1/4$ всего набора гамет ($1/4 \times 1/4 = 1/16$).

4-й год

Отбор нужных генотипов в F_2 :

$AABVCCDD$.

Теоретическая встречаемость генотипа $AABVCCDD$ в популяции F_2 составит $1/16$ (встречаемость генотипа $AaBbCcDd$ в F_1) $\times 1/256$ (встречаемость генотипа $AABVCCDD$ в F_2 от расщепления $AaBbCcDd$). Следовательно, встречаемость искомого генотипа в популяции $1/16 \times 1/256 = 1/4096$.

В этой модели есть одна условность: можно заранее при ступенчатых скрещиваниях извлечь из популяции на третий год работы генотип $AaBbCcDd$ и на четвертый год работы иметь дело только с расщеплением этого генотипа, а не со всей популяцией. И тогда искомый генотип будет выщепляться в отношении $1/256$, как и во втором варианте. Но это — модель. В реальной селекции при полигенном наследовании выделить заранее генотип, который даст необходимое расщепление, невозможно или очень трудно.

Таким образом, вариант межгибридных скрещиваний дает возможность завершить работу за четыре года, но зато селекционер столкнется с большими трудностями при отборе из-за редкой встречаемости ценных рекомбинантов. При использовании ступенчатых скрещиваний работу придется вести на два года дольше, но отбор может быть

более успешным. Последнее обстоятельство объясняет, почему селекционеры так редко прибегают к межгибридным скрещиваниям, несмотря на, казалось бы, очевидную возможность ускорить работу. Хотя такие примеры есть. Так, сорт озимой пшеницы Безостая 2 получен от скрещивания F_1 (Нойцухт \times Безостая 4) \times Безостая 1; сорт ячменя Степовый — F_1 (Одесский 14 \times Одесский 9) \times Уманский.

В настоящее время подавляющее число сортов сельскохозяйственных культур создано методом ступенчатой гибридизации. Однако часто разные этапы скрещиваний проводились в разное время в разных селекционных учреждениях. Поэтому ступенчатыми скрещиваниями следует считать скрещивания, выполненные в каком-либо конкретном селекционном учреждении в рамках единой селекционной программы.

Скрещивания, выполненные на сортах, уже используемых в производстве, а то и выведенных в разных учреждениях и даже в разных странах, ступенчатыми скрещиваниями называть нецелесообразно. Ведь работали разные селекционеры по разным программам без какой-либо преемственности. В этих случаях следует говорить о родословных сортов. Каждый сорт культуры, селекция которой началась достаточно давно, часто имеет в своей родословной несколько сортов и, если считать каждое скрещивание «ступенькой», простых скрещиваний в селекции вообще не останется.

Когда возникает необходимость увеличить в гибриде долю наследственного материала одного из родителей, прибегают к **возвратному скрещиванию** или **беккросу**.

Возвратное скрещивание заключается в скрещивании гибрида с одним из родителей, с тем, свойства которого в гибриде хотят усилить: $(A \times B) \times A$ или $(A \times B) \times B$. Если хотят иметь в гибриде и цитоплазму B, то первое скрещивание — $B \times A$.

Примером использования возвратных скрещиваний могут служить родословные сортов озимой пшеницы:

- Краснодарская 46 — F_1 (Безостая 1 \times Одесская 16) \times Безостая 1.
- Обрий — F_1 (Red River 68 \times Одесская 51) \times Одесская 51.

Самоопыление полученных растений,
их полинейный посев, отбор и
объединение гомозиготных линий.

Р (улучшаемый сорт, рекуррентный родитель), Д (донор)

1-е скрещивание:	$P \times D = PD$	(50% от Р)
1-й беккросс	$BC1 : PD \times P = P^2D$	(75% от Р)
2-й беккросс	$BC2 : P^2D \times P = P^3D$	(87,5% от Р)
.....		
6-й беккросс	$BC6 : P^6D \times P = P^7D$	(99,2% от Р)

Рис. 5.1

Схема насыщающего скрещивания

Если необходимо от одного из родителей передать только один ген, используют **насыщающие скрещивания**. Они представляют собой систему беккроссов, в которых сорт, получающий ген, все время повторяется, а сорт, из которого ген берется, участвует только в первом скрещивании, которое беккроссом не является. Первый сорт называют рекуррентом (от *англ.* *recure* — повторяться), второй — донором. Схема насыщающего скрещивания представлена на рисунке 5.1.

Здесь цитоплазма гибрида берется от рекуррентного сорта, что чаще всего бывает, но можно взять ее и от донора, используя донор в первом скрещивании в качестве материнской формы. Суть последовательных беккроссов в том, что ядерный материал донора постепенно заменяется на материал рекуррента, но при этом все время нужно следить за тем, чтобы ген донора, который передается рекурренту, оставался. На рисунке 5.1 показана доля ядерного материала рекуррента после каждого скрещивания. Эта доля взята из расчета, что ядерный материал родителей после каждого скрещивания в популяции будет представлен поровну, хотя на самом деле могут быть существенные отклонения, связанные со случайным распределением хромосом в мейозе и отбором для следующего скрещивания только тех растений гибрида (да и то не всех), которые содержат передаваемый ген. Считают, что шесть беккроссов достаточно, чтобы вытеснить ядерный материал донора.

Показатель степени при символе рекуррентного сорта указывает номер скрещивания (он будет больше на один номер беккрасса) и показывает увеличение доли ядерного материала рекуррента. По нему можно судить и о доле рекуррента, и о доле донора после каждого скрещивания по формулам: $P = 1 - 0,5^n$; $D = 0,5^n$.

Завершение насыщающего скрещивания, а также некоторые особенности беккроссирования зависят от того, какой аллель, доминантный или рецессивный, вводится в рекуррентный сорт.

При введении доминантного аллеля ведут непрерывное беккроссирование, поскольку после каждого скрещивания растения, в генотипе которых присутствует этот аллель и которые нужно повторно беккроссировать, можно идентифицировать. Например, если вводится доминантный аллель гена устойчивости к болезни, обуславливающий иммунитет, присутствие его легко обнаруживается при посеве на инфекционном фоне. После заключительного беккроссирования получают популяцию гомозиготных рецессивов и гетерозигот. Гетерозиготы подвергают самоопылению с тем, чтобы получить доминантные гомозиготы. Они по фенотипу не отличимы от гетерозигот. Приходится потомство каждого растения на следующий год высевать отдельно. Те потомства, которые не дадут расщепления, и будут конечным продуктом насыщающего скрещивания. Их можно объединить.

Если вводится рецессивный аллель, то после первого беккрасса в популяции будут гомозиготные доминантные и гетерозиготные генотипы. Фенотипически они неразличимы. Придется провести самоопыление и в потомстве от него взять для беккроссирования гомозиготные рецессивы. В дальнейшем самоопыление придется проводить через два беккрасса. Зато после последнего самоопыления сразу выявятся гомозиготные рецессивы как конечный продукт насыщения.

Если беккроссирование чередуется с самоопылением, говорят о прерывающемся беккроссировании. В итоге на введение рецессивного аллеля придется затратить 11 лет,

на введение доминантного — 9. Это слишком долго, поэтому насыщающие скрещивания требуют работы в закрытом грунте, чтобы получать в течение года 3...4 поколения.

Прерывать беккроссирование при введении рецессивного аллеля можно и реже, чем через 2 беккросса. Но тогда придется вести третий беккросс «вслепую», т. е. опылять такое количество растений, чтобы между ними с высокой вероятностью были и необходимые гетерозиготные генотипы. Естественно, что и популяция после такого беккросса должна быть обширной, чтобы при самоопылении в ней обнаружились рецессивные гомозиготы. Можно ограничиться меньшим, чем указано выше, числом беккроссов, если удастся быстрее освободиться от ядерного материала донора (напомним, что доли ядерного материала рекуррента рассчитаны из предположения о точном делении поровну ядерного материала родителей в потомстве после каждого скрещивания, а на самом деле возможны значительные отклонения). Этого можно достигнуть, применив параллельно с беккроссированием отбор на фенотип рекуррентного родителя. Кроме того, беккроссирование прекращают раньше, если нет необходимости полностью освободиться от ядерного материала донора, поскольку некоторые его свойства и признаки, помимо специально передаваемого, желательны передать гибриду. Тогда говорят о неполном беккроссировании. Но в этом случае необходим специальный отбор на указанные признаки.

Ввести от донора один аллель в рекуррентный сорт путем насыщающих скрещиваний, по-видимому, невозможно из-за сцепления генов на хромосоме. Вводится группа генов, что может иметь как положительные, так и отрицательные последствия. Если один из этих генов контролирует нежелательный признак, а сцепление тесное, то вся работа, возможно, обречена на неудачу. Известен случай, когда при введении гена устойчивости к бурой ржавчине Lr 9 в сорт яровой пшеницы Саратовская 29 даже после 15 беккроссов (считая все беккроссирование при передаче гена от сорта к сорту) не удалось освободиться от

коричневатого цвета муки, связанного с этим геном. Первоначально донором выступала форма Трансфер, из которой ген попал в сорт Чайниз спринг, затем в сорт Тетчер (США) и уже из этого сорта — в сорт Саратовская 29.

Сцепление гена, который намериваются ввести в рекуррентный сорт с другим геном, может оказаться полезным, если этот другой ген можно использовать в качестве маркера. Тогда его присутствие в продуктах беккрасса будет указывать и на наличие передаваемого в рекуррентный сорт гена, который фенотипически может не проявляться явно. Например, при передаче гена высокого содержания лизина в белке у ячменя использовали его сцепление с геном (аллелем), контролирующим войлочную (коротковолосистую или вообще без опушения) щетинку при основании зерна (рудимент второго цветка в колоске). Контролировать присутствие этого аллеля, конечно, гораздо проще, чем содержание лизина в белке. К сожалению, сцепление недостаточно тесное, и маркер может указывать на низколизиновые формы. Однако можно очертить круг растений, среди которых должны присутствовать высоколизиновые формы, а затем уже прибегать к прямому анализу содержания лизина.

С помощью насыщающих скрещиваний вводят, как правило, один ген. Одновременное введение двух несцепленных генов от одного донора представляет более сложную задачу, поскольку приходится увеличивать объем популяций, чтобы в расщеплении обнаруживались генотипы, содержащие оба вводимых аллеля. Да и такие доноры редки. Введение трех и более генов одновременно практически невозможно.

Поскольку генетические формулы скрещивания при введении определенного аллеля просты, а расщепление подчиняется законам Менделя, всегда есть возможность расчетным путем определить объем популяций, достаточный для того, чтобы в них оказались требуемые генотипы.

Насыщающие скрещивания проводят, как правило, у самоопыляющихся культур. У перекрестноопыляющихся возникают дополнительные сложности: необходимо

увеличивать объем скрещиваний, чтобы разнообразить генотипы, вовлекаемые в гибридизацию, что позволяет избегать инбредной депрессии.

Сложно проводить этот вид гибридизации у двулетних и, тем более, многолетних культур из-за длительности временного промежутка между поколениями. Тем не менее известна работа американских селекционеров по введению гена устойчивости к парше яблони от дикого вида *Malus floribunda* в генотип культурной яблони. Правда, сделано было всего четыре беккросса.

Путем насыщающих скрещиваний можно передать рекуррентному сорту любой моногенный (в крайнем случае — дигенный) признак. При этом, конечно, приходится считаться с плейотропным действием гена, которое может оказаться неприемлемым. Часто трудность заключается в распознавании требуемых генотипов. Так, отмечены случаи «потери» гена высоколизиновости у ячменя при попытке передать его в низколизиновые сорта. Правда, тут может быть и другая причина: в новой генотипической среде ген перестает экспрессироваться. Насыщающие скрещивания часто использовались для передачи генов низкостебельности у злаков, признака «тенакс» (неосыпаемости семян, связанной с гипертрофией семяножки) у гороха, передачи генов устойчивости к болезням и вредителям у кукурузы.

На использовании насыщающих скрещиваний основано создание многолинейных сортов — это смесь линий, полученных на основе одного рекуррентного сорта путем насыщающих скрещиваний с разными донорами, обладающими генами устойчивости к различным расам патогена. Многолинейный сорт лучше противостоит эпифитотии за счет того, что большая часть спор, попав на растения, устойчивые к расам, представленным этими спорами линий, пропадает.

Если в сорт нужно ввести два или больше генов от разных доноров, прибегают к **конвергентным скрещиваниям** — это параллельные насыщающие скрещивания, в каждом из которых используется один и тот же рекуррентный сорт, но разные доноры. В результате получают

изогенные линии, различающиеся генами, введенными от доноров. Следующий этап заключается в скрещивании этих изогенных линий с целью объединить гены от разных доноров в одном образце.

5.6. ЭТАПЫ ТЕХНОЛОГИИ СКРЕЩИВАНИЯ

Технология скрещивания складывается из трех этапов: подготовки соцветий и цветков к скрещиванию, удаления мужских элементов, пыльников (кастрация), опыления. Не всегда в зависимости от особенностей той или иной культуры присутствуют все три этапа: первый или второй или оба вместе могут отсутствовать.

5.6.1. ПОДГОТОВКА МАТЕРИНСКОЙ ФОРМЫ К ГИБРИДИЗАЦИИ

Техническая работа по гибридизации основывается на знании биологии цветения и оплодотворения сельскохозяйственных культур, способов их размножения. Селекционное значение хазмогамии и клейстогамии сводится к возможности или невозможности свободного опыления кастрированных колосьев. Однако среди основных культурных растений невозможно указать строго клейстогамные формы. У пшеницы, например, клейстогамными являются верхние цветки колосков, которые при подготовке колоса к гибридизации уничтожаются. Гейтеногамия отчетливо может наблюдаться у однодомных раздельнополых растений (тыквенные).

Подготовка соцветий или цветков материнских растений к гибридизации заключается в выборе хорошо развитых растений с соцветиями и цветками, имеющими зеленые, еще незрелые пыльники. У пшеницы, ржи, например, удаляют слабые колоски, срезая верхнюю часть колоса и 2...4 нижних колоска, а в оставшихся колосках — третий и цветки более высокого порядка, у многорядного ячменя — верхние, нижние и боковые колоски, у льна — мелкие цветки в соцветии.

5.6.2.

КАСТРАЦИЯ

Для предотвращения самоопыления используются многочисленные механизмы. У двудомных растений (конопля, спаржа, клубника) удаляются мужские экземпляры из рядов материнской формы.

У гетеростильных культур, например гречихи, имеются два вида растений: с длинными пестиками и короткими тычинками и с короткими пестиками и длинными тычинками. От переопыления растений разных видов их семена завязываются (лигитимное опыление), от переопыления внутри каждого вида — нет (иллигитимное опыление). В случае гетеростилии из посева материнской формы удаляются длинно- или короткопестичные растения.

У однодомных раздельнополых растений проводится кастрация — удаляются мужские цветки (тыквенные) или мужские соцветия (кукуруза).

Возможность опыления без кастрации обеспечивается за счет протерогинии (более раннего созревания пестика по сравнению с тычинками) или протерандрии (противоположное протерогинии явление). Это применяется, в частности, у картофеля. Такую же возможность дает гетеростилия, например лонгостилия (более длинные, чем тычинки, пестики у томатов). Здесь у одного и того же образца нет диэции — мужских и женских растений.

Избежать кастрации часто позволяет явление самонесовместимости, обусловленное наличием серии аллелей самонесовместимости. В случае совпадения аллелей рыльца и пыльцы опыления не происходит.

Если не используются вышеперечисленные природные особенности и механизмы, проводят кастрацию — удаление пыльников. К этой трудоемкой операции приходится прибегать у многих культур: у зерновых злаков, зернобобовых, крупяных, льна, хлопчатника, овощных и плодовых культур.

Остроумное решение найдено для кастрации риса. У этой культуры для удаления пыльников требуются очень незначительные усилия, поэтому их отсасывают устройством, создающим вакуум.

Другая группа методов основана на меньшей чувствительности яйцеклеток к различным повреждающим агентам по сравнению с пылью. В качестве таких агентов используют относительно высокую температуру и специальные вещества — гаметоциды. Для кастрации сорго метелки погружают на 10 мин в воду, нагретую до температуры 44...48°C. В качестве гаметоцида на подсолнечнике применяют гиббереллин, обрабатывая его раствором растения в период образования корзинки. Другой гаметоцид — этрел — применяют для кастрации злаков во время выхода в трубку. Идет поиск и других гаметоцидов для различных культур. Эта работа ведется, в основном, для массового получения гибридов первого поколения у злаковых культур, чтобы затем непосредственно использовать их в производстве, о чем подробнее будет сказано в соответствующей главе. Химическая кастрация часто не дает стабильных результатов. Очевидно, это зависит от условий времени года и периода обработки.

5.6.3. ОПЫЛЕНИЕ. ЕГО ВИДЫ И ТЕХНИКА

При гибридизации различают три вида опыления: свободное, ограниченно свободное и принудительное. **Свободное** не значит неконтролируемое, в селекции оно применяется редко, поскольку исключает планирование гибридных комбинаций. Речь идет о естественных способах опыления при сохранении контроля за использованием определенных отцовских форм. Его применяют, когда самоопыление материнского образца исключено в силу морфологических особенностей культуры, позволяющих легко осуществить удаление мужских растений, например у двудомной конопли. Но возможно его использование и у культур, требующих кастрации обоеполых цветков. Примером может служить размещение площадок материнских сортов в массиве отцовского сорта при гибридизации пшеницы. При этом все побеги материнских растений, не подвергшиеся кастрации, вырезаются до цветения, а сам участок гибридизации должен быть пространственно изолирован от других образцов.

У перекрестноопыляющихся культур с выраженной самонесовместимостью (клевер, люцерна, капуста) можно получить гибридные семена, высевая рядом родительские сорта. Это могут быть и самоопылители-факультативные перекрестники (просо, чечевица), но тогда необходимо, чтобы гибридные растения в F_1 отличались от негибридных.

Ограниченно свободное опыление также использует естественные механизмы опыления, но в искусственно ограниченном пространстве (см. рис. 5.2 и цв. вкл., ил. 4).

Для изоляции кастрированных цветков и соцветий применяют соответственно индивидуальные или групповые изоляторы (см. рис. 5.3).

Для ветроопыляемых культур они должны быть плотными, поскольку пыльца у них мелкая и переносится ветром (обыкновенно применяют пергаментную бумагу), для насекомоопыляемых используют изоляторы из марли — они защищают от опылителей и в то же время позволяют сохранять для цветков оптимальную температуру и влажность воздуха. У гороха и льна просто окутывают кастрированный цветок тонким слоем ваты, а у картофеля надевают на столбик пестика отрезок овсяной (она толстая) соломы, заткнутый ваткой.

При гибридизации зерновых злаков кастрированные колосья помещают в изолятор, а когда рыльца созревают, вводят под изолятор отцовские колосья (метелки). Концы соломин отцовских колосьев помещают в емкость с водой, чтобы они преждевременно не засохли. Впрочем, в КНИИСХ, где этот метод разработан (почему и получил название «краснодарского»), теперь обходятся без воды, прямо вводя отцовские колосья в разрез верхушки изолятора.



Рис. 5.2
Ограниченно свободное
опыление сортов образцов
пшеницы

а



б



Рис. 5.3

Использование индивидуальных (а) и групповых (б) изоляторов

В последние годы популярным стал твел-метод, предложенный Н. Борлаугом: пылящий колос вводят в изолятор, раскрывая его верхушку, и вращают над материнским колосом, осыпая его пылью (рис. 5.4).

При гибридизации клевера (перекрестник) гибридизируемые образцы помещают под большой марлевый изолятор и запускают туда шмелей (шмели должны быть освобождены от посторонней пыли, их предварительно моют и сушат).

Принудительное опыление осуществляется путем нанесения пыли отцовского образца на рыльце пестика материнского растения. Пыльцу предварительно собирают, а опыляют цветки материнского растения с помощью кисточки, кусочка ватки на лучинке, пчелиной ножки (ножка пчелы, приклеенная к лучинке) или «из цветка в цветок», вкладывая пыльники отцовского растения в цветки материнского.

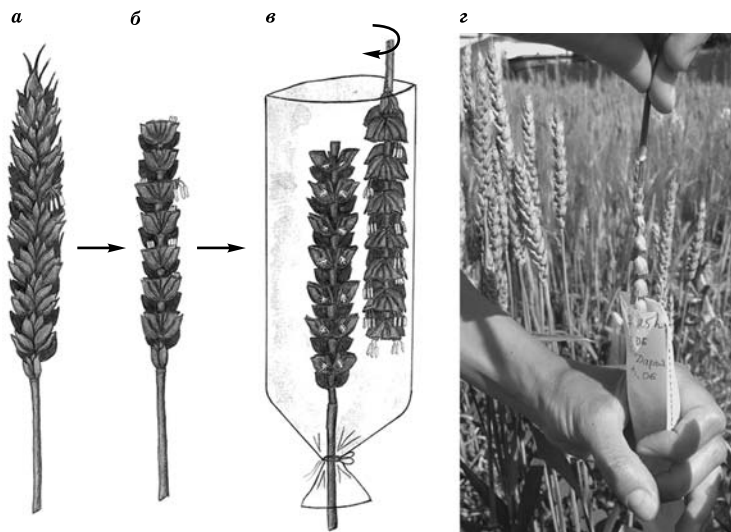


Рис. 5.4
Опыление пшеницы твел-методом:

а — колос опылителя в оптимальной фазе развития (начало цветения); *б* — подготовленный колос опылителя (подрезаны чешуи, начали удлиняться тычиночные нити, показались зрелые пыльники); *в* — помещение колоса опылителя и вращение его внутри изолятора вокруг прокастрированного материнского колоса; *г* — опыление в поле.

5.7. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ И РЫЛЕЦ

Для успеха гибридизации необходимо учитывать время созревания рылец и пыльников, продолжительность периода, в течение которого пыльца сохраняет оплодотворяющую способность, а яйцеклетки — способность к оплодотворению. У разных культур эти показатели сильно различаются. Так, у пыльцы злаков оплодотворяющая способность очень быстро снижается и примерно через 6 ч уже не годится для опыления. У гороха пыльца может храниться 2...3 сут, а у черной смородины — до 1 мес. Яйцеклетки у пшеницы остаются жизнеспособными в течение примерно 6 дней после кастрации, в холодную погоду — до 10 дней.

Ситуация, когда время цветения скрещиваемых форм не совпадает, заставляет искать способы ускорения или

замедления развития репродуктивных органов, а также способы их «консервации».

Самый простой способ совместить время цветения — посев в разные сроки.

Изменением продолжительности светового дня можно добиться существенного изменения наступления фазы цветения у растений длинного и короткого дня. Для этого можно использовать светонепроницаемые каркасы или досвечивание.

Чтобы получать гибриды озимых и яровых форм, последние нужно посеять заблаговременно в теплице или первые — прояровизировать.

Хранением пыльцы при пониженной температуре у некоторых культур удается поддерживать ее жизнеспособность длительное время. Так, у злаков хороших результатов добиваются, поставив колосья концами соломин в воду и поместив их в условия низкой положительной температуры (в холодильник). Велись опыты по длительному хранению пыльцы при отрицательных температурах (аналогично сперме животных). Но только у некоторых культур они дали положительные результаты (люпин и некоторые цитрусовые).

5.8. КОНТРОЛЬ ЗА КАЧЕСТВОМ ГИБРИДИЗАЦИИ

Контроль за качеством гибридизации определяется как завязываемостью семян (рис. 5.5), так и определением их гибридной природы. Последнее возможно, если отцовская форма имеет доминантный аллель, а материнская соответственно рецессивный. Тогда в посеве первого гибридного поколения нужно отбраковать те из них, которые обнаружат присутствие рецессива. Например, при гибридизации пшеницы рецессивом будут остистые, белые, неопушенные колосья. Иногда брак можно обнаружить непосредственно в первом поколении, т. е. в семенах, завязавшихся от гибридизации, используя ксенийность.

Ксенийность — это проявление признаков отцовской формы в гибридных семенах первого поколения. Но в гибридных семенах только зародыш и эндосперм имеют гиб-

ридную природу. Семенная и плодовая оболочки принадлежат материнской форме, и они могут препятствовать обнаружению ксений. Так, не удастся обнаружить у гороха ксений по окраске семян (желтых семян в сорте, имеющем зеленые семядоли), если оболочка семян непрозрачная, как это бывает у кормового гороха — пелюшки.

Источник брака при гибридизации может иметь биологическую природу, когда селекционер имеет дело с апомиксисом. При этом внешне все обстоит благополучно: семена завязываются, но без оплодотворения, т. е. это своеобразный вид вегетативного размножения (через семена). Понятно, что генетическая природа их идентична материнской форме. Но обнаружить это можно только в следующем поколении.

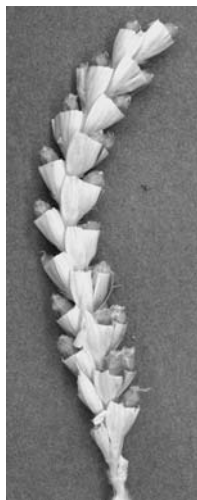


Рис. 5.5
Завязываемость гибридных зерен у пшеницы

Вопросы и задания для самоконтроля

1. В чем разница между аналитической и синтетической селекцией? Какова их историческая последовательность?
2. Что такое трансгрессивная и комбинационная селекция?
3. Каковы основные принципы подбора пар для скрещивания?
4. Что такое принцип взаимного дополнения при подборе пар для скрещивания и его обратная сторона?
5. Какие основные типы скрещиваний используются в селекции растений?
6. Что такое прямые и обратные (реципрокные) скрещивания и какова область их применения?
7. В каких случаях в селекции растений применяют ступенчатые, возвратные, насыщающие и конвергентные скрещивания?
8. В каких случаях используют непрерывный и прерывающийся беккросс?
9. Перечислите этапы гибридизации.
10. Каковы основные приемы стерилизации пыльников в обоеполых цветках материнской формы?
11. Перечислите виды опыления, используемые при искусственных скрещиваниях.

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

6.1. КОНГРУЭНТНЫЕ И ИНКОНГРУЭНТНЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ

Под **отдаленной гибридизацией** в селекции понимаются скрещивания, в которых в той или иной мере проявляется несовместимость родительских форм. Обычно это понятие увязывают со скрещиванием форм, принадлежащих к различным ботаническим таксонам, и различают межвидовую и межродовую гибридизацию. Но классическая ботаническая классификация построена большей частью на отчетливо выраженных морфологических признаках без учета генетических различий. Поэтому межвидовые скрещивания не всегда можно причислить к отдаленным. Например, виды пшеницы: мягкая, карликовая, шарозерная — хорошо скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство. Это объясняется тем, что отличие этих видов друг от друга определяется всего одним геном.

Г. Д. Карпеченко предложил называть скрещивания, не обнаруживающие несовместимости вне зависимости от ботанического таксона, которому принадлежат родительские формы, **конгруэнтными**, а скре-

щивания, при которых несовместимость присутствует, **инконгруэнтными**.

Цитологическим признаком несовместимости является неполная гомология хромосом родителей, которая проявляется в нарушениях мейоза. Степень ее может быть различна, в зависимости от этого гибридизация в разной мере успешна.

6.2. ЗНАЧЕНИЕ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Отдаленная гибридизация широко применяется в современной селекции, и масштабы ее применения растут. Это объясняется тем, что с ее помощью можно создавать сорта, обладающие такими ценными признаками, которые невозможно (или сложно) придать селекционному материалу с помощью внутривидовой гибридизации и других методов. Прежде всего это касается устойчивости к болезням, вредителям и неблагоприятным абиотическим факторам, в особенности устойчивости к болезням. Так была спасена культура сахарного тростника, погибавшая от вирусных болезней. Благодаря гибридизации с диким американским видом были получены устойчивые к филоксере (корневой тле) европейские сорта винограда. С помощью отдаленной гибридизации ведется селекция вишни на устойчивость к коккомикозу, селекция пшеницы на устойчивость к различным видам ржавчины, селекция картофеля на устойчивость к нематоде, фитофторе, селекция яблони на устойчивость к парше. И это далеко не полный перечень использования рассматриваемого метода.

Первый известный науке пример отдаленного скрещивания относится к 1771 г., когда англичанин Т. Фэрчайлд скрестил два вида гвоздики. Но в больших масштабах отдаленная гибридизация впервые была применена в работах И. В. Мичурина и Л. Бербанка. Известны мичуринские сорта яблонь — Бельфлер красный, Бельфлер-рекорд, Яхонтовый, — в родословных которых присутствует яблоня Недзведцкого *Malus niedzwetzkyana*. Она имеет красные цветки и красномясые плоды и этот признак передает

гибридам, что, собственно, и привлекало Мичурина. Он широко использовал гибриды с Китайкой (сливолистная яблоня — *M. prunifolia* Borkh). От такого скрещивания получены сорта Бельфлер-китайка, Кандиль-китайка, Кальвиль-китайка и др. Использовал Мичурин и ягодную яблоню *M. vassata* В. С ее участием выведен сорт Таежная. Скрещивания степной вишни (*Prunus chamaecerasus* Jacq) с японской черемухой Маака (*Padus Maackii* Rupr) дало ряд сортов церападусов (использовал Мичурин для получения церападусов и виргинскую черемуху).

Широко применял отдаленную гибридизацию видный американский селекционер Лютер Бербанк. Известны его гибриды лимона с апельсином, сливы с абрикосом и др.

В селекции полевых культур нужно отметить гибриды мягкой пшеницы с твердой, мягкой пшеницы с полбой, полученные в США и Канаде, гибриды мягкой пшеницы и пырея, мягкой пшеницы и эгилопса.

В настоящее время отдаленная гибридизация используется во многих селекционных программах и имеет тенденцию к расширению применения. Это диктуется прежде всего необходимостью вовлечения в селекцию новых генов. Поэтому в мире широко практикуется получение методом отдаленной гибридизации новых доноров, отличающихся устойчивостью к ряду заболеваний и высоким качеством продукции.

6.3.

ВИДЫ НЕСОВМЕСТИМОСТИ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПУТИ ИХ ПРЕОДОЛЕНИЯ

Несовместимость при отдаленной гибридизации проявляется в различных формах на разных этапах получения гибридов и в гибридных поколениях: нескрещиваемость, гибель зародыша на ранних этапах его развития, невосхожесть семян, гибель растений F_1 , стерильность гибридов F_1 , расщепление в последующих поколениях, далекое от менделевского, сопровождающееся гибелью части растений.

Нескрещиваемость может происходить из-за того, что пыльцевые зерна не прорастают, пыльцевые трубки не

достигают зародышевого мешка, не происходит оплодотворения. Разработаны различные методы ее преодоления. Некоторые из них поддаются объяснению, другие рассматриваются как чисто эмпирический факт.

И. В. Мичурин рекомендовал опыление смесью пыльцы селектируемого вида и вида, с которым желают получить гибрид. Своя пыльца служит своеобразным проводником для чужой пыльцы, снимая барьер несовместимости на этапе прорастания пыльцы. Метод особенно успешен, когда завязь материнского растения имеет большое число семязпочек и для пыльцевых трубок собственной пыльцы их не хватает, так что чужие спермии также могут принять участие в оплодотворении. Такую же роль может играть пыльца третьего вида, обнаруживающая некоторую совместимость с рыльцем пестика материнской формы.

Несовместимость на этапе «прорастание пыльцы — оплодотворение» может быть снята методом предварительного вегетативного сближения, разработанного Мичуриным для древесных культур. Суть его заключается в том, что один из скрещиваемых видов прививается на другой. Несовместимость снимается под влиянием продуктов метаболизма, которыми обмениваются партнеры. На полевых однолетних культурах этот метод с успехом использовался В. Е. Писаревым и Н. А. Васильевой при скрещивании растений пшеницы с рожью. Для проведения успешной гибридизации этих культур они пересадили зародыш семени пшеницы на эндосперм ржи.

И. В. Мичурин предложил и метод посредника, который теперь предпочитают называть методом мостов. Он заключается в том, что если два вида не скрещиваются, то один из них скрещивается с третьим видом, с которым скрещивания его удаются, а затем уже полученный гибрид скрещивают с другим родителем. Классическим примером является скрещивание И. В. Мичуриным персика культурного с персиком Давида как с посредником с последующим скрещиванием гибрида с монгольским бобовником как источником зимостойкости. В настоящее время в селекции пшеницы широко используется ржано-пшеничная транслокация 1В/1R, полученная от ржи. При

этом используют отдаленную гибридизацию, так называемый «тритикальный мостик», скрещивая рожь с тритикале, а полученный гибрид — с пшеницей.

Нескрещиваемость при отдаленной гибридизации удалось преодолеть использованием пыльцы на ранних этапах ее развития, облучением пыльцы гамма-лучами, выдерживанием в электромагнитном поле, нанесением пыльцы на срез столбика после удаления рыльца. Сюда можно отнести также культивирование на питательной среде выделенных семяпочек с последующим оплодотворением внесенными в среду спермиями. Делается это в стерильных условиях, т. е. метод относится к числу биотехнологических.

Для отдаленной гибридизации имеет существенное значение, какой из партнеров берется в качестве отца, а какой — матери. При скрещивании самоопылителя и перекрестника, например пшеницы и ржи, предпочитают в качестве матери брать самоопылитель. Перекрестник как отцовская форма более надежен, поскольку пыльца у него жизнеспособнее, так как должна быть перенесена тем или иным способом на другое растение и сохранять при этом оплодотворяющую способность.

Гибель зародыша после успешного скрещивания, которая может наблюдаться при отдаленной гибридизации, удается предотвратить, если извлечь его и поместить для дальнейшего развития на питательную среду.

Стерильность растений F_1 при отдаленной гибридизации может проявляться в различной степени и быть разной природы. Это может быть диплонтная или гаплонтная стерильность. В первом случае она возникает на диплоидном уровне и выражается в отклонении генеративных органов от нормы. Если такие отклонения носят характер уродств, то восстановление плодovitости невозможно. Иногда диплонтная стерильность проявляется в незначительных отклонениях от нормы, например в нерастрескиваемости пыльников. Тогда для получения семян достаточно вскрыть пыльники.

Чаще всего стерильность бывает гаплонтной и вызвана отсутствием или неполной гомологией партнеров, т. е.

наблюдается несовместимость геномов (гаплоидного набора хромосом). Степень несовместимости может быть различной. Если имеет место гомология большого числа хромосом, гибриды оказываются довольно плодовитыми (естественно, что и скрещивания такого рода довольно успешны). При отсутствии гомологии наблюдается полная стерильность, так как хромосомы родителей в метафазе мейоза не конъюгируют и расхождение их беспорядочно. Естественно, чем больше степень родства видов, чем ближе их геномы, тем плодовитее оказывается первое поколение от их скрещивания. У аллополиплоидов в составе их сложного генома могут оказаться «подгеномы», родственные геномам партнера по скрещиванию, что увеличивает шансы на хотя бы частичную плодовитость F_1 . Так, геном мягкой пшеницы складывается из простых геномов А, В, D; геном твердой пшеницы выглядит как А, В; геном пырея сизого — как В, D, X.

Плоидность партнеров по скрещиванию играет существенную роль при отдаленной гибридизации. Выравнивание родительских форм по числу хромосом может способствовать успеху скрещивания. При скрещивании видов картофеля, имеющих 2 и $4n$ хромосом соответственно, перевод последнего на гаплоидный уровень обеспечивает большее завязывание гибридных семян в F_1 . В данном случае $4n$ должен быть автотетраплоидом, поэтому при переводе его на гаплоидный уровень жизнеспособность гамет сохраняется. Скрещивание указанных видов без предварительного перевода на гаплоидный уровень давало бы триплоид, стерильный в первом гибридном поколении. Однако если вид большей плоидности является аллополиплоидом, перевод его на гаплоидный уровень только ухудшает ситуацию: гаметы его оказываются нежизнеспособными.

Преодоление гаплоидного бесплодия первого гибридного поколения возможно путем возвратного скрещивания с одним из родителей. Естественно, таким родителем будет селектируемая культура. Так, при скрещивании пшеницы с пыреем гибрид первого поколения скрещивают повторно с пшеницей. Беккроссирование несет и другую

функцию: часто приходится избавляться от отрицательных свойств одного из партнеров, особенно если этот партнер — дикий вид. Естественно, в этом случае одним бек-кроссом не обойтись и приходится проводить целую серию.

Прогноз самой возможности отдаленной гибридизации и свойств форм, которые могут быть получены в случае ее осуществления в каждом конкретном случае, нереален. Можно говорить только о некоторых общих рекомендациях — генетической близости видов как предпосылке успеха и направлении скрещивания. Под последним понимается выбор материнского и отцовского компонента. Если скрещиваются самоопылитель и перекрестник, то в качестве отцовской формы лучше использовать перекрестник. Его пыльца более жизнеспособна, имеет больший запас питания, поскольку переносится на значительные расстояния. Так, при скрещивании мягкой пшеницы и ржи в качестве отцовского компонента нужно взять рожь.

6.4. УРОВНИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Известны три уровня результатов отдаленной гибридизации:

- интрогрессия (перенос) отдельных генов от другого вида в геном селективируемой культуры;
- перенос отдельных хромосом или их фрагментов, часто с заменой ими части ядерного материала селективируемой культуры;
- совмещение геномов разных видов.

Каждый из этих уровней достигается определенной методикой скрещивания и работы с гибридными поколениями.

Интрогрессии генов добиваются, ведя отборы в гибридных поколениях. Эти отборы в основном направлены на возврат к исходной культуре, однако в ее геном могут включаться и чужеродные гены. Характер расщепления в гибридных поколениях способствует выполнению данной задачи. Здесь расщепление не подчиняется законам Менделя, оно хаотично, часто возникают уродливые не-

жизнеспособные формы вследствие того, что гаметы гибрида несбалансированны и зиготы лишены генов, необходимых для обеспечения жизнеспособности. Понятно, что, чем больше в гамете в результате случайного распределения окажется хромосом одного из родителей, тем более жизнеспособной будет эта гамета и тем более жизнеспособной будет зигота от слияния таких гамет. Поэтому в гибридных поколениях идет постепенный возврат к родительским, исходным формам, которому помогает своими отборами селекционер. Но, как было сказано выше, в геном селективируемой культуры могут включаться и чужеродные гены. Если признаки, которые они контролируют, ценны в хозяйственном отношении, селекционный отбор их закрепляет.

Перенос отдельных хромосом или их фрагментов в геном селективируемой культуры — так называемая хромосомная инженерия — практикуется у культур со сложным геномом, например у мягкой пшеницы (AABBDD), поскольку такой перенос осуществляется с участием анеуплоидных форм, жизнеспособность которых обеспечивается за счет дублирования генов, ответственных за жизнеобеспечение. Геном мягкой пшеницы состоит из трех простых геномов, каждый из которых имеет такие гены. Поэтому у этой культуры возможны моносомии и нуллисомии, хотя жизнеспособность их, особенно нуллисомиков, понижена.

Перенос небольших участков хромосом от других культур в геном селективируемой культуры возможен и у культур с простым геномом. Но этот перенос носит случайный характер, заранее не планируется и представляет собой интрогрессию — только не отдельного гена, а участка хромосомы. Под понятие хромосомной инженерии он не подпадает.

Чаще всего хромосомная инженерия использовалась у пшеницы. Известны линии пшеницы с добавленными хромосомами других видов или родов. Их получают, скрещивая пшеницу с другими родственными видами: пыреем, рожью, эгилопами, удваивая у гибридов число хромосом, чтобы сделать их плодовитыми, и беккроссируя

эти гибриды пшеницей. В потомстве от беккрасса присутствует диплоидный набор хромосом пшеницы и одинарный набор хромосом другого вида. При самоопылении могут возникать формы с различным числом хромосом другого вида, поскольку расхождение их при мейозе случайно из-за отсутствия гомологов, в том числе и с одной хромосомой. В расщеплении последних могут оказаться растения с двумя гомологичными хромосомами другого вида при полном диплоидном наборе хромосом пшеницы. Линия с добавленными хромосомами может нормально размножаться.

Линии с добавленными хромосомами нестабильны, при репродуцировании добавленные хромосомы могут элиминироваться. Поэтому напрямую каких-либо форм, представляющих хозяйственный интерес, этим путем не получено. Линии с добавленными хромосомами служат для получения форм, у которых пара пшеничных хромосом замещена парой хромосом другого вида.

Известны различные пути получения линий с замещенными хромосомами. Все они связаны с участием анеуплоидов: моносомиков и нуллисомиков.

Наиболее простая схема основана на участии нуллисомиков. Линию с добавленными хромосомами скрещивают с нуллисомиком той же линии по той паре хромосом, которую требуется заменить. В расщепляющемся потомстве гибрида можно отобрать растения, у которых произошло требуемое замещение, если объединятся гаметы с «чужими» хромосомами и отсутствием замещаемых хромосом.

Работать с моносомиками сложнее, так как от первого скрещивания получаются две формы: моносомная и имеющая обе хромосомы, которые хотят заменить. Естественно, что вторая не может дать в расщеплении растения, у которых эта пара отсутствовала бы, и ее следует из дальнейшей работы исключить. Далее поступают так же, как при работе с нуллисомиками.

Несмотря на более сложную схему, предпочтение отдается моносомикам, поскольку они более жизнеспособны (у нуллисомиков часто проявляется мужская стерильность).

Чтобы распознавать требующиеся формы, нужно проводить цитологический анализ, а также руководствоваться морфологическими особенностями, характерными для растений с той или иной хромосомой. Цитологический анализ облегчается, если вместо моносомиков использовать монотелосомики. У них замещаемая хромосома представлена только одним плечом с центромерой, что делает ее хорошо различимой при цитологическом анализе.

Замена пары хромосом на хромосомы другого вида вызывает изменения фенотипа, которые часто оказываются чрезмерными, особенно если это хромосомы дикого вида. Однако можно добиться того, что из чужеродной хромосомы в геном селективируемой культуры может быть перенесен только фрагмент хромосомы, контролирующей ценные хозяйственные признаки. Перенос осуществляется путем обмена участка хромосомы селективируемой культуры на фрагмент чужеродной хромосомы (транслокация). При использовании моносомика можно получить растения, у которых его единственная хромосома сочетается с чужеродной. Тогда возможна спонтанная транслокация или индуцированная, например, облучением, что многократно повышает ее вероятность. У пшеницы возникновению транслокаций способствует также устранение хромосомы 5В, блокирующей негомологичную конъюгацию.

Естественно, вся хромосомная инженерия осуществляется в пределах родственных видов, когда имеется частичная гомология. Для пшеницы это будут рожь, эгилопсы, пырей и некоторые другие.

Описанными методами были получены формы мягкой пшеницы с сегментами хромосом других видов, обеспечивающими устойчивость к таким болезням, как бурая и желтая ржавчина, мучнистая роса. Первый такой транслокант был создан американским генетиком Э. Сирсом на основе сорта Чайниз спринг, в хромосому которого удалось включить сегмент хромосомы эгилопса зонтичковидного. Форма получила название Трансфер и используется в селекции в качестве носителя гена устойчивости к бурой ржавчине Lr 9. Методика, использованная Сирсом, построена на описанных принципах, но имеет некоторые

отличия. Известны и другие транслоканты пшеницы, используемые в селекции как доноры ценных свойств.

Совмещение геномов разных видов, впервые осуществленное Г. Д. Карпеченко на примере капусты и редьки, которые выступали как модельные объекты, нашло применение в селекции некоторых культур. Естественно, используются геномы культурных видов, потому что дикие привнесли бы в гибрид множество отрицательных в хозяйственном отношении свойств. Технология получения такого гибрида заключается в скрещивании разных видов с последующим, в F_1 , удвоении числа хромосом. Таким образом, в клетках гибрида сосуществуют диплоидные наборы хромосом одного и другого вида, что обеспечивает нормальный мейоз и плодовитость.

6.5.

ТРИТИКАЛЕ

Самый известный отдаленный гибрид, и единственный, получивший распространение в производстве новый вид, — это гибрид пшеницы и ржи **тритикале** (от тритика и секале — видовых названий пшеницы и ржи).

Первое сообщение о получении жизнеспособных гибридов от скрещивания пшеницы с рожью сделано А. С. Вильсоном в Эдинбурге в 1875 г. Несколько позже растения от гибридизации мягкой пшеницы и ржи получил Е. С. Кармен в США, однако его гибриды отличались очень низкой фертильностью. Гибриды немецкого селекционера В. Римпау сохраняются до сир пор, они остаются неизменными и старейшими из существующих октоплоидных линий тритикале.

Сначала в скрещивание вовлекали мягкую пшеницу и, следовательно, получали тритикале с октоплоидным набором хромосом (имея в виду, что сложный геном мягкой пшеницы состоит из трех простых геномов). Эти 56-хромосомные тритикале оказались неудачными: объединить высокую продуктивность пшеницы с неприхотливостью и высокой зимостойкостью ржи не удалось — гибриды получились позднеспелыми и плохо зимовали.

Скрещивания с твердыми пшеницами дали лучшие результаты. Но и эти 42-хромосомные тритикале селекционеров не удовлетворили. Тогда скрестили 56- и 42-хромосомные тритикале. В этих гибридах геном D мягкой пшеницы элиминировался, поскольку был представлен одинарным набором хромосом. В результате получили опять-таки 42-хромосомные тритикале, но в пределах геномов A и B, которые имеются у мягкой и твердой пшеницы. Стали возможны обмены на уровне хромосом и на уровне участков хромосом (кроссинговер) между геномами мягкой и твердой пшеницы.

Обмены сыграли решающую роль в получении сортов тритикале. Формально никакого отличия между 42-хромосомными тритикале, полученными от скрещивания твердой пшеницы с рожью, и такими же по числу хромосом формами, полученными тритикале от скрещивания 56- и 42-хромосомных, нет: в обоих случаях от пшеницы присутствуют только геномы A и B. Однако они прошли длительную эволюцию и при всем своем сходстве имеют и существенные отличия. Поэтому рекомбинанты в пределах этих двух геномов обеспечили новые возможности. Тритикале, полученные таким образом, назвали вторичными, в отличие от первичных, в результате гибридизации ржи с мягкой и твердой пшеницами. Схемы получения тритикале показаны на рисунке 6.1.

Так, впервые в современной селекции был создан новый вид, получивший признание в качестве новой культуры. Был создан ряд сортов как кормового (Одесский кормовой, Конвейер, Гренадер), так и зернового и зерно-кормового (ТИ 17, Водолей, Валентин 90, Тальва 100, Александр) назначения.

Первые сорта тритикале зарекомендовали себя как высокоурожайные, превосходя в благоприятные годы лучшие сорта озимой пшеницы. Однако в годы с неблагоприятными условиями зимовки и вегетационного периода урожай их снижался значительно, чем у озимой пшеницы, т. е. был менее стабильным. Это сдерживало рост площадей под новой культурой. В последние годы селекционерам удалось получить более стабильные по урожайности сорта

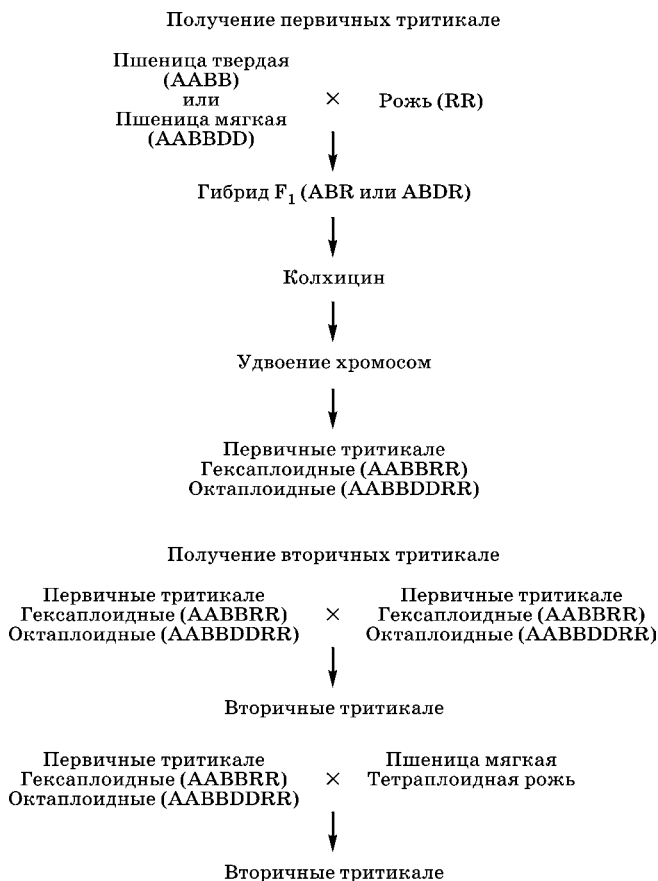


Рис. 6.1

Схемы получения первичных и вторичных тритикале

тритикале, и площади под нее начали увеличивать (см. цв. вкл., ил. 5).

Помимо озимых, известны и яровые тритикале (от скрещивания с яровой пшеницей), но они пока не получили широкого распространения (Ярило).

Тритикале играет заметную роль и как исходный материал в селекции озимой пшеницы. Ее скрещивают с мягкой пшеницей и повторно беккроссируют опять-таки пшеницей для восстановления генома D.

6.6. ПЕРСПЕКТИВЫ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Отдаленная гибридизация получила широкое распространение в современной селекции. Дальнейшее расширение ее применения зависит от конкретной культуры — каковы видовые ресурсы, которые могут быть вовлечены в скрещивания. Так, у картофеля *Solanum tuberosum* возможности очень велики: известно около 200 видов этого рода. У гороха *Pisum sativum*, помимо культурного, имеется только один вид, не обладающий какими-либо ценными хозяйственными свойствами.

Помимо тритикале, предприняты успешные попытки получить подобные гибриды и других культур. От скрещивания пшеницы и ячменя получен гибрид тритодеум (тритикум и хордеум). Но пока эти новые культуры не получили сколько-нибудь заметного распространения.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что такое отдаленная гибридизация?
2. В каких случаях селекционеры используют отдаленную гибридизацию?
3. В пределах каких ботанических таксонов возможно осуществить гибридизацию растений?
4. Что такое конгруэнтное и инконгруэнтное скрещивание?
5. Перечислите причины нескрещиваемости при отдаленной гибридизации и методы ее преодоления.
6. Назовите причины стерильности отдаленных гибридов первого поколения и методы ее преодоления.
7. Каково значение работ Г. Д. Карпеченко для теоретического обоснования восстановления плодовитости у отдаленных гибридов?
8. Назовите созданную и используемую человеком новую зерновую культуру.
9. Что такое первичные и вторичные тритикале, каковы способы их получения?
10. Каковы перспективы отдаленной гибридизации растений в связи с использованием методов биотехнологии?

7.1. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА В СЕЛЕКЦИИ

Один из способов создания популяций для отбора — мутагенез. Он заключается в изменении гена (точковая мутация), хромосомы (хромосомная мутация или хромосомная абберрация), генома в целом (геномная мутация). Последний класс мутаций состоит в изменении числа хромосом, его использование в селекции специфично и поэтому рассматривается отдельно в главе «Полиплоидия».

Ценность для селекции представляют главным образом точковые мутации. Хромосомные абберрации, связанные с изменением положения участков хромосом, тоже имеют некоторое практическое значение. Хромосомные абберрации нарушают сбалансированность генома, в результате чего жизнеспособность растения резко понижается. Точковые мутации меньше сказываются на жизнеспособности растения, чем хромосомные перестройки, особенно связанные с утратой части хромосомного материала. Но возможны и удачные варианты. При перекомпоновке хромосомного материала (инверсиях, транслокациях) он

полностью сохраняется, но возникает эффект положения, который проявляется фенотипически и может иметь селекционную ценность. Селекционную ценность могут иметь и дубликации (повторения участков хромосом). Полезные хромосомные мутации, возникшие спонтанно, обнаруживали у пшеницы, ячменя, райграса пастбищного. Например, сорт мягкой пшеницы Чайниз спринг несет ряд межхромосомных транслокаций. Особый класс составляют мутации цитоплазмы.

Мутагенез принципиально отличается от гибридизации тем, что гибридизация полностью разрушает геномы родительских форм, возникают новые комбинации родительских аллелей (естественно, это не относится к локусам, аллельный состав которых у родителей одинаков), тогда как при мутагенезе может изменяться один ген или небольшая часть генома. Поэтому на мутагенез смотрят часто как на метод, позволяющий исправлять недостатки какого-нибудь в целом хорошего сорта.

7.2.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ МУТАГЕНЕЗА КАК МЕТОДА ИЗМЕНЧИВОСТИ

Мутационная теория де Фриза (в России аналогичные представления развил С. И. Коржинский), в сущности, оставляла открытым вопрос о возможности индуцированного мутагенеза, хотя де Фриз полагал, что он возможен. Только в 1930-х гг. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов (СССР) получили с помощью рентгеновского излучения мутацию у дрожжей, а Г. Меллер (США), благодаря методам обнаружения мутаций у дрозофилы, которые он разработал, привел доказательства возможности получения мутаций искусственным путем (он также использовал рентгеновское излучение).

Очевидно, под влиянием этих работ А. А. Сапегин и Л. Н. Делоне (СССР), Л. Стадлер (США), О. Густавсон и Н. Г. Нильсон-Эле (Швеция) предприняли попытки получить путем мутагенеза хозяйственно ценные формы пшеницы, ячменя, кукурузы. Эти попытки были большей частью безуспешны, но Делоне в 1928 г. удалось получить

у мягкой пшеницы мутацию, которая представляла хозяйственную ценность. Данный результат имел принципиальное значение, поскольку многие сомневались в возможности применения метода мутагенеза для целей селекции. Сомнения возникали потому, что индуцированные мутации, как правило, непродуктивные и даже нежизнеспособные, а мутантные формы, представляющие селекционную ценность, возникают редко. При небольшом объеме мутантных популяций они не обнаруживались. Первый коммерческий сорт-мутант ячменя Паллас был получен в Швеции из сорта Бонус. Он не превосходил своего родителя по урожайности, но был устойчивее к полеганию. С тех пор метод мутагенеза прочно вошел в селекционную практику.

7.3.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИИ ЕСТЕСТВЕННЫХ МУТАНТОВ

Еще до внедрения в практику селекции индуцированного мутагенеза селекционеры широко использовали и продолжают использовать естественные мутации. В плододовстве известно такое явление, как почковые мутации (спорты) — появление побегов с иными морфологическими признаками, чем у дерева или куста определенного сорта, например, с красными плодами, тогда как остальные побеги несут желтые плоды. Это вегетативные мутации, и, будучи размножены прививочным способом, они дают новые формы, которые могут оказаться ценными сортами. Известны, например, мутантные сорта-клоны, полученные от сортов яблони Делишес, Мелба, Коричное полосатое — Ред делишес, Мелба красная, Коричное красное. Известный сорт И. В. Мичурина Антоновка шестисотграммовая — вегетативный мутант сорта Антоновка могилевская белая.

С обнаружением некоторых естественных мутаций связаны целые направления в селекции. Селекция пшеницы на короткостебельность, которая привела к «зеленой революции», началась с японского сорта Норин 10, очевидно, естественного мутанта, имеющего два гена короткостебельности Rht1 и Rht2.

Короткостебельный мутант риса, обнаруженный на Филиппинах, явился родоначальником низкорослых сортов этой культуры, позволивших значительно увеличить урожай, в том числе и за счет внесения больших доз азотных удобрений, которые на старых высокостебельных сортах вызывали полегание.

Мутация гороха «тенакс», найденная в Прибалтике, была использована для выведения неосыпающихся сортов; она характеризуется прочным срастанием семяножки с кожурой семени, благодаря чему семена при растрескивании боба не осыпаются.

Создание немецким селекционером Р. Зенгбушем безалкалоидных сортов желтого, а затем и других видов люпина, позволило использовать эту культуру в качестве кормовой, не прибегая к специальным приемам переработки ее зерновой продукции.

Линии кукурузы со спонтанными мутациями Флориды 2 и Опак 2 отличаются высоким содержанием лизина и широко используются при создании высоколизиновых гибридов.

Колонновидная яблоня, представляющая новое направление в селекции этой культуры, также естественный мутант (см. цв. вкл., ил. 6).

Большое значение в селекции на гетерозис имеют мутации цитоплазмы, вызывающие ЦМС.

Естественно, современная селекция не может основываться исключительно на спонтанном мутагенезе — слишком редко возникают такие мутации.

7.4.

ФИЗИЧЕСКИЙ И ХИМИЧЕСКИЙ МУТАГЕНЕЗ. ИХ ОТЛИЧИЯ (ДОЗЫ, ЭКСПОЗИЦИИ, ТЕХНОЛОГИЧНОСТЬ, БЕЗОПАСНОСТЬ РАБОТЫ, ФОРМЫ ПРИМЕНЕНИЯ)

Индукцированный мутагенез в зависимости от характера используемых мутагенов делится на физический и химический.

К физическим мутагенам относятся различные виды радиоактивного излучения, температура, ультразвук, ме-

ханические воздействия. Первыми в качестве физических мутагенов применялись рентгеновские, а позднее и гамма-лучи, поскольку в медицинских учреждениях к тому времени рентгеноскопия получила широкое распространение и имелось соответствующее оборудование. Позднее стали применять и другие источники. При этом использовались рентгеновские установки и радиоактивные изотопы ^{60}Co и ^{137}Cs . В настоящее время наиболее широко используется гамма-излучение, а также другие виды ионизирующей радиации. Однако применение многих из них, например быстрых и тепловых нейтронов, связано с использованием дорогостоящих и сложных технических установок (ядерных реакторов или циклотронов). К тому же нейтронное облучение дает наведенную радиацию, обработанный материал необходимо выдержать после облучения до двух суток, проверить на отсутствие радиации и только после этого продолжать с ним работу. Облучение рентгеновскими и гамма-лучами не вызывает наведенной радиации, с семенами можно работать, не подвергая себя опасности.

Для получения индуцированных мутаций используется ультрафиолетовое излучение, при длине волн которого 260...266 нм проявляется максимальный мутагенный эффект. Чаще всего источником данного излучения служат ртутные лампы. Для получения мутаций у растений применяются также лучи лазера.

Физическими мутагенами можно обрабатывать как целое растение, так и отдельные его части. Несмотря на принципиальную возможность получать мутации при облучении растений в различные периоды онтогенеза, в селекции предпочитают облучение сухих семян, а также органов, которые служат для вегетативного размножения растений: клубней, луковиц, так как это наиболее технологично. Исключение составляют многолетние плодовые растения: облучают черенки, поскольку размножение осуществляется вегетативно и генетическая природа семян неизвестна.

При работе с ультрафиолетовым излучением и лучами лазера воздействуют на пыльцу растений, поскольку их проникающая способность мала.

Облучение может быть однократным, многократным и хроническим: одну и ту же дозу радиации обрабатываемый объект может получить за один или несколько раз, а может получать на протяжении длительного периода времени. Для ряда культур, например мягкой пшеницы, частота выхода мутаций при 2...3-кратном облучении значительно выше, чем при однократном.

У отдельных культур отмечен большой выход мутаций при хроническом облучении на гамма-поле. Это может быть объяснено тем, что однократная большая доза радиации приводит к гибели радиочувствительных, наиболее мутабельных клеток, в то время как та же доза радиации, полученная за более длительное время, не убивает клетки с возникшими мутациями.

Оптимальные дозы ионизирующего облучения устанавливаются эмпирически. При использовании физических мутагенов доза облучения зависит от вида излучения и обрабатываемого материала. Различают летальную (смертельную) и критическую дозу радиации. Критической называется доза радиации, при которой наблюдается сильное угнетение и гибель примерно половины организмов, но значительная часть их (30...40%) доживает до плодоношения, давая большое число мутаций. В настоящее время критическая доза радиации установлена более чем для 150 видов растений.

При облучении нейтронами доза должна быть на порядок меньше, поскольку этот вид облучения вызывает сильный повреждающий эффект (хромосомные aberrации с летальным исходом). Дозы, рекомендуемые для облучения семян различных культур, могут заметно отличаться. При увеличении дозы выход мутаций (в процентах от числа высеянных семян) растет сначала линейно, затем рост замедляется, и процент мутантов начинает снижаться. Это происходит потому, что растет процент погибших растений, а они, скорее всего, являются мутантами.

Перед селекционером стоит задача получить максимальный выход мутаций, избежав массовой гибели растений. Тем более что быстрее всего гибнут растения, у которых в результате облучения произошли какие-либо мутации. Экс-

периментально доказано, что наиболее приемлемыми при обработке семян являются дозы, равные половине критической, так как обеспечивают достаточно большой выход мутаций при незначительной гибели обрабатываемых растений. Например, для обработки гамма-лучами семян мягкой пшеницы рекомендуется доза 1,9...2,6 Кл/кг, овса — 2,6...3,2, кукурузы — 1,3...1,9 Кл/кг (прежняя единица дозы излучения 1 рентген равна $2,58 \times 10^4$ Кл/кг). При облучении пыльцы доза облучения значительно меньше.

Облучение при температуре ниже 0°C (например, на сухом льду при -78°C), в бескислородной среде (считается, что кислород подавляет действие репарационных ферментов) уменьшает повреждающий эффект радиации. Однако в практической селекции эти приемы не применяют: технологичнее просто увеличить количество облучаемых объектов.

Доза облучения зависит не только от облучаемого материала, но и от того, в каком периоде органогенеза проводится облучение. Установлено, например, что ячмень обладает наибольшей радиочувствительностью в период от начала закладки до полного формирования генеративных органов и половых клеток. При обработке эмбрионально молодых семян наблюдается больший выход мутантов. От периода органогенеза, на котором происходит обработка растений, в определенной степени зависит спектр мутаций, так как на разных периодах органогенеза активно функционируют разные гены и одни участки ДНК закрыты белками-гистонами, а другие — открыты.

Женские гаметы обладают большей стойкостью к облучению, чем мужские. Тетраплоидные растения менее радиочувствительны, чем диплоидные, в силу компенсаций, связанных с удвоением хромосомного материала.

От мощности дозы в некоторой степени зависит выход мутаций определенного типа. С ростом мощности дозы облучения увеличивается количество хромосомных аберраций, тогда как число точковых мутаций от мощности дозы не зависит.

Химический мутагенез стали применять позднее, хотя еще в 1930-е гг. Э. Бауэр (Германия) и В. В. Сахаров (СССР)

показали возможность индуцированного химического мутагенеза под воздействием простых неорганических соединений. Широко химический мутагенез стали использовать в 1950-е гг., после того как И. А. Рапопортом (СССР), Ш. Ауэрбах (Англия) и другими исследователями были обнаружены органические вещества, обладающие сильным мутагенным действием.

Огромное значение в развитии химического мутагенеза сыграло открытие Рапопортом химических супермутагенов — веществ, обеспечивающих стопроцентный выход мутаций. Стараниями И. А. Рапопорта, Т. В. Сальниковой и других сотрудников отдела химической генетики Института химической физики РАН данный вид индуцированного мутагенеза получил широкое распространение.

В настоящее время в селекции в качестве химических мутагенов наиболее часто используют нитрозометилмочевину (НММ), нитрозэтилмочевину (НЭМ), нитрозодиметилмочевину (НДММ), нитрозодиэтилмочевину (НДЭМ), диметилсульфат (ДМС), этиленимин (ЭИ), 1,4-бисдиазоацетилбутан (ДАБ).

Концентрация рабочего раствора зависит главным образом от мутагена и в меньшей степени — от объекта. Экспозиция, напротив, определяется культурой, с которой работает селекционер. Так, для семян бобовых требуется 3...5 ч, для злаковых — 12, винограда — 48 ч.

Для каждого мутагена существует градация культур по степени чувствительности к нему. Так, для ЭИ пшеница более чувствительна, чем горох, а для ДАБ — наоборот. Проросшие семена обрабатывают меньше по времени, чем сухие.

Проникающая способность раствора мутагена увеличивается под действием ультразвука.

Так же, как при ионизирующем облучении, может наблюдаться гибель растений, и селекционеру необходимо выбрать такой режим обработки, чтобы при возможно меньшей их гибели получить высокий выход мутаций.

При обработке объем раствора мутагена должен быть в 5...10 раз больше массы семян.

Воздействие некоторыми мутагенами можно осуществлять в газовой среде в их парах (например, диметилсульфатом, нитрозометилмочевинной, нитрозодиметилмочевинной). Это удобно для обработки пыльцы, бутонов, раскрывшихся цветков. Обработку ведут в эксикаторах емкостью 1,5...3,0 л. Мутагены вносят в буюкс на дне эксикатора, семена помещают на сетку. Дозировка осуществляется в зависимости от вида мутагена в мг (например, нитрозометилмочевина — 5...20 мг) или в каплях (диметилсульфат — 1...5 капель). Экспозиция при обработке в газовой среде сильно варьируется:

- 5...30 мин для сильночувствительных культур (пшеница, рожь, ячмень, овес, кукуруза, рис, просо);
- 1...8 сут для среднечувствительных (горох, фасоль, бобы, лен, картофель, клевер, люцерна, томат, перец, гречиха, хлопчатник);
- свыше 8 сут — для слабочувствительных (лук, капуста, редис).

С увеличением температуры на 10°C эффективность мутагенов в газовой среде возрастает в 1,5...2 раза, что значительно экономит расход мутагенов. Кроме того, поскольку семена не замачивают, сохраняется их сыпучесть и исключаются ферментативные и ростовые процессы, увеличивающие количество гибнущих растений. Очевидно, по этой причине избегают большого разрыва во времени между завершением обработки в растворах химических мутагенов и посевом.

Между физическим и химическим мутагенезом имеются существенные различия. В отличие от физических, химические мутагены действуют более мягко, дают больший выход микромутаций и меньший выход хромосомных аббераций (1,4-бисдиазоацетилбутан, например, их вообще не дает). Хромосомные перестройки при химическом мутагенезе появляются только при очень высоких концентрациях мутагена. В то же время выход мутаций при химическом мутагенезе в 3...4 раза выше, чем при физическом, а при использовании супермутагенов наблюдается практически 100%-ный выход мутантов. Кроме того, при работе с химическими мутагенами можно про-

водить обработку растительного материала в парах некоторых из них (этиленимина, нитрозометилмочевины, нитрозодиметилмочевины и др.), что очень удобно для обработки пыльцы, бутонов, соцветий.

Таким образом, применение химического мутагенеза более эффективно, чем физического. Однако широкое использование химического мутагенеза сдерживается низкой технологичностью большинства химических мутагенов. И это обстоятельство может оказаться решающим при выборе способа получения мутантов.

Многие из химических мутагенов — быстро разлагающиеся вещества, которые необходимо хранить при температуре не выше 0°C. Транспортируют их в таре, помещенной в термос с сухим льдом. Пребывание при комнатной температуре в течение получаса сильно снижает эффективность таких мутагенов.

Химические мутагены — высокотоксичные вещества, поэтому их растворы готовят в вытяжном шкафу в резиновых перчатках.

Растворы готовят на дистиллированной воде, иногда на буферах, обеспечивающих стабильный уровень pH (близкий к 7). В некоторых случаях добавляют органические растворители, уменьшающие повреждающее действие мутагенов и повышающие их эффект.

Обработанные семена тщательно отмывают от мутагена под краном. При этом они теряют сыпучесть. Можно их сеять в таком виде, а можно предварительно подсушить, чтобы сеять было удобнее.

7.5. ПРОБЛЕМА СПЕЦИФИЧНОСТИ МУТАГЕНА

По спектру мутаций индуцированный мутагенез не отличается от спонтанного. Различие только в том, что первый интенсифицирует мутационный процесс.

Действие мутагенов неспецифично. Но некоторые небольшие отличия есть. При облучении чаще, чем при химическом мутагенезе, возникают эректоидные мутации (жесткий стебель), мутации устойчивости к болезням.

У гороха УФ-лучи вызывают широкий спектр мутаций, а ДЭС и ДМС — преимущественно мутации количественных признаков и физиологические мутации. Облучение нейтронами дает более узкий спектр мутаций, чем облучение, и большое число хромосомных аббераций. Отмечено, что НЭМ часто вызывает мутации короткостебельности, а ЭИ — устойчивости к болезням.

В реакции генотипов на мутагенное воздействие могут наблюдаться существенные различия. Так, ДАБ дает много мутаций на одних культурах (злаки, хлопчатник, лен) и неэффективен на других (бобовые). НЭМ давала у сорта льна-долгунца Светоч больше мутаций, чем у сорта Вайгантас, а ЭМС — наоборот.

Отмечается, что повторная обработка мутагенами, а также обработка уже полученных мутантов расширяют спектр изменчивости. Гибриды также более мутабельны, чем чистые линии.

7.6.

РАСЩЕПЛЕНИЕ И ХИМЕРНОСТЬ ПРИ МУТАГЕНЕЗЕ

Генотипическая природа и проявление мутации могут быть различны. Чтобы представить себе возможные варианты и причины их появления, нужно проследить судьбу мутации с момента ее возникновения.

При воздействии мутагена на клетки зародыша (инициальные клетки или инициалии), мутации могут произойти только в части клеток, причем маловероятно, чтобы это будут одни и те же мутации. Кроме того, мутации будут гетерозиготны по мутантному локусу, так как вероятность возникновения одной и той же мутации в одном локусе гомологичной пары хромосом ничтожна. Если все эти клетки при дальнейшем делении дадут археспориальную ткань (ту, которая образует гаметы), часть гамет окажется мутантными. Даже при облучении пыльца, когда мутация возникает в гаплоидном спермии, иногда наблюдали развитие мутантной и немутантной ткани. Считается, что это следствие политенного строения хромосом, однако такие случаи редки. Естественно, что расщепления по Менделю в таких случаях

ожидать не приходится, и это исключает расчет объема популяции, в которой селекционер рассчитывал бы обнаружить с заданной вероятностью в определенном количестве мутантные доминантные или рецессивные гомозиготы.

Одновременное присутствие в растении мутантной и немутантной ткани вызывает их конкуренцию, в результате которой мутантная ткань может быть вытеснена, а вместе с ней и образовавшаяся мутация. Если мутантная ткань полностью не вытеснена, но археспорий образуется без ее участия, все гаметы будут немутантными. В вегетативной части растения возможны участки мутантной ткани, которые при вегетативном размножении могут дать начало растениям-мутантам.

Растения, у которых часть тканей мутантна, называются химерами. Таковыми являются пестролистные формы многих комнатных растений.

В селекции плодовых и полевых культур (картофель), чтобы получить однородные сорта, прибегают к расхимериванию, т. е. выделению чисто мутантной формы. Его проводят путем выращивания побега из мутантной почки, а затем укоренения или прививки на подвой.

Более сложный случай — возникновение мутантной ткани в толще побега. Если удастся добиться образования адвентивных почек, а из них — побегов, последние могут оказаться мутантными. У картофеля удастся выявить такие мутации путем уничтожения всех глазков (почек) клубня. В результате в толще клубня возникают адвентивные почки.

Расположение мутантных тканей в побеге зависит от того, в какой части зародыша или конуса нарастания возникла мутация. Если это клетки — предшественницы эпидермального слоя, то мутации могут изменить форму, окраску плодов, побега, листа. Следующий слой клеток дает археспориальную ткань. Мутации, появившиеся в этом слое, могут наследоваться половым путем. Мутации еще более глубоких слоев могут быть выявлены только путем расхимеривания. Во втором мутантном поколении химерность не наблюдается, поскольку мутация передается только одной клеткой — гаметой.

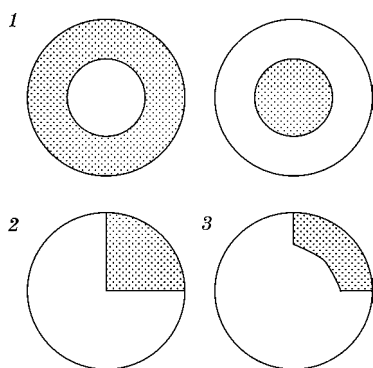


Рис. 7.1
Типы химер:

1 — периклиальная; 2 — секториальная; 3 — мериклиальная (поперечный разрез конуса нарастания побега, мутантная ткань заштрихована).

По расположению химерной ткани различают типы мутаций, показанные на рисунке 7.1; соответственно и выявление мутации зависит от типа химеры:

- видимые вегетативные мутации;
- мутации генеративной части;
- мутации, выявляемые только расхимериванием.

7.7.

СЧЕТ ПОКОЛЕНИЙ ПРИ МУТАГЕНЕЗЕ. ТРУДНОСТЬ ВЫДЕЛЕНИЯ МУТАНТОВ У ПЕРЕКРЕСТНИКОВ

Обнаружение и выделение мутантных растений у само- и перекрестноопыляющихся культур при половом размножении имеет свои особенности, которые учитываются при работе с мутантными популяциями.

В первом мутантном поколении, которое обозначается как M_1 , фенотипически проявляются только доминантные мутации. Вероятность встречи женской и мужской гамет с одинаковой мутацией ничтожна. Поскольку практически все мутации гетерозиготны, то рецессивные признаки проявиться не могут.

Если культура — самоопылитель, то, чтобы выделить гомозиготную форму по мутантному аллелю, достаточно посеять потомство обнаруженного мутанта, отобрать в нем мутантные растения (это будут гомозиготы и гетерозиготы, различить которые визуально невозможно) и семена с каждого растения посеять отдельно. Те потомства, в кото-

рых не будет наблюдаться расщепления, и будут гомозиготными мутантами.

Если мутация рецессивна, то обнаружить ее можно не ранее M_2 . Но зато она будет гомозиготна.

Большинство мутаций рецессивны. Доминантные мутации отмечены не у всех культур. Их наблюдали главным образом у пшеницы.

Большие трудности возникают при работе с перекрестноопыляющимися культурами, потому что необходимо добиться гомозиготности по мутантному локусу, иначе мутантный аллель не может быть закреплен. Но вновь возникшая мутация гетерозиготна. И в таком состоянии она будет поддерживаться, поскольку мутантные гаметы, будь это яйцеклетки или спермии, могут объединиться только с немутантными гаметами, которые абсолютно преобладают в популяции. Даже при совпадении двух мутантных гамет их объединению мешает самонесовместимость, обычная у перекрестников.

Для выявления и закрепления мутации у перекрестноопыляющихся культур приходится прибегать к инбридингу, а это влечет за собой инбредную депрессию. Избавиться от нее можно, скрестив возникшую мутантную форму с рядом растений исходного образца, а затем вести инбридинг в потомстве каждого из этих скрещиваний, отбирая гомозиготы по мутантному аллелю. На заключительном этапе нужно переопылить полученные формы. Степень идентичности с исходным сортом (по признакам, не затронутым мутацией) зависит от числа растений сорта-популяции, которым будет передан мутантный аллель.

Если мутантный аллель доминантный, то фенотипически он проявляется и в гетерозиготе, и все описанное выше может быть реализовано. Но если произошла рецессивная мутация (а, как правило, мутации рецессивны), во втором поколении она не выявляется по причинам, указанным ранее. Производить искусственное самоопыление для выявления рецессивной мутантной гомозиготы можно только вслепую, надеясь, что какое-то из самоопыляемых растений имеет полезную рецессивную мутацию. Понятно, что шансы попасть на такое растение очень невелики.

Таким образом, понятно, почему мутантная селекция у перекрестников идет гораздо менее успешно, чем у самоопылителей. У перекрестноопыляющихся культур мутантных сортов и форм очень немного.

7.8. РАБОТА С МУТАНТНЫМИ ПОКОЛЕНИЯМИ

Есть два способа посева второго мутантного поколения:

- в виде совокупной популяции, полученной от посева M_1 ;
- в виде отдельных потомств каждого растения (или каждой части растения, например, колосьев).

Первый способ технически проще, но при втором мутанты выделяются надежнее, поскольку легче обнаружить те, которые не имеют явных морфологических отличий (ниже об этом будет сказано при описании методики выделения микромутаций). В отдельном потомстве таких мутантных растений может быть несколько. Доминантные мутации, обнаруженные в M_1 , высевают отдельно.

Еще одно важное обстоятельство, которое влияет на технику работы с мутантными поколениями, заключается в том, что на побегах разного порядка мутации проявляются по-разному. Так, при воздействии мутагенов на семена у злаков мутации возникают чаще у главного побега, чем у побегов, чьи инициальные клетки образуются позднее. Было установлено, что у ячменя при воздействии мутагенами на семена выход мутаций существенно уменьшается, начиная с побегов третьего порядка; у гороха то же самое наблюдали, начиная с 3...4-го узла. Поэтому для посева M_2 не следует брать семена с тех частей растения, у которых присутствие мутантных семян маловероятно. По этой же причине семьей при мутагенезе считают не потомство отдельного растения, как это принято в других случаях, а потомство отдельного побега, соцветия. Именно данное обстоятельство делает целесообразным посев отдельно семян различных колосьев и других соцветий, хотя бы и принадлежащих одному растению. В связи с этим можно практиковать посев целыми колосьями, что экономит время и земельную площадь. Площадь питания

растений M_1 по той же причине не должна провоцировать излишнюю кустистость.

Мутантные популяции следует выращивать на хорошем агротехническом фоне при неглубокой заделке семян, чтобы обеспечить хорошую полевую всхожесть и комфортные условия для развития растений, в том числе слабых, так как именно они часто имеют мутантную природу (см. цв. вкл., ил. 7).

При необходимости применяют специальные фоны, чтобы выделить определенные мутации, например инфекционный фон при селекции на устойчивость к болезням, провокационные фоны для выделения морозостойких (посев озимых культур в условиях низких температур), солеустойчивых (посев на засоленных почвах) и т. п. мутантов.

Мутации, выделенные на провокационном и инфекционном фонах, часто морфологически неотличимы от немутировавших растений. В их мутантной природе необходимо убедиться посевом потомства на том же фоне. В неясных случаях может понадобиться анализ еще одного поколения. В случае, если болезнь проявляется на следующий после заражения год (головня), обнаружение устойчивых мутантов сдвигается на один год по сравнению с болезнями, проявляющимися непосредственно после заражения.

Вместе с мутантами в популяции M_1 могут присутствовать и так называемые морфозы, фенотипически не отличимые от мутантов, но не наследуемые в следующем поколении. Они тоже попадают в отбор, что бесполезно, так как отмечено, что в их потомстве чаще появляются мутанты, чем в потомстве неизменившихся растений.

7.9.

МИКРОМУТАНТЫ

Особый случай представляет выделение мутантов по продуктивности и биохимических мутантов. Их часто называют микромутантами, поскольку, в отличие от ясно различимых морфологических мутантов — макромутантов, они в популяции плохо различимы. Даже мутации адаптивного характера (засухоустойчивые, морозостойкие и т. д.), а также устойчивые к биотическим факторам,

о которых говорилось выше, выделяются легче, поскольку для них существует селективный фон. Между тем все эти классы мутаций чрезвычайно важны.

Выделять мутации по продуктивности в M_2 можно, ориентируясь на вариабельность внутри семей. Сильное варьирование может означать расщепление по признаку продуктивности. Х. Гауль предложил рассчитывать коэффициент вариации количественного признака для каждой семьи M_2 . Если он велик, то в семье идет расщепление по этому признаку из-за возникшей по нему мутации. Однако этот метод чрезвычайно трудоемок.

Задачу можно упростить, определяя интервал между самым продуктивным и наименее продуктивным растением в семье, он соответствует примерно шестикратному стандартному отклонению. Этот способ был успешно применен для выделения мутаций по крупности зерна у пшеницы в Тимирязевской академии.

Еще проще выделять из популяции наиболее продуктивные растения. Это можно делать и из M_1 , поскольку согласно теории полимерии высокую продуктивность дает сочетание доминантных аллелей. Последующая проверка в M_3 , а при необходимости и в M_4 покажет, какие из них действительно являются мутантами по продуктивности. Можно создавать популяции M_2 , беря из каждого продуктивного растения M_1 по 2...3 семени, концентрируя таким образом продуктивные мутантные генотипы для последующего отбора в M_2 .

Еще труднее выделять биохимические мутанты или мутанты, имеющие какие-то структурные особенности веществ, тканей органов, ради которых культура возделывается (например, качество клейковины в зерне пшеницы). Нужны экспрессные методы, позволяющие определять те или иные вещества или структуры. В Тимирязевской академии была проведена работа по улучшению хлебопекарных качеств сорта яровой пшеницы. В M_2 отбирали колосья со стекловидным зерном, а потом определяли методом седиментации формы те, что могли быть мутантами по хлебопекарным качествам. Анализ не требует много времени и материала и состоит в определении

толщины осадка шрота (смолового зерна без последующего отсева) в растворе уксусной или молочной кислоты (чем выше осадок, тем больше клейковины).

Выделение микромутаций в поздних поколениях (M_3 , M_4) малоперспективно, так как признаки, которыми они характеризуются, полигенны и расщепление делает маловероятным генотипы с наиболее ценным набором аллелей.

7.10.

ОБЪЕМ МАТЕРИАЛА ДЛЯ МУТАГЕНЕЗА

Очень важно иметь достаточно большой объем мутантной популяции. Чем он больше, тем выше шанс обнаружить в ней ценные мутантные формы. Считается, что для обработки мутагенами нужно иметь не менее 700...1000 семян, для выделения микромутаций — несколько тысяч. В M_2 при посеве по семьям должно быть 200...800 семей. Для того чтобы семья зерновых, зернобобовых и крупяных культур была достаточно представительна, необходимо 20...40 семян для посева каждой семьи. Если посев M_2 ведется смесью семян без разделения на семьи, то достаточно взять из каждого соцветия (например, колоса) по два зерна. Популяция будет компактна, хорошо обозрима и удобна для выделения мутантов, хотя имеется риск потери части мутантов в связи с возможной химерностью соцветий.

Поскольку есть возможность выделения мутантов и в M_3 , если они не проявились в M_2 , посев каждой семьи следует повторить, взяв для этой цели часть семян. Особенно это касается полиплоидов, у которых выщепление мутантных форм может быть задержано из-за сложности генома, и перекрестников из-за маскировки мутантных аллелей немутантными вследствие постоянного переопыления.

Итак, при определении объемов семей и популяции нужно иметь в виду, что увеличение числа семей дает больший эффект при выделении мутаций, чем увеличение числа растений в семье. Если мутация возникла, то вероятность проявления ее в семье велика (значительно больше шансов на возникновение нехимерного соцветия, чем химерного). Следовательно, поиск должен быть направлен

в основном на обнаружение мутантных семей, а не отдельных мутаций внутри семьи.

Задача определения частоты мутаций при использовании того или иного мутагена (равным образом и режима обработки) целью практической селекции не является. Но для того чтобы дать селекции рекомендации по наиболее результативному применению мутагенов, исследования в этом направлении осуществляются. Здесь есть одна методическая проблема: к чему отнести количество обнаруженных мутаций? Их можно рассчитывать на 100 семей в M_2 . Это то же самое, что расчет на 100 растений или соцветий в M_1 . Первое достаточно надежно ориентирует селекцию в отношении количества семян для обработки. Второе учитывает своеобразное понятие семьи в мутантной популяции, о котором говорилось выше, и биологически более точно. Еще точнее расчет на 100 растений в популяции M_2 , поскольку можно полагать, что это число соответствует числу инициальных клеток, подвергшихся мутагенному воздействию. Конечно, если взять только те инициалии, которые были в момент обработки мутагеном, придется допустить, что каждая из них даст примерно равное число мегаспор, а значит, семян и растений в M_2 (считаем, что доля абортивных мегаспор во всех случаях одинакова). В семье растения с одинаковой мутацией следует считать за одно, так как возникли они в результате одной мутации в инициальной клетке. Естественно, что в M_1 можно учесть только выход доминантов.

7.11.

СОЧЕТАНИЕ МУТАГЕНЕЗА

С ДРУГИМИ ФОРМАМИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Мутагенез может сочетаться с гибридизацией, это расширяет формообразовательный процесс. Можно облучать пыльцу отцовского сорта, обрабатывать мутагенами родительские формы или первое либо второе гибридное поколение. Совместное использование мутагенеза и гибридизации определяется тем, что гибриды более мутабильны, чем линии. При осуществлении гибридизации не исключено, что какой-то признак у родительских форм селекционера не устраивает. Можно попытаться исправить положение с

помощью мутагенеза, обработав полученные гибриды, и тем сэкономить время. Гибридное и мутантное поколения нужно совместить: F_2M_2 , F_3M_3 . Так, в Болгарии был выведен сорт твердой пшеницы Гургана и мягкой озимой пшеницы Златоструй из гибридов, обработанных мутагенами. Сорт льна-долгунца Заря 87 получили после обработки гибридного материала этиленмином.

Мутагенез может сочетаться с биотехнологическими методами. Так называемые соматоклональные вариации или соматоклональная изменчивость есть не что иное, как продукты спонтанного мутагенеза в культуре клеток и тканей. Очевидно, частота мутаций многократно возрастает в условиях обособления клеток и агрегатов клеток. В одном из опытов обрабатывали семена риса мутагенами, а параллельно получали растения-регенеранты из культуры тканей, и в последнем варианте мутантов оказалось вдвое больше. Получение мутантов в виде соматоклонов широко применяется у сахарного тростника.

Появление соматоклональных вариантов можно интенсифицировать, облучая культуру клеток или тканей либо добавляя в культуральную среду мутаген. Способ особенно перспективен, если при обычном индуцированном мутагенезе возникающие мутантные клетки обладают сильно пониженной конкурентоспособностью и, следовательно, будут вытесняться нормальными клетками или если эти клетки возникают в тканях, не участвующих затем в образовании археспория. Так, у петунии мутации, обуславливающие антоциановую окраску, возникают, как правило, в эпидермисе, который в образовании гамет не участвует.

7.12.

ПЛЕЙОТРОПИЯ И ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ КАК ФАКТОРЫ, ОГРАНИЧИВАЮЩИЕ ПОЛУЧЕНИЕ МУТАНТНЫХ ФОРМ

Исходным материалом для мутагенеза служат сорта и формы, обладающие комплексом хозяйственно ценных признаков. Как отмечено, при мутагенезе меняется небольшая часть генетического материала и поэтому надеяться

получить хозяйственно ценный сорт из образца, имеющего много недостатков, не стоит. С другой стороны, изменение одного гена еще не означает изменение одного свойства. Здесь имеется в виду не только плеiotропия в классическом виде (контроль геном более одного признака), но и корреляции, которыми связаны различные характеристики. Ситуация та же, что и при гибридизации: улучшая какую-то характеристику сорта, рискуют ухудшить другую.

В Тимирязевской сельскохозяйственной академии проводилась работа, целью которой было улучшение хлебопекарных качеств отличного в других отношениях сорта яровой пшеницы с помощью мутагенеза. Было выделено около 400 мутантных семей и получены формы с различными хлебопекарными качествами, но ни одна из них не повторила полностью фенотип исходного сорта, хотя некоторые были близки к нему. Более того, все они частично утратили ценные хозяйственные свойства исходного сорта: иммунитет, устойчивость к полеганию и т. д. Это, разумеется, не значит, что нельзя добиться общего улучшения сорта, как и при гибридизации, путем разумных компромиссов или подбором более подходящего исходного материала.

7.13. СВОЙСТВА, КОТОРЫЕ МОЖНО ИЗМЕНЯТЬ С ПОМОЩЬЮ МУТАГЕНЕЗА. МУТАНТЫ — СОРТА И ДОНОРЫ

С помощью мутагенеза можно изменять различные свойства растений. Но в практике селекции одни свойства в результате мутации возникают чаще, чем другие. Это зависит в том числе от степени трудности их выделения из популяции. Действительно, мутацию короткостебельности легче выделить, чем мутацию высокой продуктивности или мутацию с высоким содержанием белка.

Генофонд некоторых культур, например узколистного люпина, сравнительно беден, поэтому применение мутагенеза для создания новых форм растений имеет первостепенное значение. Полученные в результате мутагенеза

новые хозяйственно ценные формы сельскохозяйственных растений могут быть использованы непосредственно в качестве сортов-мутантов. Примеры использования в селекции индуцированных мутантов многочисленны. Уже упоминался первый мутантный сорт ячменя Паллас, полученный из сорта Бонус в Швеции, отличавшийся более устойчивым к полеганию стеблем. В Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН путем гамма-облучения создан сорт яровой пшеницы Новосибирская 67, более устойчивый к полеганию, чем исходный сорт Новосибирская 7. В Англии из сорта ячменя Проктор получен короткостебельный мутант. В Московской сельскохозяйственной академии — радиомутант люпина узколистного Ладный, не имеющий бокового ветвления (детерминантная форма). Он дает семена только на главной кисти, что обеспечивает их одновременное созревание и позволяет так выбрать время уборки, чтобы потери были минимальными.

Длина вегетационного периода также часто изменяется в результате мутаций. Полученный одновременно с мутантным ячменем Паллас из того же сорта Бонус мутантный сорт Мари, был скороспелее исходного сорта. Упомянутый выше детерминантный сорт узколистного люпина Ладный также скороспелее сорта Немчиновский 846, из которого он был получен. Раннеспелые мутанты созданы также у овса, льна, арахиса, гороха, кукурузы. С другой стороны, известны позднеспелые мутанты. В КНИИСХ получен очень позднеспелый мутантный сорт овса Зеленый.

С помощью мутагенеза удалось создать ряд сортов, отличающихся высоким качеством продукции. Так, упомянутый выше мутантный сорт Новосибирская 67, в отличие от исходного сорта, является сильной пшеницей. В Индии путем мутагенеза было значительно увеличено содержание белка в зерне у сорта пшеницы Сонора 64. В Японии выведен короткостебельный сорт — мутант ячменя Гамма 4 с отличными пивоваренными качествами. В ряде стран получены желтолистные мутантные табаки, у которых хлорофилл разрушается в листьях к моменту ломки и ферментация проходит в два раза быстрее, чем у обычных. С помощью мутагенеза удалось довести волокно средневолокнистого

хлопчатника до качественных показателей тонковолокнистого. Интересные мутанты вики получены в Центральном сибирском ботаническом саду. Они отличаются пониженным содержанием характерных для бобовых ингибиторов пищеварительных ферментов. Кормовая ценность их более велика, чем у обычных сортов. Во ВНИИ масличных культур химическим мутагенезом был получен сорт подсолнечника Первенец, в масле которого олеиновый компонент занимает до 75%, не уступая по этому показателю лучшему из растительных масел — оливковому.

Большую ценность представляют мутанты, устойчивые к болезням и вредителям. Селекция в этом направлении трудна, в частности из-за недостатка хороших доноров, и получить последние можно с помощью мутагенеза. Еще в начале мутационной селекции в Свалёфе (Швеция) была создана серия рецессивных мутантных аллелей, обуславливающих устойчивость к мучнистой росе ячменя. В США путем мутагенеза получен устойчивый к корончатой ржавчине сорт овса Флорад. В Украинском и Белорусском НИИ земледелия — мутантные сорта желтого люпина, относительно устойчивые к фузариозному увяданию — болезни, селекция на устойчивость к которой сопряжена с большими трудностями. В Австрии выведен мутант ячменя Виена, устойчивый к мучнистой росе. Известны мутации пшеницы, устойчивые к твердой головне и мучнистой росе, кукурузы — к пузырчатой головне, африканского проса — к ложной мучнистой росе. В Латвии из сорта картофеля Агро получен мутант, устойчивый к парше. В институте Магарац — мутант винограда, устойчивый к корневой тле (филлоксере).

Меньше известны мутанты, устойчивые к неблагоприятным абиотическим условиям. Но и такие мутанты получены. В Ростовском государственном университете получен засухоустойчивый мутант подсолнечника, в Мордовском университете — холодостойкие мутанты проса, в КНИИСХ — зимостойкий озимый ячмень Дебют.

Несмотря на трудности, связанные с выделением высокоурожайных мутантных форм, в США химическим мутагенезом получен высокоурожайный короткостебель-

ный сорт Лютер. Очень высокой урожайностью зеленой массы отличается сорт упомянутый выше овса Зеленый, который возделывается на зеленый корм. На Нарымской селекционно-опытной станции выведен мутантный сорт овса Белозерный с высоким потенциалом урожайности, в Башкирском НИИСХ — высокоурожайный мутантный сорт гороха Агидель. Необычайно продуктивный мутант картофеля получен из сорта Ранняя роза в Институте цитологии и генетики СО АН СССР. У этого мутанта зарегистрирован клубень массой 1,7 кг (всего этот куст дал 3,2 кг клубней). Хотя такой картофель не может быть использован в производстве (из-за чрезмерно большого размера клубня), этот пример хорошо демонстрирует возможности метода индуцированного мутагенеза.

Благодаря мутагенезу можно решать некоторые специальные задачи — например, ослаблять отрицательные корреляции между хозяйственно полезными свойствами. Известно, что крупность зерна и процент белка в нем коррелируют отрицательно. Однако с помощью мутагенеза В. М. Шевцову в КНИИСХ удалось получить крупнозерные высокобелковые формы ячменя. В Воронежском ГАУ успешно применили химический мутагенез для преодоления отрицательной корреляции «высокая урожайность — высокая зимостойкость» у озимой пшеницы. Даже такая тесная связь, как «большая масса корня сахарной свеклы — низкое содержание сахара» может быть ослаблена мутационной селекцией. Мутантным путем могут быть получены гены мужской стерильности, что имеет большое значение при переводе сельскохозяйственных культур на гибридную основу.

Поскольку при мутагенезе, в отличие от гибридизации, геном исходного образца полностью не меняется (только отдельные признаки), этим методом можно создать сорт быстрее. Кроме того, с помощью мутагенеза можно получать такие изменения, которые не дает гибридизация (примером может служить появление высокоолеинового мутанта подсолнечника, о котором сказано выше). Но результат применения мутагенеза еще менее предсказуем, чем результат гибридизации, поэтому последняя используется чаще.

Довольно часто полученные мутанты не могут быть сразу использованы в качестве родоначальника нового сорта, но обладают какими-либо признаками и свойствами, делающими такие мутантные формы ценным ИМ для селекционной работы. Возможность получить необходимый признак на фоне хозяйственно ценного генотипа породила и другую ветвь экспериментального мутагенеза — получение доноров важных в хозяйственном отношении свойств. Такие формы в дальнейшем вовлекаются в гибридизацию с целью передачи этих признаков и свойств существующим сортам.

Так, в Дании была получена серия мутантов ячменя с высоким содержанием лизина в белке. Один из них — Ризо-мутант 1508 — используют в селекции как донор высоколизиновости. Он обладает геном высокого содержания лизина *lys3a*. В КНИИСХ был выведен короткостебельный мутант из получившего мировую известность сорта озимой пшеницы Безостая 1 — Краснодарский карлик 1. Данный мутант несет ген короткостебельности *Rht 11*. С его участием создан ряд сортов озимой пшеницы: Одесская полукарликовая, Прогресс, Питикул, Одесская 75, Московская низкостебельная и др. В результате применения в скрещиваниях мутантного сорта Темп созданы новые сорта ячменя Каскад и Курьер; с использованием ряда мутантных линий — сорта ячменя Аккорд и Радикал.

Мутантные линии широко применяются в селекции гибридов кукурузы. С их участием получены гибриды Юбилейный Т60, Черкасский 30ТВ, Коллективный 100ТВ, Коллективный 244МВ и др.

В гибридизации используют и мутантные сорта, не обладающие каким-либо определенным донорским свойством, но показывающие хорошую сортообразующую способность. Так, чешский мутантный сорт ячменя Диамант вошел в родословную более чем 15 новых сортов. Мутантный сорт желтолистного табака Американ 181 стал родоначальником трех сортов этой культуры. Сорт-мутант ярового ячменя Темп использован при выведении сортов Каскад и Курьер.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Какова история мутагенеза и использования естественных мутантов в селекции растений?
2. Какие бывают мутации по характеру изменения наследственного материала клетки?
3. В чем заключаются преимущества и недостатки двух групп мутагенов, используемых для индуцирования мутаций?
4. Сформулируйте понятие дозы, концентрации и экспозиции мутагена при искусственном мутагенезе.
5. Каковы методы индуцирования мутаций в зависимости от обрабатываемого объекта и используемого мутагенного фактора?
6. Какова связь между дозой облучения (или концентрацией раствора) и выходом мутаций?
7. Что такое химерность при мутагенезе? Как химеры классифицируются?
8. В чем особенности работы с мутантными поколениями в зависимости от генетической природы мутаций?
9. Что такое микромутации, каковы методы их выделения?
10. Как ведется счет поколений при использовании мутагенеза?
11. Каковы основные направления использования индуцированной мутации?
12. В чем заключаются причины трудностей выделения мутантов у перекрестноопыляющихся растений? Каковы пути их преодоления?
13. Как мутагенез сочетается с другими формами изменчивости?
14. Каковы факторы, ограничивающие получение мутантных форм?

Одним из методов создания популяций для отбора является индуцированное изменение числа хромосом у селективируемой культуры — **полиплоидия**. Это может быть кратное увеличение модального (основного) числа хромосом внутри вида — **автополиплоидия**, некрatное изменение их числа — **анеуплоидия** или **гетероплоидия**, объединение геномов различных видов — **аллополиплоидия**. Все эти виды изменения числа хромосом используются в селекции. Но, когда говорят о полиплоидии в селекции, имеют в виду, как правило, автополи- и анеуплоидию.

Аллоплоидия входит в качестве составной части в метод отдаленной гибридизации и рассматривается там.

Специфическим является метод **гаплоидии** — получения и использования гаплоидов — растений с одинарным (n) числом хромосом, который используется в различных селекционных программах.

8.1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ПОЛИПЛОИДИИ

Первым индуцированным автополиплоидом была, по-видимому, водоросль спирогира. В 1890 г. русский ботаник И. И. Герасимов, воздействуя на этот объект низкой температурой и некоторыми наркотическими веществами, добился увеличения размера клеточных ядер. Позднее было установлено, что эти изменения клеток связаны с увеличением числа хромосом, и по предложению Г. Винклера их стали называть полиплоидией.

В дальнейшем полиплоиды получали эпизодически у разных объектов с помощью различных воздействий, в частности из клеток каллуса, который образуется на срезе побега. И только после обнаружения в 1937 г. А. Ф. Блексли и О. Т. Эйвери полиплоидизирующего действия алкалоида колхицина стало возможным массовое получение полиплоидов, поскольку колхицин обеспечивал надежный эффект удвоения числа хромосом. Колхицин добывается из цветущего осенью растения безвременник осенний (*Colchicum autumnale* L.). Он представляет собой желтый порошок, химически инертный и легко растворимый в воде, этаноле и других растворителях. Колхицин блокирует в делящихся клетках действие веретена деления, хромосомы не расходятся к полюсам, в результате чего число их в клетке удваивается.

8.2. ПОЛИПЛОИДЫ В ПРИРОДЕ. ПОЛЕЗНЫЕ СВОЙСТВА ПОЛИПЛОИДОВ

Спонтанные полиплоиды широко распространены в природе, образуя иногда в пределах рода целые ряды видов, отличающихся числом хромосом. Многие культурные растения являются полиплоидами (как авто-, так и алло-): мягкая и твердая пшеницы, овес посевной, просо, картофель, люцерна, яблоня, слива, банан, земляника и др. То обстоятельство, что внутри рода виды с большим числом хромосом урожайнее, чем виды с меньшим их числом,

и имеют более крупные плоды (можно сравнить, например, мягкую пшеницу и однозернянку, овес посевной и овес песчаный, сливу и терн), говорит о хозяйственном преимуществе полиплоидов. А большой процент полиплоидных видов в местах с суровыми климатическими условиями — о высокой адаптивности. Поэтому усилия селекционеров по созданию полиплоидных сортов можно представить как осознание этих природных закономерностей и стремление использовать их в селекции.

Экспериментально полученные полиплоиды отличаются более крупными размерами органов растений, в частности, цветков (что представляет интерес для декоративных культур) и плодов. Что касается адаптивности, то никакого выигрыша в селекции экспериментальная полиплоидия не дала, поскольку речь не идет о каких-то чрезвычайно экстремальных условиях. Однако во многих случаях у полиплоидов отмечается увеличение содержания ценных веществ: витаминов, алкалоидов.

8.3.

ОПТИМАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ ПЛОИДНОСТИ. ПЛОИДНОСТЬ, ИСПОЛЬЗУЕМАЯ В СЕЛЕКЦИИ

Далеко не все экспериментально полученные полиплоиды отличаются ценными хозяйственными свойствами. В связи с этим говорят об оптимальном уровне плоидности, и таковым, например, для ржи является тетраплоид. То же наблюдается у турнепса, клевера лугового. Дальнейшее увеличение числа хромосом у этих культур ведет к снижению продуктивности и урожайности.

Оптимальный уровень плоидности может рассматриваться и с позиции содержания полезных веществ. Так, для перечной мяты (содержание масла), сахарной свеклы (содержание сахара), опиумного мака (содержание морфина в комплексе алкалоидов) оптимальный уровень плоидности — триплоид.

Отмечено высокое содержание витамина С в плодах триплоидной яблони, сочетание большой массы корня и высокого содержания сахара в нем у триплоидной сахар-

ной свеклы, высокая сахаристость у триплоидного арбуза.

У видов, имеющих высокий уровень пloidности, хотя бы и достигнутый за счет объединения геномов разных видов (мягкая и твердая пшеницы, слива и др.), получение полиплоидов выигрыша не дает, они отличаются более низкой урожайностью по сравнению с исходными формами. С другой стороны, культуры-самоопылители с невысоким числом хромосом (горох, ячмень) также не дают высокоурожайных тетраплоидов по причине низкой запыляемости семян.

В селекции практикуется создание тетраплоидов и триплоидов, более высокая степень пloidности обычно успеха не имеет.

Автополиплоиды с нечетным числом геномов создаются путем гибридизации. Так, триплоиды получают от скрещивания диплоидов и тетраплоидов. Однако получение их не всегда возможно: у ржи, например, триплоидные зародыши погибают на ранних этапах развития.

8.4. СПОСОБЫ ПОЛУЧЕНИЯ ПОЛИПЛОИДОВ

Существует ряд способов получения тетраплоидов — речь идет о тетраплоидах как о наиболее типичном случае, хотя при получении других полиплоидов с кратным числом геномов, применяются те же способы. Другие автополиплоиды, как уже сказано, получают путем скрещивания.

Наиболее часто обрабатывают колхицином проростки семян или точки роста молодых растений. Последний способ не может быть применен к однодольным злакам, поскольку у них точки роста защищены свернутыми листовыми пластинками, его используют на свекле, гречихе и некоторых других объектах.

Обычно готовят маточный 2% -ный раствор колхицина и по мере надобности разбавляют его до концентрации рабочего раствора. При обработке проростков семян исполь-

зуют 0,01...0,2% -ный, а при обработке точек роста — 0,5...2% -ный водный раствор колхицина.

Проросшие семена погружают в раствор колхицина таким образом, чтобы раствор смачивал ростки, но не попадал на корешки. Корешки под действием колхицина погибают, и растение дальше не может развиваться. Технически это осуществляется следующим способом. Семена проращивают на сетке, а затем переворачивают ростками вниз, корешками кверху и помещают ростки в раствор колхицина, залитый, например, в чашку Коха, а корешки защищают от высыхания, прикрыв стеклом или чашкой Петри. С мелкими семенами (например, клевера) поступают еще проще, используя вместо сетки фильтровальную бумагу, на которой они проращиваются.

При обработке точек роста используют капельный метод или метод тампонов. Капельный метод заключается в том, что на точку роста периодически, обыкновенно с интервалами в 3...4 ч, наносят каплю раствора колхицина, лучше с прилипателем. Особенно удачным считается смола растения трагокант, которая обладает способностью после высыхания вновь набухать при увлажнении. Обыкновенно операцию прерывают в ночные часы не только для отдыха работников, но и для того, чтобы растения оправились от действия колхицина, который действует угнетающе на процессы их жизнедеятельности. Обработку проводят в течение нескольких дней.

Метод тампонов отличается от капельного только тем, что на точку роста помещают тампон, смоченный раствором колхицина.

Во всех случаях обработку ведут при умеренной температуре, достаточно высокой влажности воздуха и не на прямом солнечном свете (растения притеняют).

Первое после обработки колхицином поколение обозначается как C_0 (от слова *Colchicum*). Последующие поколения обозначают как C_1 , C_2 и т. д. Нет никакого основания для того, чтобы обозначить поколение, в котором ведется воздействие мутагеном (колхицин — это тоже мутаген), в одном случае как M_0 (в случае точковых и хромо-

сомных мутаций), а в другом — как C_0 . Приходится ссылаться просто на то, что «так принято».

Все, что сказано в главе «Мутагенез» относительно конкуренции мутантной и нормальной ткани, химерности растений, включении мутаций (в данном случае полиплоидов) в археспориальную ткань, справедливо и для этой геномной мутации. Поэтому необходимо, чтобы обнаруженные полиплоиды подтвердили свою природу на поздних этапах онтогенеза. Отчасти поэтому идентификация полиплоидов ведется в два этапа — по косвенным признакам и путем подсчета числа хромосом. Главная же причина такой двухэтапной оценки заключается в трудоемкости цитологической оценки путем подсчета хромосом на препаратах, полученных из тканей эпидермиса листа. Поэтому целесообразно проводить ее на материале, который уже первоначально зарекомендовал себя как полиплоидный.

Первичная оценка ведется по косвенным признакам. Растения-полиплоиды имеют более крупные и более темные листья, иногда гофрированные. Далее о полиплоидной природе можно судить по числу хлоропластов в замыкающих клетках устьиц, что уже требует применения микроскопа, потом — по величине пыльцевых зерен и количеству пор в пыльце. Во всех этих случаях полиплоиды имеют более высокие показатели, чем диплоиды.

В C_1 химерности быть не должно, поскольку каждое растение происходит из одной клетки. Но здесь и в последующих поколениях бывают случаи реверсии — возврата на диплоидный уровень. Такие реверсивные диплоиды, как правило, по генотипу отличаются от исходных и могут рассматриваться как своеобразный исходный материал для селекции.

8.5. НИЗКАЯ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ — ОСНОВНОЙ НЕДОСТАТОК ПОЛИПЛОИДОВ. СПОСОБЫ ЕЕ ПОВЫШЕНИЯ

Первично полученные полиплоиды называют сырыми полиплоидами. Они обладают самым большим недостатком автополиплоидов — низкой семенной продуктивностью, что связано с нарушениями в мейозе. У тетраплоида

в метафазе мейоза могут образоваться два бивалента гомологичных хромосом, и это благоприятный случай: расхождение хромосом дает жизнеспособные диплоидные гаметы. Но могут образоваться квадριваленты (в ядре образуется вместо двух четыре гомологичные хромосомы). Нормальное распределение хромосом обеспечивается расхождением их попарно, что происходит не всегда: к одному полюсу могут отойти три хромосомы, к другому — одна. Наконец, при образовании тривалента и унивалента тоже возможно несбалансированное расхождение хромосом. Поскольку в геноме присутствует несколько групп гомологичных хромосом, то вероятность получения сбалансированных гамет значительно меньше, чем при рассмотрении только одной группы.

Значение пониженной семенной продуктивности полиплоидов для той или иной сельскохозяйственной культуры неодинаково. Если это вегетативно размножаемая культура, например какая-либо из плодовых, пониженная семенная продуктивность не имеет никакого значения. Роль ее у культур, размножаемых семенами, определяется тем, являются ли семена продукционной частью урожая, как у ржи и гречихи, или служат только посевным материалом. Понятно, что пониженная семенная продуктивность у тетраплоидной гречихи и ржи чревата недобором урожая. Во втором случае важны коэффициент размножения и норма высева. При очень большом коэффициенте размножения и невысокой норме высева у турнепса недобор определенного количества семян несуществен. Однако если взять клевер, для которого проблема семян стоит остро даже у диплоидных сортов, пониженная семенная продуктивность — серьезный порок. Попутно нужно отметить, что у клевера полиплоидия удлиняет трубку венчика цветка, что создает дополнительные препятствия для опыления насекомыми. Нужно отметить, что равный по массе урожай семян диплоидного и тетраплоидного клеверов, который может быть достигнут селекцией тетраплоидного клевера, еще не означает их равной семенной продуктивности. Масса 1000 семян у тетраплоида больше, семена крупнее, а значит, количество семян в

одном килограмме или иной единице массы у тетраплоида меньше.

Мейотические тетраплоиды (т. е. полученные при воздействии колхицина на мейоз), как было замечено, меньше снижают семенную продуктивность, чем митотические, возможно, потому, что не разошедшиеся в мейозе хромосомы и в дальнейшем образуют пары, биваленты. Но получение их затруднено тем, что необходимо воздействовать колхицином на археспориальную ткань в период образования гамет, а она хорошо защищена от внешних воздействий. Кроме того, надо, чтобы диплоидными оказались и женские, и мужские гаметы. Можно использовать половинчатое решение, применяя унивалентные скрещивания — диплоидов и тетраплоидов. Они дают, как уже отмечено, триплоиды, которые в первом поколении семян не образуют, поскольку триваленты родительских хромосом не могут разделиться в анафазе мейоза поровну и гаметы оказываются несбалансированными — нежизнеспособными. Если семена тем не менее образуются, значит это не триплоид, а тетраплоид, возникший в результате спонтанного появления у диплоида нередуцированных гамет (в мейозе не произошло расхождения хромосом к полюсам). Таким образом, эти растения наполовину происходят от митотического тетраплоида, а наполовину — от мейотического.

Увеличить семенную продуктивность сырых тетраплоидов можно путем неоднократного отбора, направленного на увеличение этого признака. Но такой отбор успешен при условии непрерывной рекомбинации генетического материала, свойственной перекрестникам. Вот почему полиплоидная селекция оказалась успешной только у перекрестноопыляющихся культур. Чтобы убедиться в этом, достаточно перечислить культуры, у которых получены тетраплоидные сорта: рожь, гречиха, клевер, турнепс.

Полиплоиды легко получают и у самоопылителей. Известны тетраплоидные ячмень, горох. Но сортов, которые бы использовались в производстве, среди них нет, слишком они низкоурожайны из-за пониженной семенной продуктивности.

Таким образом, с полиплоидами дело обстоит совершенно иначе, чем с мутациями. Мутационная селекция, за редким исключением, дает сорта только самоопылителей из-за сложности выявления и стабилизации мейоза мутантов у перекрестноопыляющихся культур. Селекция полиплоидов дает сорта преимущественно перекрестников.

8.6. ТРИПЛОИДЫ

Триплоиды, как было отмечено, тоже используются в современной селекции. Часто это многолетние вегетативно размножаемые культуры (плодовые, лесные породы), для которых бесплодие триплоидных форм не имеет значения. Но среди используемых в производстве триплоидов также есть одно-, двулетние культуры, размножаемые семенами. Это всегда гибриды тетраплоидов и диплоидов, каждый раз получаемые заново. Особенным успехом пользуется триплоидная сахарная свекла и триплоидный арбуз. Выигрыш здесь в более высоких сборах сахара с гектара у сахарной свеклы, в более высокой сахаристости арбуза (триплоидный арбуз ценен еще и отсутствием семян). Идея создания триплоидных гибридов сахарной свеклы принадлежит русскому ученому А. Н. Луткову. Первым был Кубанский полигибрид 9, а затем появился ряд других триплоидных гибридов. Триплоидный арбуз был получен японским генетиком Кихара.

Получение семян триплоидов и возделывание их имеют некоторые особенности. Так, посадка корней сахарной свеклы для получения триплоидных семян производится в отношении три тетраплоида к одному диплоиду, поскольку пыльца диплоида более активна. В результате перекрестного опыления, которое идет не только между диплоидами и тетраплоидами, но и внутри этих групп, получается смесь триплоидных, диплоидных и тетраплоидных семян — анизоплоидная популяция. При посеве таких семян процент триплоидных растений постепенно возрастает в силу того, что триплоиды отличаются большей мощностью и при прорывке (шаровке) остаются в посеве, в то время как диплоидные и тетраплоидные расте-

ния элиминируются. Считается, что приемлемым показателем является уже 50% -ное присутствие триплоидных семян в популяции. К концу вегетации триплоидные растения занимают примерно 3/4 посева.

При выращивании триплоидных арбузов цветки их приходится опылять пылью диплоидов — без этого плоды не развиваются.

8.7. УСПЕХИ ПОЛИПЛОИДНОЙ СЕЛЕКЦИИ

Селекция автополиплоидов дала сельскому хозяйству целый ряд сортов ржи, гречихи, клевера и других культур, не считая тетра- и триплоидных сортов яблонь, груш, бананов.

Первая тетраплоидная рожь была создана русской исследовательницей Л. П. Бреславец, а первый коммерческий сорт Стил — шведскими селекционерами. Впоследствии появились и другие сорта, в том числе и созданные путем гибридизации тетраплоидов.

Первый сорт тетраплоидного клевера Тетраалсайк был выведен в Швеции. Сейчас тетраплоидных клеверов довольно много: ТетраВИК, Темп, Тетраплоидный ВИК, Ти-мирязевец и др.

Тетра- и триплоидных сортов яблонь и груш довольно много в США, Канаде и других странах. Сорт триплоидного банана Кавендиш занимает основные площади под этой культурой.

Нельзя отдать абсолютного предпочтения полиплоидным сортами и гибридам перед диплоидными. Успехи селекции в выведении то тех, то других меняют соотношение их в сортименте. В 1960–1970-х гг. селекция тетраплоидов ржи испытала настоящий взлет. Но тетраплоидные сорта не вытеснили диплоиды. Напротив, успехи селекции последних потеснили тетраплоидные сорта. Тем временем развернулась селекция гетерозисных гибридов ржи, которые в Германии, например, заменили обычные сорта.

Многое зависит и от культуры. Триплоидные гибриды сахарной и кормовой свеклы вытесняются межлинейными

гетерозисными гибридами, тетраплоидный клевер и тетра-, триплоидные плодовые сохраняют и укрепляют свои позиции. Хороший пример динамики площадей под влиянием успехов селекции представляет амфидиплоид ржи и пшеницы — тритикале. После получения первых коммерческих сортов эта культура заняла в мире примерно 1 млн га. Затем площади начали уменьшаться, поскольку обнаружилась нестабильность урожаев, заметно снижавшихся в неблагоприятные годы. После создания сначала в Польше, а затем и в других странах новых, более устойчивых сортов, площади под тритикале вновь начали увеличиваться.

8.8. ГАПЛОИДИЯ. УСПЕХИ ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Гаплоиды — организмы, которые содержат одинарное число хромосом. Нормальный мейоз у них невозможен, поскольку отсутствуют гомологи в хромосомном наборе и, следовательно, мейоз протекает с нарушениями: биваленты в метафазе не образуются, а значит, не могут возникнуть и нормальные гаметы. Гаплоиды не образуют семян. Но если их полиплоидизировать, плодовитость восстанавливается и при этом образуются гомозиготы. Это обстоятельство и применяется в селекции: за очень короткое время можно получить «чистые линии» у перекрестников и использовать их в качестве самоопыленных линий, что практикуется сейчас в селекции гетерозисных гибридов. В обычной селекции самоопылителей, где работа с гибридными поколениями требует получения чистотинейного материала, гаплоиды позволяют избавиться от гетерозигот уже в первом поколении.

Есть еще одно важное преимущество использования гаплоидов в селекции растений: применение гаплоидии позволяет существенно сократить объем гибридной популяции без ущерба для результативности отбора. Чтобы продемонстрировать это, воспользуемся обычной моделью — дигибридным скрещиванием. Если это гаплоид, он

способен образовать четыре генотипа (разумеется, после полиплоидизации), т. е. столько, сколько видов гамет дает дигибрид. Если же это — диплоид, то согласно решетке Пеннета, в F_2 она имеет $4 \times 4 = 16$ клеток. Но это не значит, что диплоид способен в F_2 дать 16 генотипов. Здесь генотипы повторяются. Во-первых, вся диагональ сверху справа до снизу слева заполнена одним генотипом — гетерозиготой. Во-вторых, есть повторения (по одному разу) других генотипов. И только вторая диагональ заполнена неповторяющимися генотипами.

Можно убедиться, что и три- и тетра- и скрещивания с большим числом локусов дают такую же картину. Число «независимых» генотипов в скрещиваниях разной аллельности подчиняется формуле $H = x/2 + 1$, где x — степень гибридности. Отсюда число генотипов у дигаметоидов в F_2 после полиплоидизации равно $2H - 1$.

Таким образом, гаплоидия позволяет обходиться гораздо более малочисленными популяциями. И, действительно, сорта ячменя, полученные с помощью гаплоидов, это подтверждают. Популяция, из которой были получены первые в СССР дигаметоидные сорта Исток и Одесский 115, состояла всего из 41 элитной линии.

Гаплоиды могут быть успешно применены и при отдаленной гибридизации, если родительские формы кратно отличаются числом хромосом. Так, перевод картофеля на гаплоидный уровень позволил получить гибриды в достаточном количестве при скрещивании *S. tuberosum*, тетраплоидом, имеющим 48 хромосом с *S. rybinii* (24 хромосомы).

Способы получения гаплоидов разнообразны. Некоторые из них, как и использование методов биотехнологии в селекции, описаны в главе «Биотехнологические методы в селекции растений».

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что такое полиплоидия?
2. Какова история искусственного получения полиплоидов?
3. Каковы основные принципы классификации полиплоидов?
4. Культуры, имеющие естественный полиплоидный ряд.

5. В чем преимущество полиплоидов в сравнении с исходными диплоидными формами?
6. Что такое оптимальный уровень пloidности?
7. Каковы способы получения полиплоидов?
8. Какие характеристики растений могут служить косвенными признаками идентификации вновь созданных полиплоидов?
9. Как проводят окончательное выделение полиплоидов?
10. В чем причина низкой семенной продуктивности у вновь созданных автополиплоидов?
11. Почему полиплоидная селекция оказалась более эффективной у перекрестноопыляющихся культур, чем у самоопылителей?
12. Поясните, что такое триплоидия и как ее используют в селекции. Каковы методы получения триплоидов?
13. Что такое анеуплоидия? Ее использование в селекции растений.
14. Какие типы гаплоидов чаще всего используют в селекции растений?
15. Каковы основные способы получения гаплоидов?
16. Каковы успехи использования полиплоидии и гаплоидии в селекции растений в настоящее время и в перспективе?

БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

9.1. ОСНОВНЫЕ СЕЛЕКЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ, РЕШАЕМЫЕ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДОВ БИОТЕХНОЛОГИИ

Биотехнологические методы в селекции растений стали применяться примерно с середины минувшего столетия, и значение их непрерывно возрастает, поскольку биотехнологии под силу задачи, которые традиционными методами селекции решить невозможно или чрезвычайно трудно. Уже сейчас достигнуты впечатляющие результаты: миллионы гектаров в мире занимаются ежегодно сортами и гибридами, полученными с помощью биотехнологии.

Отличительным признаком биотехнологических методов, используемых в селекции растений, является манипуляции *in vitro*.

Все методы биотехнологии могут в той или иной степени быть использованы в практической работе как на отдельном ее этапе, так и на всех этапах селекции, самостоятельно или комплексно в зависимости от задач и степени кооперации селекционеров и биотехнологов.

Основные селекционные задачи, решаемые с помощью методов биотехнологии, следующие:

- создание нового исходного материала для селекции;
- ускорение селекционного процесса за счет быстрой гомозиготизации генотипа после проведения скрещивания или получения самоопыленных линий при селекции гетерозисных гибридов, сокращения ряда селекционных питомников;
- повышение эффективности отбора ценных генотипов за счет целенаправленной интрогрессии генов, снижения негативного влияния «генетического груза» популяции и повышения ее селекционной ценности, постоянного контроля за наличием ценных генотипов в отбираемом селекционном материале;
- снижение трудоемкости селекционных работ за счет уменьшения популяций для отбора и сокращения ряда селекционных питомников.

Большой и важный раздел клеточной биотехнологии — оздоровление посадочного материала от вирусов и некоторых болезней, однако непосредственно селекции это не касается.

9.2. БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ, ПРИМЕНЯЮЩИЕСЯ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Все биотехнологические методы, которые применяются в селекции растений, можно разделить на две группы: использование культуры клеток и тканей и генетическую (генную) инженерию. Последнюю принято рассматривать отдельно.

Существуют три вида культуры клеток и тканей:

- каллусная культура;
- культура клеток и агрегатов клеток;
- культура протопластов.

Они могут быть использованы по отдельности или составлять технологическую цепочку, располагаясь в той последовательности, в которой из одного вида получают другой.

Применение культуры клеток и тканей в селекции растений основывается на фундаментальном положении о

тотипотентности любой клетки — сохранении способности воспроизвести растительную форму, которой клетка принадлежит, со всеми ее генотипическими и фенотипическими особенностями. Представление о тотипотентности клетки было выдвинуто и теоретически обосновано Г. Габерландтом, известным немецким физиологом растений, в самом начале прошлого века и впоследствии получило экспериментальное подтверждение.

Получение культуры клеток и тканей чаще всего осуществляется через каллусную культуру. Технология получения этим способом и поддержания культуры клеток и тканей в самых общих чертах заключается в следующем. Эксплант (фрагмент растительной ткани или органа, включающий различные ткани) помещают на/в искусственную питательную среду. Все операции проводят в стерильных условиях: эксплант обеззараживают, а среду готовят в условиях, исключающих заражение. В качестве экспланта можно использовать фрагменты запасочной паренхимы, других тканей корня, стебля, листа, просто участки этих органов, участки зародыша и даже пыльники. Разработан состав большого количества питательных сред, в которые входят сахара как источник питания, макро- и микроэлементы в виде минеральных солей, витамины, фитогормоны и некоторые другие вещества. Иногда в качестве добавок применяют эндосперм кокосового ореха, сок или экстракты из различных органов растений ради содержащихся там физиологически активных веществ.

Для получения каллусной ткани эксплант помещают на полутвердую питательную среду на основе агар-агара или других желеобразующих веществ (применяют и жидкие среды). Каллусная ткань возникает на поверхности экспланта или в его толще (тогда она обычно разрывает ткань экспланта и выходит на его поверхность). Клетки каллуса не имеют определенной структуры, их рост беспорядочен, поскольку они утрачивают специализацию, свойственную ткани экспланта, из которой получены.

Для получения суспензионной культуры клеток каллусную ткань переносят в жидкую питательную среду

и перемешивают. В результате каллус распадается на отдельные клетки и агрегаты клеток. Если хотят получить клоны из отдельных клеток, освобождаются от агрегированных клеток. Этого можно достичь фильтрацией через фильтры с уменьшающимися порами или другими способами. В результате деления обособленной клетки (деление клеток иницируется различными способами) образуется колония генетически одинаковых клеток — клон, которую можно пересадить на агаризованную питательную среду. Отдельные клетки можно получить непосредственной мацерацией тканей растения, минуя каллусную культуру.

Культуру изолированных протопластов можно получить как из культуры клеток, так и из тканей растений, используя такие ферменты, как пектиназа и целлюлаза и другие вещества, разделяющие клетки и разрушающие клеточную оболочку.

Культуры каллусной ткани, суспензионные культуры клеток (клеток и агрегатов клеток), культуры протопластов представляют собой материал, который применяется в селекционной работе. Во-первых, можно воспользоваться генетическим разнообразием культуры. Само по себе обособление клеток или их протопластов часто означает появление новых генотипических вариантов, которые либо уже существовали в тканях исходного растения, либо появились в порядке спонтанных мутаций. При этом мутагенными факторами могут выступать вещества, входящие в состав культуральных сред, и сама дезинтеграция ткани. Генетическая неоднородность клеток исходного растения наблюдается в специализированных тканях и большей частью заключается в кратном увеличении набора хромосом, что, очевидно, представляет какое-то приспособление, связанное с функциональными особенностями ткани. Это могут быть и соматические мутации, не реализуемые через половой путь.

Во-вторых, мутационная изменчивость может быть индуцирована мутагенами, применяемыми в обычной селекции: физическими — рентгеновским, гамма- и ультрафиолетовым излучением; химическими: этилметансульфонатом, нитрозометил- и нитрозоэтилмочевинной и др. При

этом подбирают дозы, концентрации и экспозиции, обеспечивающие высокий выход мутантов и не вызывающие чрезмерно большой гибели клеток.

В-третьих, путем слияния протопластов клеток различных растительных форм и видов (соматическая гибридизация) могут быть получены гибридные протопласты, а затем и клетки, так как клеточная оболочка спонтанно восстанавливается. Слияние протопластов стимулируется добавлением в среду этиленгликоля, значительной концентрацией двухвалентных ионов, высоким значением рН, лазерным облучением. Предварительное облучение гамма-лучами или другим ионизирующим облучением протопластов донора полезных свойств, но обладающего вместе с тем многими отрицательными характеристиками, что бывает особенно при привлечении в качестве донора дикорастущих форм, часто позволяет устранить часть ядерного материала последнего. Но эта дозировка контролю не поддается. В отдельных случаях ядерный материал одного из партнеров может быть полностью элиминирован и тогда гибридной остается только цитоплазма — получается цибрид.

Отбор различных генетических вариантов осуществляется переносом (пассированием) клеточных клонов, которые в биотехнологии принято называть соматическими клонами (соматическими клонами), поскольку при получении их не использовался половой путь, на новую среду для их разделения и получения из них растений.

Более целенаправленный подход заключается в том, что в культуральную среду может быть введен селективный фактор, который позволяет отобрать клетки, устойчивые к нему, другие же погибают или прекращают делиться. Клоны клеток, продолжающихся делиться, несмотря на присутствие селективного фактора, подвергают неоднократным пассажам на среды без этого фактора, а затем вновь испытывают на устойчивость к селективному фактору на соответствующей среде. Таким образом, избавляются от клонов, у которых устойчивость носила эпигенетический характер (изменение экспрессии генов, носящей характер длительной модификации). Так, при селекции

картофеля на устойчивость к черной ножке стабильно устойчивой оказалась только половина клонов.

Селективным фактором при селекции на устойчивость к болезням может быть токсин, выделяемый патогеном.

При селекции на устойчивость к грибам из рода *Fusarium* используют фузариевую кислоту. Формы овса, устойчивые к *Helminthosporium victoriae*, получены с помощью токсина этого гриба. Для аналогичной цели был использован Т-токсин гриба *Helminthosporium maydis*, поражающий кукурузу с техасским типом ЦМС. Вместо чистого токсина можно применять культуральные фильтраты из культуры патогена, содержащего токсин.

При селекции на солеустойчивость в культуральную среду добавляют NaCl или Na₂SO₄, в зависимости от того, на хлоридное или сульфатное засоление ориентируются при возделывании культуры. При селекции на устойчивость к кислым почвам, в зависимости от характера кислотности, подкисляют культуральную среду или добавляют в нее ионы алюминия. Использование в культуральной среде селективного фактора — фактора естественного отбора на клеточном уровне — получило название клеточной селекции, хотя правильнее было бы говорить о клеточном отборе.

Спонтанно возникшие генетические варианты клеток, варианты, индуцированные применением мутагенов, гибридные клетки, полученные от слияния протопластов, имеют значение для селекции только в том случае, если из них удастся вырастить растения-регенеранты (см. цв. вкл., ил. 8).

Способность к регенерации инициируется с помощью специальных сред, на которые или в которые (при глубинном культивировании) переносят культуру клеток. Растения можно получить и прямо из культуры каллусов, не прибегая к культуре клеток и их агрегатов. Но в этом случае велики шансы на возникновение химерности, осложняющей дальнейшую селекционную работу. Регенерация начинается с организованного роста, который возникает не по всему клону (или каллусу), а очагами, либо в виде меристем с последующим развитием из них орга-

нов растения, либо в виде зародышеподобных структур — эмбриоидов, образующих впоследствии проросток. На этом этапе тоже возможно применение селективных сред — так, например, вели селекцию на устойчивость к клеверному раку во ВНИИ кормов. Причины того, что одни клетки оказываются способными перейти к организованному росту и дифференциации, а другие — нет, пока неясны. При многократном пассировании каллуса или клеточного клонна часто наблюдается потеря способности к регенерации.

Процент регенерантов сильно зависит от вида растения. Одни сельскохозяйственные культуры (табак, картофель, томат, люцерна, морковь, капуста) дают высокий процент регенерантов, другие (зерновые злаки) — единичные случаи. Последнее обстоятельство — один из главных факторов, сдерживающих применение культуры клеток и тканей в селекции. Считают, что лишь одна из 400...1000 клеток регенерирует в растение. Но это еще не значит, что такое растение будет представлять селекционную ценность. Так, в одной работе с табаком (культура, у которой процент регенерантов наиболее высок) было использовано около 46 млн клеток и их протопластов, а выделено только три растения, устойчивых к бактериальной ряхухе. Несравненно меньше шансов получить растения-регенеранты с каким-либо хозяйственным ценным свойством.

К селекции в культуре клеток непосредственно примыкает пыльцевая селекция. В этом случае имеют дело с отдельной популяцией клеток, что упрощает работу. Как и при клеточной селекции, используют селективный фактор. Регенерировавшие растения будут гаплоидными, и их приходится обрабатывать раствором колхицина для перевода на диплоидный уровень, если только не наблюдается спонтанная диплоидизация. В экспериментах было показано, что пыльца растений озимой пшеницы, менее устойчивых к фузариозу, погибает при меньших концентрациях токсина, чем пыльца более устойчивых. Если нанести на рыльце пестика каплю раствора с селективным фактором и произвести опыление избытком пыльцы, есть шансы получить гетерозиготу с аллелями устойчивости и при

этом обойтись без получения растений-регенерантов. Но этот метод пока не испытан, а пыльцевая селекция в целом пока в стадии эксперимента и результатов в селекции еще не дала.

Потомство растений-регенерантов должно быть включено в обычный селекционный процесс. Прежде всего необходимо проверить, сохранилось ли у растения то ценное свойство, которое было обнаружено в клоне клетки в результате клеточной селекции (устойчивость к болезни, солеустойчивость и т. д.). Дело в том, что устойчивость или другое свойство клетки может быть не эквивалентно свойству целостного растения, на уровне которого могут действовать надклеточные механизмы. Например, устойчивость к болезни может зависеть от воскового налета, особенностей кутикулы и т. д. Однако отмечены случаи, когда устойчивость клетки и полученного из нее растения совпадают, например устойчивость к гербицидам, высоким концентрациям ионов алюминия. Естественно, что полученный таким образом материал, помимо свойств, которые удалось отселектировать в культуре клеток, должен обладать целым комплексом хозяйственно ценных признаков и свойств. Только в этом случае он может претендовать на статус сорта. В других случаях отбор из культур клеток и тканей должен рассматриваться как предбридинг, и работа с потомством соматоклона должна заключаться в получении нового материала для отбора уже обычными селекционными методами (гибридизация и т. д.). Потомство соматоклона может быть использовано и как донор ценных свойств (например, устойчивости к болезням при гибридизации). Если речь идет о перекрестноопыляющейся культуре, потомство соматоклона должно быть переопылено другими формами во избежание инбредной депрессии, а полученная популяция пройти отбор (отборы), характерный для перекрестников.

Использование культуры клеток (всех ее видов) в селекции уже дало определенные результаты, хотя во многих случаях пока приходится говорить о предварительных исследованиях (например, по гибридизации протопластов). На Гавайях в культуре клеток были отобраны

клоны сахарного тростника, устойчивые к ложной мучнистой росе и вирусным болезням. Получен сорт сахарного тростника, устойчивый к болезни Fiji. Подобные результаты по отношению к некоторым болезням картофеля достигнуты в России и США. У картофеля получены соматклоны с более высоким содержанием крахмала и белка в клубнях, чем у исходного сорта Зарево. У картофеля, томата, ячменя, люцерны, пшеницы с помощью селективных фонов получены формы, относительно устойчивые к грибам из рода *Fusarium*. У риса, пшеницы и ячменя — к грибам из рода *Helminthosporium*. У картофеля — к фитофторозу, кольцевой гнили и черной ножке. У риса — к пирикулярии. У пшеницы, риса, картофеля получены солеустойчивые формы, у моркови — формы с очень высоким содержанием некоторых незаменимых аминокислот (в питательную среду добавляли их токсичные аналоги).

Биотехнологические манипуляции на клеточном уровне используются и в других селекционных технологиях: для оплодотворения в искусственных условиях, выращивания гибридных зародышей, получения гаплоидов, микрореклонального размножения, криосохранения клеток растений. К оплодотворению *in vitro* на питательной среде прибегают, когда по каким-либо причинам обычным путем оно не происходит (часто бывает при отдаленной гибридизации). На питательную среду переносится завязь или кусочки плаценты с семяпочками. На них наносят созревшую пыльцу. Метод был успешно применен при отдаленной гибридизации в роде *Tabacum*. Разрастание семяпочек указывает на то, что оплодотворение произошло.

При отдаленной гибридизации часто наблюдается гибель гибридного зародыша. Причина заключается в том, что зародыш не может развиваться, поскольку эндосперм не способен обеспечить его нормальное питание. Однако если перенести его на питательную среду, зародыш нормально формируется и способен к прорастанию, это так называемая эмбриокультура. Метод был использован при получении гибридов между видами льна *Austriacum* и *Linum perenne*. Культура зародышей применяется в селекции овощных растений — у лука, томата и др.

9.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГАПЛОИДИИ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Очень перспективны селекционные технологии, основанные на использовании гаплоидов. Поскольку гаплоид имеет только один набор хромосом и поэтому не способен давать семена, удвоение этого набора путем колхицинирования дает гомозиготное плоеидное растение — удвоенный гаплоид. В этом заключается главный интерес селекции к использованию гаплоидов. Если получить гаплоиды из гамет первого гибридного поколения, а потом перевести их на диплоидный уровень, у самоопылителей отпадает необходимость в повторных отборах с целью добиться гомозиготности, что часто ускоряет селекционный процесс. Мало того, может быть резко уменьшен объем гибридных популяций для отбора при сохранении той же вероятности отбора ценных генотипов, что и из обширных популяций диплоидов. Это можно продемонстрировать на модели в виде дигибридного скрещивания. Если в F_1 получена гибридная гетерозигота $AaBb$, то она образует четыре класса гамет: AB , Ab , aB и ab . Это и есть генотипы гаплоидов, из которых путем полиплоидизации получают четыре генотипа диплоидов: $AABB$, $AAbb$, $aaBB$, $aabb$. Если нас интересует любой из этих генотипов, то он встречается в популяции со среднестатистической вероятностью $1/4$. Если же гаплоиды не получать, то при образовании диплоидных зигот гаметы объединятся во всех возможных комбинациях, которые можно усмотреть из решетки Пеннета. Теперь вероятность каждого гомозиготного генотипа будет уже $1/16$. Эти вероятности соотносятся как 16 к 4. Нетрудно убедиться, что при любом количестве гибридных локусов размер популяции гаплоидов, содержащей требуемый гомозиготный генотип или генотипы, будет равен корню квадратному из размера популяции диплоидов, содержащих тот же генотип или генотипы. Если, например, в F_2 высевается популяция диплоидов численностью 10 000 растений, то для популяции удвоенных гаплоидов достаточно 100 растений.

Сокращение объемов популяции для отбора при использовании удвоенных гаплоидов практически доказано. Первые сорта, полученные на основе гаплоидии, отобраны из немногочисленных популяций. Так, сорт озимого ячменя Минго, полученный в Канаде методом гаплоидной селекции, был отобран среди потомства 40 удвоенных гаплоидов. Сорта ячменя Исток и Одесский 115 (ВСГИ) получены из подобной по численности популяции удвоенных гаплоидов. Эти сорта выведены за 6 лет, в то время как для обычной селекции требуется 10...12 лет. В России первый сорт ячменя, созданный с использованием удвоенных гаплоидов, — Биос 1. В последние годы создан целый «шлейф» сортов с помощью данного метода — Эльф, Дворан и др.

Необходимо отметить один отрицательный момент использования удвоенных гаплоидов в селекции. Казалось бы, можно провести отбор из первого гибридного поколения удвоенных гаплоидов. Оно, в отличие от гибридов самоопылителей, полученных на диплоидной основе, однородно и содержит при достаточном объеме весь набор возможных генотипов. Однако это невозможно: растения сильно и не в одинаковой степени депрессированы колхичинированием. Так что приходится отбирать уже во втором поколении и не отдельные элитные растения, а семьи.

Применение гаплоидов способно произвести настоящую революцию в селекции. Объемы популяций сильно уменьшатся, а вместе с ними и объемы оценочных питомников и сортоиспытаний. Селекция станет значительно более компактной. У самоопылителей отпадет необходимость повторных отборов. Что касается перекрестников, то в принципе возможно создание «чистых» линий, правда, очень депрессированных, и составление из них сортов-популяций, в которых депрессия снималась и проявлялся эффект гетерозиса. Насколько это реализуемо, будет зависеть от затрат средств и времени.

Применение гаплоидов в селекции гибридов кукурузы при наличии больших масштабов позволило бы ускоренно получать самоопыленные линии (само название «самоопыленные» стало бы анахронизмом). Удвоение числа

хромосом гаплоида дает гомозиготу. Правда, нужно считаться и с тем, что многие из таких гомозигот оказываются маложизнеспособными вследствие гомозиготации летальных и полулетальных рецессивных аллелей, которые при получении самоопыленных линий обычным путем устраняются отборами из инбредных поколений.

Американская фирма DeKalb Agricultural Association Inc. использовала в селекционном процессе матроклинные гаплоиды для создания удвоенных гаплоидных линий и новых гибридов. По комбинационной способности они не только не уступали линиям, созданным традиционным самоопылением, но часто превосходили их. Уже в 1964 г. коммерческие гибриды фирмы DeKalb и лучшие новые гибриды включали 140 различных линий. При этом 84 линии были созданы фирмой DeKalb, и 56 линий взяты из общедоступных коллекций. Из 84 линий DeKalb 35 были созданы методом гаплоидии и 49 — методом самоопыления. На создание 35 элитных линий гаплоидного происхождения было потрачено значительно меньше средств, усилий и времени, чем на создание самоопыленных линий.

Одним из примеров успешного использования линий гаплоидного происхождения является гибрид DeKalb 640. Этот четырехлинейный гибрид широко использовался в кукурузном поясе США более десяти лет. Из его четырех родительских линий три были созданы методом матроклинной гаплоидии. Следует отметить, что он являлся лидером по устойчивости к высокой густоте стояния.

В настоящее время матроклинные гаплоиды широко применяются для селекции кукурузы в Краснодарском НИИСХ. Так, в 1993 г. было получено 1400 линий гаплоидного происхождения, в 1994 г. — 1042, в 1995 г. — 1112 линий. Данные линии оценивают по ряду селекционно-ценных признаков и лучшие из них используют для создания новых гибридов. Испытание гибридов, полученных от скрещивания линий удвоенных гаплоидов, показывает, что последние не уступают по комбинационной способности линиям, полученным обычным самоопылением. При этом гаплоиды позволяют значительно сократить время создания линий и гибридов.

Удвоенная гаплоидная линия Кр716, созданная в Краснодарском НИИСХ, входит в качестве родительской линии в четыре гибрида, которые занесены в Госреестр селекционных достижений Российской Федерации, допущенных к использованию.

Бу (1986) сообщил о создании элитной удвоенной гаплоидной линии кукурузы, названной Qun Hua. Эта линия сочетала такие признаки, как скороспелость, устойчивость к низким температурам, устойчивость к *Helminthosporium turcicum* и *Helminthosporium maydis*.

Кроме использования гаплоидов для получения гомозиготных линий, разработаны и разрабатываются способы их использования для отбора генотипов, содержащих ценные гены и сочетания генов.

Еще одно применение, правда очень ограниченное, гаплоидия нашла при отдаленной гибридизации. Есть растения, имеющие целый ряд видов, отличающихся плоидностью. Если это автоплоидность, гаплоиды у видов с большим числом хромосом могут оказаться в какой-то мере плодовитыми, поскольку у них сохраняются гомологичные (или в значительной мере гомологичные) хромосомы. Тогда можно уравнивать число хромосом у разных видов, сохраняя их способность давать семена и получать межвидовые гибриды, устраняя несовместимость (или плохую совместимость), связанную с различным числом хромосом. Это реализовано в роде *Solanum*. Наш обычный картофель — природный тетраплоид. Он имеет в диплоидном наборе 48 хромосом. В этом роде имеются виды с диплоидным набором в 24 хромосомы, устойчивые к некоторым болезням и вредителям. Перевод *Solanum tuberosum* на гаплоидный уровень облегчил гибридизацию с ними.

Гаплоидия может найти применение и в мутационной селекции. Обработка гаплоидов мутагенами с последующим восстановлением диплоидного числа хромосом позволяет выявить рецессивные мутации уже в первом мутантном поколении и сразу закрепить их. Это особенно важно для перекрестноопыляющихся растений, у которых выявление рецессивных мутантов — чрезвычайно трудная задача.

С. С. Хохлов и др. (1976) предложили использовать гаплоиды для так называемой аналитической селекции. Основная ее идея заключается в том, что расщепление генов у гаплоидов соответствует гаметическому и значительно упрощено по сравнению с диплоидами и полиплоидами. Поэтому предлагается использовать гаплоиды для отбора благоприятных генов и их сочетаний. Данная аналитическая селекция состоит из трех основных этапов:

- получение гаплоидов;
- селекция на гаплоидном уровне, включая отбор, гибридизацию и экспериментальный мутагенез;
- ресинтез диплоидов или полиплоидов, а также отбор и гибридизация между полиплоидами в целях получения эффекта гетерозиса.

Метод получения гаплоидов и удвоенных гаплоидов широко используется в практической селекции картофеля, редьки и зерновых. Особый интерес представляет использование удвоенных гаплоидов у ячменя для передачи устойчивости к вирусу желтой мозаики. Новые сорта пшеницы и риса были созданы с использованием удвоенных гаплоидов.

Считается, что использование уменьшения пloidности у картофеля с 4 до 2 позволяет отбирать ценные рекомбинации генов. С. Чайз (1963) разработал подробную схему аналитической селекции картофеля на основе отбора ценных генотипов на уровне дигаплоидов (дигаплоиды — это гаплоиды, полученные от автотетраплоидов).

Создано несколько схем рекуррентной селекции ячменя с отбором ценных генотипов на уровне удвоенных гаплоидных растений (Дж. Фороуги и В. Вензель, 1990). Первая такая схема была разработана для передачи моногенно наследуемого признака между близкородственными генотипами. Она была использована для передачи устойчивости к вирусу желтой мозаики VaYMV от одной линии озимого ячменя другой линии. Данная схема предусматривает скрещивание двух линий ячменя между собой, получение гаплоидов из гибрида F_1 , удвоение числа хромосом у гаплоидов и отбор удвоенных гаплоидов по селек-

тируемому признаку. Затем предполагается провести обычную полевую оценку генотипов, их размножение и испытания. Авторы считают, что данную схему селекции можно с успехом использовать не только для передачи моногенного признака, но и для передачи различных количественно наследуемых признаков. В их эксперименте отбор среди удвоенных гаплоидов проводился по комплексу признаков, включая урожайность.

Они же разработали схему рекуррентной селекции с чередующимися гаплоидными этапами для передачи моногенно или количественно наследуемых признаков между неродственными генотипами. Эта схема предусматривает скрещивание двух родительских линий и получение гаплоидов и удвоенных гаплоидов из гибрида F_1 . В теплице и/или полевых условиях отбирают лучшие по селектируемому признаку удвоенные гаплоиды и скрещивают их с рекуррентным родителем. Из беккроссного потомства опять получают гаплоиды и удвоенные гаплоиды и снова проводят отбор на уровне удвоенных гаплоидов, лучшие из которых скрещивают с улучшаемым родителем. Обычно после третьего беккросса полученные линии размножают и испытывают для дальнейшего использования в традиционной селекции.

Рекуррентная схема селекции с чередующимися гаплоидными этапами была успешно использована для передачи устойчивости к болезням листа, к вирусу BaYMV и для увеличения массы 1000 зерен у ячменя.

С. Т. Чалык, В. Ротаренсо (1999) предложили использовать гаплоидные растения для рекуррентного отбора у кукурузы. Каждый цикл такого отбора состоит из двух этапов: первый — получение гаплоидов из синтетических популяций, второй — выращивание гаплоидов, опыление их пыльцой, взятой с диплоидных растений той же синтетической популяции, и отбор. Отбор проводили по крупности початков гаплоидных растений. К 1999 г. были проведены два цикла гаплоидного рекуррентного отбора, в результате которых улучшены две синтетические популяции SP и SA. Определение эффективности данной схемы гаплоидного рекуррентного отбора показало, что

она практически в три раза выше для улучшения зерновой продуктивности синтетических популяций, чем обычные схемы рекуррентной селекции с отбором благоприятных генотипов на уровне диплоидных растений.

9.4. МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ГАПЛОИДОВ

Хотя изредка встречаются спонтанные гаплоиды, например у кукурузы один из проростков в двух- и трехзародышевых семенах может оказаться гаплоидом, частота их появления настолько мала, что гаплоидная селекция на этой основе строиться не может (см. цв. вкл., ил. 9).

Низкая частота спонтанно получаемых гаплоидов долгое время сдерживала использование гаплоидии.

Экспериментально гаплоиды могут быть получены многими путями. В частности, можно побудить делиться неоплодотворенную яйцеклетку опылением убитой пыльцой. К значительному увеличению частоты выхода гаплоидов приводит задержка опыления. Наиболее эффективной у кукурузы, например, была задержка опыления до 20 дней, в результате было получено 0,35% гаплоидов. Воздействие высокой температурой на растения также может привести к увеличению частоты получения гаплоидов.

Но практическое применение нашли два способа:

- матроклиная гаплоидия (метод гаплопродюсера и гаплоиндуктора);
- андроклиная гаплоидия.

Метод гаплопродюсера был применен в селекции ячменя (упомянутые выше сорта получены этим методом) и в селекции пшеницы. Он заключается в том, что F_1 скрещивают с другим видом, хромосомы которого впоследствии спонтанно элиминируются. В случае ячменя это был *H. bulbosum* — ячмень луковичный. Для пшеницы применили *S. montanum* — рожь горную. Первые селекционные результаты достигнуты путем скрещивания гибридов F_1 культурного ячменя с *H. bulbosum* L., который выступает в этом случае в качестве гаплопродюсе-

ра. Хромосомы *H. bulbosum* в ходе развития зародыша элиминируются. Завязавшиеся зерновки спустя 11...16 дней после опыления вынимают из колосьев, стерилизуют, извлекают зародыш под микроскопом и помещают его на твердую питательную среду. Пробирки с зародышами держат около 3 недель в темноте, чтобы развилась корневая система. С появлением колеоптиле их переносят в ростовые камеры, где выращивают растения до фазы 2...3 листьев.

Для получения удвоенных гаплоидов растения прямо в пробирках заливают раствором колхицина. Корни в этом случае защищены питательной средой.

Пробирки помещают в вакуум-камеру, что способствует хорошему проникновению раствора в ткани растений, которые затем пересаживают в маленькие горшочки со стерилизованной смесью земли, песка и торфа. Когда растения окрепнут, их пересаживают в большие вазоны и доводят до созревания (см. цв. вкл., ил. 10).

Выход гаплоидов зависит от генотипа культурного ячменя и *H. bulbosum*. Последний может иметь 14, 28 и 42 хромосомы. Для скрещивания берут 14-хромосомные образцы *H. bulbosum*. Отбор ведут среди потомств удвоенных гаплоидов.

Метод гаплоиндуктора широко применяют в селекции кукурузы. Имеются линии-гаплоиндукторы, часть пыльцы которых содержит только один спермий. При опылении такой пыльцой может оплодотвориться либо яйцеклетка (летальный вариант), либо центральная клетка. В последнем случае индукция развития эндосперма приводит к партеногенетическому развитию зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

Андроклинные гаплоиды развиваются из клеток мужского гаметофита, они имеют цитоплазму и ядро от одной особи. Гаплоиды этого типа получают только экспериментально из культуры пыльников. Можно предположить, что получение гаплоидов из культуры пыльников — основной путь, по которому пойдет гаплоидная селекция. Именно здесь наблюдается заметный прогресс. Если раньше этим путем получали единичные гаплоидные растения,

то теперь у некоторых культур процент гаплоидов, получаемых из пыльников, достигает достаточно больших значений. Так, число гаплоидов, получаемых из пыльцы на питательных средах, достигло 30 на 100 пыльников.

9.5. МИКРОКЛОНАЛЬНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Некоторое значение для селекции имеет микроклональное размножение (см. цв. вкл., ил. 11), под которым понимают получение растений из соматических тканей в стерильной культуре.

Поскольку для получения растений используются небольшие участки тканей (вплоть до отдельной клетки) и сами полученные таким путем растения становятся объектом дальнейшего размножения, коэффициент его может быть огромным. Например, из одной меристемы у картофеля можно по определенной технологии получить до 10^5 растений в год. Используемые для этого размножения меристемы, каллусные культуры отличаются для различных видов и даже форм внутри вида. В настоящее время технологии для ряда объектов хорошо разработаны и поставлены на промышленную основу. Они широко применяются в декоративном садоводстве, при размножении подвоев плодовых культур и т. д.

Доля селекции в использовании микроклонального размножения довольно скромная, но, тем не менее, оно может применяться при размножении ценных генотипов. Использование для этой цели каллусной культуры имеет тот недостаток, что возможно появление соматоклонов, в данном случае нежелательное.

9.6. КРИОСОХРАНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА

Криосохранение клеток растений, включая сохранение пыльцы, имеет значение для селекции в смысле длительного хранения генофонда и пыльцы в случае необходимости использования ее для гибридизации в нерегла-

ментированные сроки. Сохранение генофонда имеет важнейшее значение и достигается, в основном, путем периодического пересева семян. Сроки хранения семенного материала продлевают, используя специальные условия. Криосохранение имеет те преимущества, что сроки эти неограниченны (рис. 9.1).

Хранят культуры клеток в жидком азоте (-196°C), но, прежде чем культура попадет в это стабильное хранение, необходим подготовительный период, так как быстрое замораживание вызывает гибель клеток вследствие образования в них кристаллов льда. Подготовительный период заключается в культивировании клеток в среде, содержащей различные осмотики и другие вещества (в частности, пролин, который связывает воду в клетке), постепенном понижении температуры в присутствии ряда веществ, которые предохраняют клетки от гибели (криопротекторы). При необходимости использовать культуру ее быстро оттаивают на водяной бане. Проведены успешные опыты криосохранения разных видов (около 30), но далеко не все



Рис. 9.1
Криогенная установка ВИРа

культурные растения уже охвачены. Опыты по замораживанию и хранению пыльцы удались на цитрусовых, люпине, пыльца которых слабо обводнена, и ряде других культур.

9.7. ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

Генетическая, или, как правильнее было бы называть ее, генная, инженерия, заключается в конструировании генов, переносе их из одних организмов в другие и управлением их экспрессией. Применительно к селекции растений она позволяет создавать такие формы, которые невозможно создать традиционными методами, а затем использовать их как готовые сорта после соответствующих испытаний или в скрещиваниях как доноры уникальных признаков. Сами растительные объекты, как уже было сказано выше, обладают важным свойством, которого лишены животные организмы: возможностью регенерировать из одной клетки целое растение, что позволяет создавать новые формы растений на основе генно-инженерных конструкций.

Генная инженерия основывается, главным образом, на некоторых основных свойствах генетического аппарата клетки. Во-первых, это комплементарность определенных ДНК, РНК и аминокислотных последовательностей белковых молекул. Во-вторых, способность высокополимерных молекул ДНК и РНК распадаться на фрагменты под действием ферментов рестрикционных эндонуклеаз — рестриктаз. В генной инженерии используют тип рестриктаз, которые разрезают молекулу ДНК в строго определенных местах — сайтах рестрикции. Эти сайты для одной и той же ДНК у разных рестриктаз различны. В-третьих, это способность сшивки фрагментов ДНК при участии фермента ДНК-лигазы. В генно-инженерных манипуляциях используются процессы матричной передачи наследственной информации под действием соответствующих ферментов, а также некоторые технические приемы.

Главнейшая цель генно-инженерных манипуляций применительно к селекции заключается в переносе гена, отвечающего за какой-то важный хозяйственный признак, и обеспечение его экспрессии, из одного вида в другой (трансгенез), часто очень далекий и в систематическом отношении, например, из бактерии — в высшее растение. Донором гена может быть, конечно, и относительно близкий вид, когда отдаленная гибридизация невозможна из-за явной несовместимости.

Трансгенез складывается из нескольких операций:

- обособление переносимого гена;
- клонирование его;
- перенос гена в геном реципиента;
- обеспечение его экспрессии;
- получение растений-регенерантов с новым геном.

Далее растения поступают в обычный селекционный процесс.

Обособление гена может быть сделано двумя путями: биосинтезом гена или выявлением его в собрании так называемых кДНК (библиотека кДНК), в котором этот ген присутствует. Первый путь возможен в том случае, когда удастся выделить матричную мРНК, комплементарную цепи ДНК, составляющей ген. Эта РНК переписывает информацию с ДНК, чтобы впоследствии на данной основе образовался специфический белок. Но возможен и обратный процесс: синтез ДНК на основе матричной РНК, который осуществляется ферментом ревертазой и может служить для биосинтеза нужного гена. Первоначально синтезируется на РНК, как на матрице, только одна цепочка ДНК, а затем она комплементарно удваивается. Получается кДНК (т. е. на комплементарной основе), которая соответствует искомому гену. Затем ген встраивается в плазмиду — сильно уменьшенное подобие кольцевой хромосомы бактерии (плазмиды находятся в той же бактериальной клетке и выполняют некоторые специфические функции), и эта конструкция вводится в бактериальную клетку для размножения. Для всех этих операций обычно используют хорошо изученный объект.

Другой путь — разрезание высокополимерной молекулы ДНК, содержащей искомым ген, на фрагменты. Процесс осуществляется с помощью ферментов рестриктаз, которые разрезают молекулу ДНК в строго определенном месте — сайте. Для разных рестриктаз существуют разные сайты рестрикции, т. е. фрагменты ДНК, полученные при использовании одной рестриктазы, не совпадают с фрагментами, нарезанными другой. Фрагменты включают в кольцевую ДНК бактериальной плазмиды.

Если мРНК искомого гена не выделена в чистом виде, то описанную выше операцию ведут со многими мРНК, среди которых имеется и комплементарная нужному гену. После того как полученные кДНК встроены в плазмиды и интегрированы в бактериальные клетки, проводится поиск (скрининг) кДНК, соответствующей искомому гену. При этом соблюдается неперемное условие: каждая бактериальная клетка должна содержать только одну кДНК. Чтобы отыскать необходимую, используют молекулярные зонды — РНК, содержащие не менее 30 нуклеотидных пар. Чередувание пар должно отвечать нуклеотидным последовательностям искомого гена, поэтому определяют последовательность аминокислот в белке, который кодируется этим геном. Достаточно это сделать для 5...10 аминокислотных остатков. Чередувание аминокислотных остатков и определяет чередувание пар нуклеотидов в зонде. Поскольку генетический код вырожден, приходится конструировать зонд для гена в нескольких вариантах. Только один из них будет комплементарен искомой кДНК и позволит ее обнаружить в бактериальных колониях, которые получают из клеток с кДНК, используя радиоактивную метку нуклеотидов. Когда нужная колония найдена, ген размножают, как это описано выше.

При переносе гена в геном реципиента (селектируемой культуры) применяют специальные биологические посредники — векторы. В качестве векторов используют плазмиды бактерий, вирусы, митохондриальную и хлоропластную ДНК, транспозлируемые элементы. Много работ проведено с плазмидами бактерий из рода *Agrobacterium*, особенно с плазмидами бактерии *A. tumefaciens* — Ti-плазмидами.

Бактерия вызывает недифференцированный опухолевый рост растительной ткани за счет области Ti-плазмиды Т-ДНК, которая встраивается в геном растительной клетки (ни сама бактерия, ни ее плазмиды в клетку не проникают). Чтобы использовать плазмиду как вектор, ее реконструировали. Была оставлена только Т-ДНК область, из которой вырезали гены, ответственные за опухолевый рост. Это делает возможным регенерацию растения из клетки, в хромосому которой встроена Т-ДНК. При переносе гена его встраивают в Т-ДНК область. Т-ДНК размножают в промежуточном векторе на основе плазмиды *E. coli*. Туда же встраивают ген устойчивости к определенному антибиотику (чаще всего канамицину), который представляет часть селективной системы, позволяющей выявлять трансформированные клетки. Чтобы обеспечить перенос Т-ДНК в ядро клетки реципиента, нужна еще одна область Ti-плазмиды — vir-область. Эту область можно объединить в один вектор с Т-ДНК и встроенными в нее генами, а можно оперировать двумя векторами: с Т-ДНК областью и vir-областью (бинарный вектор). Введение в ядерный материал клетки селективируемой культуры ведется совместным культивированием штамма агробактерии с генно-инженерной конструкцией (реконструированной плазмидой, содержащей встраиваемый и маркерные гены) с эксплантами растения-реципиента (например, стерильными листовыми дисками). После экспозиции, время которой специфично для каждого вида растений, экспланты переносят на другую среду с селективным агентом. Под его действием гибнут клетки агробактерий, не трансформированные генно-инженерной конструкцией. Добавляют фитогормоны, чтобы вызвать каллусообразование и регенерацию. Кроме того, добавляют антибиотик для отбора трансформированных клеток.

Векторы на основе Ti-плазмид позволяют работать главным образом с двудольными.

В качестве векторов используют также Ri-плазмиды бактерии *A. rhizogenes* (после соответствующего реконструирования). Они вызывают избыточное корнеобразование, но не дают опухолевого роста, что упрощает работу

с ними. Эти векторы позволяют переносить гены в одно-
дольные растения, к которым принадлежат такие важные
культуры, как зерновые злаки. Для осуществления транс-
генеза применяют и другие векторы.

Прямой перенос чужеродной ДНК можно выполнить
различными способами:

- микроинъекцией стеклянной микроиглой;
- электропорацией — введением ДНК в протопласты
под действием высоковольтных электрических им-
пульсов, обратимо усиливающих проницаемость мем-
бран клетки;
- биобаллистической трансформацией — введением чуже-
родной ДНК в ядро клетки с мельчайшими частицами
золота, серебра или вольфрама, с напыленным на них
вектором, несущим желаемый ген (им придается огром-
ная скорость с помощью биобаллистической пушки).

Во всех случаях используются различные векторные
конструкции, а в качестве реципиентов, как правило, про-
топласты, лишенные клеточных оболочек.

Проблема регенерации растений остается такой же,
как при клеточной биотехнологии, но часто возникает и
другая, связанная с экспрессией введенного гена. Регуля-
торные элементы прокариот и высших растений сущест-
венно отличаются. Поэтому бактериальный ген не будет
работать в клетках высшего растения, если не снабдить
его регуляторной и системой эукариот, в частности соот-
ветствующим промотором (последовательность нуклеоти-
дов, к которой присоединяется РНК-полимераза перед
началом транскрипции). Достоинство Ti- и Ri-плазмид
состоит в том, что их регуляторные элементы соответст-
вуют регуляторным элементам высших растений, посколь-
ку их ДНК работает в растительной клетке. Во многих
других случаях приходится проводить замену, для чего
часто используют промотор вируса цветной капусты, ко-
торый существенно увеличивает скорость транскрипции.

Успехи генной инженерии по созданию новых форм
растений впечатляющи. В мире десятки и сотни трансген-
ных сортов высеваются на сотнях миллионов гектаров.
Препятствием к их распространению служат опасения, что

они могут причинить вред при применении их в качестве кормов и продовольствия (при применении в технических целях, по-видимому, подобных опасений нет). К сожалению, о том, кто прав: те, кто считают генетически модифицированные продукты безвредными, или те кто полагают, что можно ожидать негативных последствий от их употребления, можно будет судить лишь через большой промежуток времени и при условии больших статистических выборок. В любом случае должна присутствовать полная информация о наличии генетически измененной продукции в продуктах питания, чтобы каждый мог принимать решение об их употреблении самостоятельно. В ряде стран, например в США, Канаде, Аргентине, Китае, генетически модифицированные продукты находят широкое применение. В России использование их запрещено, но проконтролировать исполнение этого закона достаточно сложно.

Достижения генетической инженерии — коммерческие сорта, которые возделываются на очень больших площадях. Однако многие разработки так и не вышли из стадии эксперимента.

Генная инженерия наибольших успехов достигла там, где требовалось небольшое изменение генома, чтобы добиться существенного изменения хозяйственно ценного признака, речь идет о признаках, носящих моногенный характер.

Самое крупное достижение генной инженерии — получение трансгенных сортов, устойчивых к гербицидам. Посевы этих сортов составляют примерно 80% от площади под всеми трансгенными сортами. Генетический механизм устойчивости к гербицидам, который удалось реализовать генно-инженерным путем, заключался либо в замене гена растения, который подвергается атаке гербицида, на ген, делающий эту атаку неэффективной, либо в введении гена, инактивирующего гербицид. Пример первого — получение растений, устойчивых к глифосату (использовалась мутация гена растений), второго — повышение устойчивости к гербицидам дифенилэфирового ряда (бактериального гена). В настоящее время получены сорта и гибриды, устойчивые к гербицидам у кукурузы,

пшеницы, картофеля, хлопчатника, риса, сои, сахарной свеклы, томатов и других культур.

Возможно, на второе место среди достижений генной инженерии следует поставить создание трансгенных сортов, устойчивых к насекомым-вредителям. Самый известный пример — введение в растения бактериального гена, ответственного за образование дельта-токсина, вызывающего гибель насекомых семейства *Lepidoptera* (чешуекрылые), которому принадлежит большое число опасных вредителей сельскохозяйственных культур. Получены устойчивые сорта кукурузы, хлопчатника, риса, сои, картофеля, томата, занимающие около 400 тыс. га.

Значительные успехи достигнуты генной инженерией в получении трансгенных растений, а в ряде случаев и коммерческих сортов, устойчивых к болезням. Использовались гены, кодирующие синтез белков-ферментов хитиназы и глюконазы, ингибирующих рост патогенных грибов. На этой основе созданы трансгенные сорта рапса, картофеля, томатов, табака.

При получении сортов, устойчивых к вирусам, широко использовали свойство белков оболочки вируса (капсиды) подавлять размножение вирусов в тканях растений. Это так называемая перекрестная устойчивость: белок одного штамма подавляет вирусную инфекцию, вызываемую другими штаммами или даже другими вирусами. С использованием этого вида защиты получены сорта картофеля, тыквы, папайи. Проведены успешные эксперименты, в которых использованы и другие виды защиты от болезней.

Методами генной инженерии решается и проблема повышения качества продукции растениеводства. Заметные успехи достигнуты в двух направлениях: повышения качества растительного масла и повышения качества белков эндосперма зерновых культур. В первом случае получили сорта рапса с низким содержанием эруковой кислоты. Во втором — добились увеличения содержания лизина в белке кукурузы и пшеницы. Известно, что белки семян зерновых злаков неполноценны по аминокислотному составу (за исключением овса). Гены, кодирующие белковый состав эндосперма, тканеспецифичны и экспрессиру-

ются только в определенный период органогенеза, за что отвечает специальная последовательность в 25 нуклеотидов. Работали именно с этими генами, вставляя кодоны, комплементарные лизину.

Ведутся работы и по повышению продуктивности растений, основанные на модификации фотосинтетического аппарата.

Повышение устойчивости к абиотическим факторам (засуха, чрезмерно высокие или низкие температуры и т. д.) методами генной инженерии чрезвычайно сложна, поскольку защитные механизмы растений полигенны. Но реакции, проявляющиеся в момент стресса, не всегда имеют столь сложную природу, и тут возможно вмешательство на уровне отдельного гена. В частности, показано, что во время засухи накапливаются низкомолекулярные вещества, например пролин. Бактериальные гены, отвечающие за биосинтез пролина, были введены в растения табака. Получены данные, правда, косвенные, свидетельствующие о более высокой засухоустойчивости трансгенных растений. Ведутся и другие аналогичные исследования, но о получении стрессоустойчивых сортов методами генной инженерии говорить пока рано.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Перечислите основные селекционные задачи, решаемые с помощью методов биотехнологии.
2. Какие биотехнологические методы применяются в селекции растений?
3. Как используется гаплоидия в селекции растений?
4. Какие известны методы получения гаплоидов для решения селекционных задач?
5. Что такое «гаплопродюсер»?
6. Микрклональное размножение, его роль в селекции.
7. Криосохранение растительного материала, его роль в селекции.
8. Назовите методы оздоровления посадочного материала.
9. Приведите примеры использования генной инженерии в селекции растений.
10. Каким образом методы биотехнологии способны сократить сроки селекции?

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАРКЕРОВ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

10.1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ

В генетике и селекции **маркером** называют ген известной локализации, по которому можно выявить присутствие других генов. На практике, как правило, ученый имеет дело не с самим геном-маркером, а с каким-либо его фенотипическим проявлением, представляющим собой хорошо выраженный качественный признак. Этот признак можно рассматривать как фактор идентификации соответствующего ему гена, т. е. маркер самого гена и сцепленных с ним генов.

Использование маркеров позволяет существенно повысить эффективность отбора, более целенаправленно проводить селекцию на объединение генов, отвечающих за развитие ряда хозяйственно ценных признаков в одном сорте, контролировать чистоту и степень гибридности семенного материала.

В настоящее время выделяют несколько типов маркеров. **Морфологические маркеры (ММ)** являются традиционными, они использовались в селекции до развития молекулярных технологий. Применение ММ

основано на сцеплении отдельных, четко отличимых морфологических признаков с генами, определяющими хозяйственно ценные признаки и свойства растений. На основе этих взаимосвязей и проводится отбор селекционно-ценных форм из генетически разнородных популяций. Большинство ММ тесно сцеплено с ценным признаком или свойством растений.

В основном ММ применяются в селекции, прежде всего на ранних этапах селекционного процесса, когда прямые оценки стандартными способами еще неприемлемы из-за небольшого количества находящегося в распоряжении селекционера материала.

Часто использование ММ сопряжено с рядом трудностей — их экспрессия сильно зависит от внешних условий, иными словами, от условий выращивания селекционных популяций зависит проявление того или другого маркера. Кроме того, сами маркерные признаки могут иметь нежелательное проявление — альбинизм или карликовость. И наконец, это требует больших затрат времени и труда.

Хотя следует иметь в виду, что без применения ММ не обходится ни одна селекционная программа ни по одной культуре. Иногда селекционер, даже не зная генетики наследования того или иного признака или свойства, отбирает элитные растения по определенным морфологическим признакам, тесно сцепленным с другими, на которые селекция напрямую в данный момент не направлена. Например, существуют формы тритикале, у которых некоторые хромосомы генома R замещены хромосомами пшеницы генома D. Их называют D/R-замещенными. Морфологический маркер — красная окраска ушек листового влагалища — свидетельствует, что растение тритикале содержит в своем кариотипе 1D хромосому пшеницы. При ее отсутствии цвет ушек имеет зеленую окраску. Подобные D/R-замещения влияют на ускорение колошения, на улучшение хлебопекарных качеств зерна. Таким образом, не проводя длительного и трудоемкого цитологического анализа, можно успешно проводить предварительный отбор форм с D/R-замещениями. Естественно, отобранные

формы подлежат дальнейшей селекционной проработке в ходе проведения селекционного процесса, тем более что данный признак не тесно сцеплен с D/R-замещением.

Черная окраска панцирного слоя семян подсолнечника обусловлена наличием в нем фитомеланового слоя. Такие сорта подсолнечника обладают устойчивостью к вредителю подсолнечника — огневке. Первые гибриды подсолнечника создавались на основе ядерной мужской стерильности, сцепленной с доминантным геном антоциановой окраски проростков, используемым в качестве генетического маркера.

У фасоли установлена связь между размером семени и пигментацией оболочки семени. У томата известно свыше 1300 генов, определяющих морфологию, физиологические особенности, устойчивость к заболеваниям. Из них менее 400 картировано.

Морфологические показатели тесно связаны с климатическими условиями. Так, для засухоустойчивых сортов пшеницы характерны узкие листовые пластинки, тонкая соломина, светлая окраска листьев. В районах с особенно жесткой засухой преимущество имеют остистые формы. Это тоже своего рода морфологический маркерный признак, хотя и не напрямую сцепленный с засухоустойчивостью, но обладающий опосредованным на нее воздействием.

10.2. БИОХИМИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ

В качестве биохимических маркеров (БХМ) в селекции используются **изоферменты** — множественные формы одного фермента, катализирующие одну и ту же реакцию, но различающиеся по структуре, физико-химическим свойствам и регуляции.

Экстрагируя белки и проводя электрофорез в денатурирующих условиях, возможно обнаружить полиморфизм на уровне аминокислот и использовать его для маркирования.

Биохимические маркеры превосходят морфологические по удобству работы, поскольку не так сильно зависят

от внешних условий. Недостатком БХМ является их малая вариативность, что снижает возможности их применения.

В настоящее время БХМ используют для идентификации генотипов (пшеница, ячмень, кукуруза, сорго, горох), идентификации сортов в семеноводстве (ячмень, кукуруза), оценки генетического разнообразия.

10.3.

БЕЛКОВЫЕ МАРКЕРЫ

Белковые маркеры (БМ) по сути тоже являются биохимическими маркерами. Белок — первичный продукт генетической системы, и путь от гена до белкового признака значительно короче, чем до морфологического признака. Соответственно белок в меньшей мере подвержен фенотипической изменчивости, что очень важно для маркирования признака.

Белки и нуклеиновые кислоты — достаточно хорошие маркеры. Они генотипичны, непосредственно связаны с плеiotропией и в потомстве проявляют кодоминантное наследование. Они также имеют разностороннюю биологическую специфичность, причастны практически ко всем процессам организма. Немаловажно и то, что методы работы с белковыми маркерами доступны и в настоящее время не дороги.

БМ помогают при поиске хозяйственно ценных признаков и свойств растения с целью их селекции, при идентификации сортов. При белковом маркировании используются два маркерных признака белка, наиболее точно отражающих природу кодирующего гена:

- электрофоретическая подвижность молекулы, обусловленная ее зарядом, структурой и размером;
- иммунохимическая специфичность, выявляемая иммунологической реакцией.

Электрофоретические маркеры наиболее удобны при проведении генетического анализа, внутривидовой дифференциации — идентификации сортов, биотипов, инбредных линий, анализе популяций. При этом преимущественно используются генетически полиморфные белки и множественные мономорфные белки. Первые маркируют

аллельные варианты гена и позволяют выявлять его аллельную структуру в пределах вида или популяции, вторые — идентифицируют генные локусы и могут быть маркерами вида, генома, отдельных популяций и генных групп в пределах вида.

Иммунохимические маркеры более эффективны при проведении геномного анализа при идентификации геномов, оценке геномного состава аллополиплоидов и геномных преобразований, определении геномных отношений между видами для изучения их происхождения и родства между ними. Иммунохимическими маркерами служат видоспецифичные белки-антигены или получаемые из них антитела (популяции молекул или моноклональные антитела).

Таким образом, БМ позволяют осуществить генетический анализ на всех основных уровнях наследственной изменчивости: аллельном, геномном и геномном.

В проблеме маркирования особое положение занимают сложные признаки, которые находятся под контролем большого числа разнокачественных генов и генетических систем и часто связаны с функцией генома в целом. Например, с геномом D связаны хлебопекарные свойства мягкой пшеницы, с геномом A — иммунитет к грибковым заболеваниям. Такие признаки недоступны обычному генетическому анализу. Маркирование их возможно по видоспецифичным белкам-антигенам.

Среди признаков, отражающих биологические свойства белка и его биологическую специфичность, наиболее эффективными для целей маркирования биологических систем являются антигенные свойства. На реакции узнавания антигена антителом основан иммунохимический метод идентификации вида и генома. Иммунохимический тест используется для вычисления аллельных и неаллельных компонентов в спектре. Как теперь известно, антитела не дифференцируют полипептиды на субъединицы, кодируемые разными аллелями одного гена. В этом проявляется мономорфность белка по антигенным свойствам, что свидетельствует об отсутствии принципиальных различий между аллельными компонентами, разделяющимися по электрофоретической подвижности.

К настоящему времени по белкам-антигенам осуществлен геномный анализ всех основных групп культурных растений и их диких сородичей с целью выявления природы и происхождения геномов, определения геномного состава аллополиплоидных видов и оценки степени родства между ними. Так, в результате изучения природы и происхождения геномов пшеницы удалось идентифицировать геномы и выявить их доноры, доказать существование двух линий в аллополиплоидной эволюции пшеницы, уточнить геномные формулы всех видов и форм рода и определить геномные отношения пшеницы с видами других родов трибы.

Видоспецифичные белки — антигены семян как серологические маркеры — позволили уточнить границы ряда принятых ранее ботаниками видов и стимулировать работы на улучшение системы видов. На этой основе проведено изучение генома как генетической категории вида.

Наиболее распространенную классификацию белков зерна предложил Т. Б. Осборн в 1916 г., разделив белки зерна на четыре группы на основании растворимости в серии растворителей:

- альбумины — растворимые в воде;
- глобулины — нерастворимые в воде, но растворимые в солевых растворах (например, в 10% -ном растворе хлористого натрия);
- проламины — нерастворимые в воде и солевых растворах, но растворимые в водно-спиртовых растворах, содержащих около 70...80% спирта;
- глютелины — белки, растворимые в щелочных растворах (например, 0,2% -ном растворе щелочи).

Каждая из выделенных Осборном фракций является сложной смесью полипептидов, причем полипептиды перекрываются по своей растворимости.

Установлено, что функцию запасных белков в основном выполняют проламины (у пшеницы — глиадин). Глютенины (у пшеницы — глютелин) представляют совокупность структурных и биохимически активных белков. В качестве белковых маркеров пшеницы наибольшее признание получили глиадины и глютенины.

Для решения многих теоретических проблем биологии и генетики, практических задач селекции и семеноводства в техническом и методическом отношении довольно удобны запасные белки семян. Они множественны, генетически полиморфны и видоспецифичны, содержатся в семенах или зерне в относительно большом количестве. Они локализованы в морфогенетически однородной ткани семени, легко выделяются для проведения анализа. Белки зрелых семян характеризуют собой строго фиксированную фазу развития семени в онтогенезе.

Другие белки семян на той же стадии развития семени могут быть использованы как дополнительные или вспомогательные маркеры в случаях, когда разрешающая способность запасных белков оказывается недостаточной.

Белки семян как генетические маркеры эффективны при проведении идентификации вида и генома, геномном анализе амфидиплоидов, анализе генома и плазмона, выявлении путей происхождения культурных растений и степени их родства с дикими сородичами.

Необходимо отметить, что именно на белках семян впервые были разработаны основные принципы молекулярно-генетического маркирования растений для решения проблем селекции и семеноводства. Они первыми и нашли применение в практике селекции и семеноводства, стали стимулом и основой для развития новых технологий маркирования, основанных на использовании ДНК. На запасных белках семян впервые был разработан молекулярно-генетический метод оценки гибридности семян первого поколения для использования его в гетерозисной селекции.

Особенностью запасных белков пшеницы, в частности глиадина, является огромная генетическая изменчивость (полиморфизм) в пределах вида и отдельных популяций. Исследование запасных белков методом одномерного электрофореза в кислом буфере (рН 3,1) показало, что электрофоретический спектр этих белков специфичен и генетически детерминирован для генотипа (сорта, линии, биотипа) и не изменяется под влиянием окружающей среды и технологий возделывания.

Блоки компонентов глиадина наследуются кодоминантно в соответствии с дозой гена в триплоидном эндосперме. Для каждого блока компонентов глиадина характерно существование различных аллельных состояний (от 9 до 30 по разным блокам).

Глиадин является одним из основных белков клейковины, оказывающим непосредственное влияние на его качество. С другой стороны, глиадинкодирующие гены могут быть сцеплены с генами, продукты которых оказывают влияние на качественные показатели сорта. Так, довольно подробно изучена генетика запасных белков пшеницы (глиадина и глютенина). Экспериментально установлено, что глиадинкодирующие локусы гексаплоидных пшениц находятся в коротких плечах первой и шестой групп хромосом, каждый из которых является полигенным (кластерным) и кодирует группу (блок) сцеплено наследуемых компонентов электрофоретического спектра. Установлена роль наиболее часто встречающихся блоков компонентов в определении некоторых свойств генотипа, в частности хлебопекарных качеств зерна, морозостойкости, засухоустойчивости, устойчивости к отдельным заболеваниям. Например, аллели Gld 1B4, Gld 1D3, Gld 6A6 положительно влияют на адаптивность растений, Gld 1D3 — на крупность зерна. Наличие блока Gld 1A1 обуславливает низкое качество клейковины, но очень высокую морозостойкость, тогда как блок Gld 1A2 определяет более высокое качество клейковины. Сорта с блоком Gld 1B2 характеризуются высокой морозостойкостью. Блок глиадинов Gld 1B3 свидетельствует о наличии ржано-пшеничной транслокации 1B/1R. Эта транслокация контролирует важные признаки продуктивности и адаптивности: пригодность для возделывания на солонцеватых, подтопляемых землях, способность формировать выполненное зерно в условиях засухи в период его налива, устойчивость к листовым болезням, выносливость к корневым гнилям и фузариозу колоса. Имеются данные о связи состава глиадинов с хлебопекарными качествами пшеницы и другими хозяйственно ценными признаками.

Можно привести в качестве примера следующие белковые маркеры:

- блок Gld 1B1 может служить надежным маркером гена, обуславливающего устойчивость пшеницы к стеблевой ржавчине. Была проведена работа, в которой использовано 368 линий F8-F10 от 25 скрещиваний. В качестве донора Gld 1B3 в скрещивании всегда присутствовал сорт Аврора или Кавказ. Было показано, что 163 линии, в электрофоретических спектрах зерен которых легко идентифицировался Gld 1B3, были устойчивы к стеблевой ржавчине. Среди 205 линий, имевших Gld 1B1 (аллельный Gld 1B3), устойчивыми оказались лишь 14;
- устойчивость к желтой ржавчине, контролируемая геном Yr 10, также оказалась сопряженной с присутствием в электрофоретическом спектре исследованных линий компонентов, контролируемых глиадинкодирующим локусом хромосомы 1B;
- компоненты, контролируемые глиадинкодирующим локусом хромосомы 1A — с геном Lr 10, обуславливающим устойчивость мягкой пшеницы к первой расе ржавчины *Puccinia recondita*;
- в спектре глиадина наиболее морозостойких сортов обычно присутствуют блоки Gld 1A1, Gld 1A2, Gld 1D6, Gld 6A3, Gld 6D2, тогда как наличие Gld 1B2, наоборот, связано со сниженной морозостойкостью.

Позднее было установлено, что гены, кодирующие глиадины, локализованы в трех гомологичных локусах, расположенных на коротком плече хромосом первой гомеологичной группы: Gli-A1, Gli-B1, Gli-D1, и трех гомеологичных локусах короткого плеча хромосом шестой гомеологичной группы: Gli-A6, Gli-B6, Gli-D6.

Белковое маркирование может быть использовано в сочетании с любыми методами селекции и на разных этапах селекционного процесса, а именно:

- в изучении исходного материала — филогенетический анализ, идентификация генома, оценка геномного состава диплоидных видов, идентификация сортов, биотипов и линий, регистрация генетических ресурсов

селекции, анализ морфологически однородных естественных и сортовых популяций, создание вспомогательных генетических систем селекции, поиск источников ценных признаков;

- в селекции — отбор ценных генотипов по белковому биотипу, анализ гибридных популяций, контроль за включением желаемых генетических систем (геномов, хромосом и их локусов) в сорта, гибриды и аллополиплоиды, получение родительских форм, видов-посредников при отдаленной гибридизации, контроль после насыщающих скрещиваний;
- в сортоиспытании — определение происхождения сорта, оценка на генетическую однородность, оценка состава сортовых популяций у перекрестников однотипного состава самоопылителей, регистрация и документация районированных сортов в виде «белковых формул»;
- в семеноводстве — контроль за генетическим составом популяции при улучшающем семеноводстве перекрестников, маркирование линий в семеноводстве гибридных семян, оценка уровня (процента) их гибридности;
- в клеточной и хромосомной инженерии — маркирование клеточных линий, выявление хромосомных преобразований и идентификация генетического материала в соматических гибридах;
- в геномной инженерии — поиск в геноме локусов и генетических систем, кодирующих биологические свойства и хозяйственные признаки растения, оценка геномной функции выделенных фрагментов ДНК генома или плазмона.

10.4. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ

В селекции используются генетические ДНК-маркеры — это участки ДНК, которые детектируются молекулярно-генетическими методами.

Первое поколение генетических маркеров — молекулярные маркеры (ДНК-маркеры) на основании полиморфизма нуклеотидов молекул ДНК (замены, делеции,

инверсии и т. д.) выявляют полиморфизм на уровне нуклеотидных последовательностей.

Спектр использования ДНК-маркеров чрезвычайно широк — от филогенетического анализа до позиционного клонирования генов; с их помощью селекционеры определяют в одном генотипе желательные комбинации генов.

Молекулярные маркеры — это «метки», которые могут быть использованы для идентификации определенных генов и локализации их относительно друг друга, они могут быстро и эффективно перенести новые гены и элиминировать нежелательные из существующих сортов и линий. Их также можно применить для обнаружения соответствующих генов в отдаленных растительных формах. Технологии на основе ДНК-маркеров обладают следующими преимуществами:

- высокая воспроизводимость результатов;
- оценки могут быть сделаны на любой стадии роста и развития растения (белковые маркеры, например, могут быть использованы для анализа только на определенной стадии роста);
- для анализа необходимы небольшие количества растительного материала (селекционер может делать анализ в любой стадии развития, большие популяции могут быть проанализированы быстро и без серьезных финансовых затрат);
- признаки, такие как устойчивость, могут быть протестированы селекционером без использования инфекционного фона. Кроме того, при применении молекулярных маркеров могут быть протестированы несколько признаков одновременно — например, несколько генов устойчивости к разным заболеваниям, что традиционными методами оценки сделать невозможно.

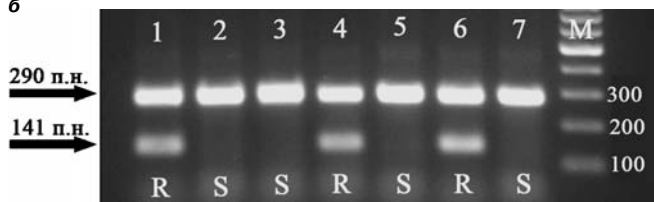
Использование ДНК-маркеров позволяет эффективно защитить сорт (рис. 10.1).

ДНК-маркеры могут быть разделены на два класса в зависимости от детекции полиморфизма нуклеотидных последовательностей.

а

Рис. 10.1
Диагностика устойчивости к золотистой картофельной нематоде (а) по гену H1 у сортов картофеля (TG 689 маркер). Генотипы (б):

1 — Жуковский ранний; 2 — Брянский ранний; 3 — Герань; 4 — Малиновка; 5 — Adretta; 6 — Россиянка; 7 — гибрид 303-1; М — маркер молекулярного веса Gene Ruler 100 bp DNA Ladder.

б

Маркеры на основе гибридизации применяют ДНК-зонды (геномные клоны, клоны кДНК, микро- и минисателлитные последовательности), которые гибридизируются с ДНК, иммобилизованной на твердой подложке и фрагментируемой с помощью рестриктаз. Наиболее широко используются два типа маркеров этого класса: RFLP — полиморфизм длины рестрикционных фрагментов — и VNTR — полиморфизм длины tandemно повторенной ДНК.

Впервые RFLP был использован как генетический маркер в 1974 г. при идентификации термочувствительной мутации в геноме аденовируса.

Полиморфизм локусов VNTR основан на различии в количестве повторов, в то время как RFLP детектируют точечные мутации, инверсии, делеции и транслокации.

Маркеры на основе ПЦР (полимеразной цепной реакции) наиболее удобны для проведения молекулярно-генетических исследований. Существует несколько видов:

- RAPD-маркеры — на основе случайно амплифицированных полиморфных участков ДНК;

- CAPS-маркеры — рестрикционный анализ амплифицированных последовательностей;
- SSR-маркеры — на основе полиморфизма длины простых повторяющихся повторов;
- ISSR-маркеры — полиморфизм длины межмикросателлитных участков ДНК;
- AFLP-маркеры — полиморфизм длины амплифицированных фрагментов.

Использование ДНК-маркеров для идентификации и регистрации сортов растений, проверки сортовой чистоты семян — довольно простая, быстрая, независимая от внешних условий технология. В настоящее время для этих целей используют RFLP-, RAPD-, AFLP- и SSR-маркеры. Каждый сорт может быть представлен уникальным молекулярным профилем, выявляемым с помощью ДНК-маркеров (ДНК-фингерпринт).

Тем не менее в настоящее время в нашей стране ДНК-маркеры в сортовом контроле не применяют. Во-первых, не определено, насколько генетически может быть разнороден сорт полевой культуры, при этом, если ДНК-маркеры используются совместно с фенотипической оценкой сорта, не ясно, какую из двух систем считать более весомой. Во-вторых, существует ряд практических проблем: полиморфизм, показываемый ДНК-маркерами, может не иметь генетической основы, что само по себе уже ставит под сомнение правомерность такой оценки. К тому же при использовании ДНК-маркеров возможны вариации в оценках в зависимости от лаборатории, что при проведении сортового контроля тоже недопустимо. Все сорта (за исключением дигаплоидов) будут показывать некоторую генетическую вариабельность, и ее степень будет зависеть от метода создания сорта, качества семенного материала.

При проведении гибридизации с целью селекции или с целью получения коммерческих гибридов F_1 большой проблемой иногда становится определение гибридности полученного материала. Обычно для контроля используется метод идентификации, основанный на проращивании репрезентативной выборки гибридных семян и их

идентификации при помощи морфологических маркеров, связанных с доминантным или рецессивным характером проявления того или иного признака. Проявление морфологических маркеров, в частности окраски проростков, зерновок и т. п., иногда сильно варьирует в зависимости от условий проращивания. Такой тип контроля требует также достаточно большого времени. Поэтому иногда для оценки гибридности семян применяют изозимный анализ или RFLP. Однако использование изозимов ограничено вследствие неспособности этого метода определять полиморфизм у близкородственных генотипов, а RFLP, хотя и позволяет обнаружить полиморфизм гибридных семян с высокой точностью, требует много времени.

Маркеры на основе ПЦР, такие как RAPD, обеспечивают оценку генетического разнообразия, картирования генов, ДНК-фингерпринта, однако отмечается низкая воспроизводимость метода.

Маркеры на основе микросателлитов более полиморфны, чем большинство других маркеров. Они известны под несколькими названиями: STMS (sequence tagged microsatellite site), STR (short tandem repeat), SSR (simple sequence repeat). Полиморфизм микросателлитов основан на варьировании числа единиц повтора в данном локусе. Помимо высокого полиморфизма маркеры на основе микросателлитов кодоминантны, что делает их достаточно приемлемыми для идентификации сортов кукурузы, сои, рапса, пшеницы, ячменя, хлопка, томата, перца, огурца, сорго при их семеноводстве.

Для оценки линий в селекционных программах используют также маркеры на основе однонуклеотидных полиморфизмов (SNP-маркеры) или маркеры на основе ретротранспозонов (IMP, inter-MITE polymorphism).

Использование в селекции маркеров хозяйственно ценных признаков и свойств растений способствует повышению эффективности селекционной работы. Массовость анализа и его относительная дешевизна позволяют применять маркеры для отбора из генетически разнородных популяций растений с желательными признаками

и свойствами. Таким образом, возможно отказаться от создания провокационных фонов для проведения отборов, проводить его независимо от складывающихся погодных условий и степени проявления признака, сократить объем отборов не ценных в селекционном плане генотипов.

В настоящее время молекулярные маркеры широко используются для интрогрессии отдельных локусов, однако селекция с помощью маркеров количественных признаков развита меньше.

Создание устойчивых к болезням и вредителям сортов и гибридов — одна из основных проблем современной селекции. Например, томат поражается более чем 200 болезнями, вызываемых патогенными грибами, бактериями, вирусами, нематодами. Большинство сортов обладает устойчивостью к 6...10 патогенам. В основном, это болезни, генетика устойчивости к которым достаточно изучена, — фузариоз, вертициллез, нематоды, альтернариоз, вирус томатной мозаики и некоторые другие. Однако полигенная устойчивость к мучнистой росе, бактериальному увяданию и др., которая была обнаружена у томата, изучена недостаточно хорошо и требует разработки молекулярных технологий, облегчающих интрогрессию.

Последние 20 лет применение молекулярных маркеров и селекции с помощью маркеров облегчили идентификацию, картирование и перенос большого количества генов устойчивости к заболеваниям и количественных признаков.

Сцепление между морфологическими признаками и хозяйственно ценными генами использовалось в течение многих десятилетий. Как уже отмечалось, у фасоли была установлена связь между размером семени и пигментацией оболочки семени. У томата известно свыше 1300 генов, определяющих его морфофизиологические особенности, устойчивость к заболеваниям. В то же время использование морфологических маркеров в селекции часто сопряжено с большими трудностями, о чем говорилось ранее.

Второе поколение генетических маркеров — изозимы — стали популярными в 1970–1980 гг. У томата был охарактеризован 41 изозимный ген, определяющий 15 различных ферментативных реакций.

Очень часто хозяйственно ценный ген может быть перенесен в селекционную линию от дикого предка. Молекулярный анализ показал, что генетический потенциал геномов диких видов намного выше, чем современных сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Интрогрессия отдельных генов от диких видов в селекционный материал путем возвратных скрещиваний может быть существенно облегчена с помощью молекулярных маркеров. Время, потраченное на интрогрессию отдельного признака, возможно уменьшить в 2 раза по сравнению с классическими методами. Интрогрессия генов с помощью маркеров становится довольно рутинной процедурой, которая используется в селекционных программах сельскохозяйственных культур.

Технологии молекулярного маркирования могут обеспечить перенос как качественных, так и количественных признаков. Примером может служить идентификация аллелей, ответственных за увеличение размера плода у томатов.

Предполагается, что реализация потенциала диких видов, которые используются в селекционных программах, возможна только при использовании молекулярных маркеров и подобные технологии — существенная составляющая будущих селекционных программ.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Какова необходимость использования маркеров в практической селекции?
2. Как можно проконтролировать присутствие нужных генов при помощи маркеров?
3. Приведите примеры использования молекулярных маркеров в практической селекции.
4. С какой целью используются белковые маркеры в селекции растений?

5. С какой целью используются молекулярные маркеры в селекции растений?
6. На чем основан метод молекулярного маркирования?
7. Какими характеристиками должен обладать хороший молекулярный маркер?
8. При селекции каких сельскохозяйственных культур активно применяются молекулярные маркеры?
9. Какие морфологические признаки растения можно использовать в качестве маркера?
10. Приведите примеры морфологических маркеров.
11. При селекции каких сельскохозяйственных культур активно используются белковые маркеры?
12. Приведите классификацию белков.
13. Что лежит в основе биохимического маркирования?
14. Какова основа генетического маркирования?
15. Приведите примеры успешного трансгенеза в селекции растений.

**11.1.
МЕТОД ОТБОРА
В СЕЛЕКЦИИ**

В селекции как науке отбор выступает как основной, специфический метод, позволяющий исследовать формообразовательный процесс в популяциях. Непосредственно в селекционной технологии — как ее непременный компонент при создании сорта или гибрида.

Каким бы методом ни создавались популяции, для создания сорта необходим отбор растений-родоначальников. Поэтому тема отбора в селекции в известной мере является центральной.

**11.2.
ЕСТЕСТВЕННЫЙ
И ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР**

В природе действует естественный отбор. Отбор, который ведется в селекции, является искусственным. Действуют они в общих чертах аналогично, что дало возможность Ч. Дарвину использовать результаты, полученные к тому времени селекцией, в качестве модели эволюции, протекающей в природе. Однако есть значительные отличия между этими видами отбора, которые

самым существенным образом влияют на результаты селекционной работы.

Во-первых, естественный отбор, как правило, имеет дело с большими популяциями. Селекционный отбор всегда ведется из популяций сравнительно небольшого объема. Это ограничивает круг генотипов, которые могут быть представлены в популяции, а у перекрестноопыляющихся растений может вызвать изменение соотношения аллелей вследствие генетического дрейфа.

Во-вторых, естественный отбор у самоопылителей допускает исправление своих ошибок. Ошибки эти неизбежны, поскольку отбор ведется по фенотипу, который зависит от генотипа и среды, вызывающей модификационную изменчивость. Если генотип в результате естественного отбора должен быть исключен из популяции, но случайно попадает в благоприятные условия (например, на микроучасток с высоким почвенным плодородием), он может даже увеличить свое представительство в популяции за счет более высокого коэффициента размножения. Напротив, ценный в эволюционном отношении генотип может по тем же причинам терпеть временные неудачи. Но поскольку отбор действует не в течение одного поколения, а в течение длительного времени, ошибки будут исправлены и «справедливость восстановлена».

У растений-перекрестников действует и другой механизм, выравнивающий шансы разных генотипов на представительство в популяции, — перемешивание популяции на уровне гамет.

Селекционный отбор действует жестко, он, как правило, одноактен. Поэтому то, что не отбирается, возврату в популяцию не подлежит. Иначе и быть не может, так как объем испытаний потомств элитных растений стал бы непосилен. Другое дело, что ошибочно отобранные генотипы будут исключены при испытании их потомств. Но возвращать в селекционный процесс «ошибочно не отобранные генотипы» нецелесообразно — это потребовало бы дополнительного труда, причем неизвестно, действительно ли эти генотипы имеют ценность.

Сложнее дело обстоит у растений-перекрестников. Там, как отмечалось выше, идет «перемешивание популяции» на уровне гамет, и селекционеры вынуждены отказаться от индивидуализации генотипов, рассматривая популяцию в целом как соотношение аллелей, которое меняется под действием отбора. Поэтому говорить об исправлении ошибок отбора при пересеве проблематично.

В-третьих, естественный отбор действует сам по себе, а селекционный — в совокупности с естественным отбором. Искусственный отбор всегда ведется на фоне естественного.

Из перечисленных особенностей селекционного отбора вытекают важнейшие его характеристики — объем популяции для проведения отбора и выбор фона для отбора, а также определение длительности выращивания популяций на этом фоне.

Объем популяции для проведения отбора указывает на вероятность присутствия в ней определенного числа требуемых генотипов. Это дает возможность определить эффективный объем популяции — такую численность растений в ней, которая обеспечит присутствие среди них с достаточно высокой вероятностью определенного количества элитных растений с заданными характеристиками.

С объемом популяции связан и расчет числа растений, которые следует отобрать в том случае, когда отбор ведется по характеристикам, подверженным модификации, т. е. когда по фенотипу невозможно определить, следует ли отобрать конкретное растение или не следует.

Чем дольше пересевается популяция на определенном фоне, тем больше накапливается в ней в результате естественного отбора генотипов, наиболее приспособленных к возделыванию именно на этом фоне. Указанные генотипы могут представлять ценность для отбора, а могут, напротив, давать отрицательный эффект или быть балластом. Таким образом, требуется влиять на результаты отбора посредством фона.

Другие особенности селекционного отбора связаны с видом популяции и будут рассмотрены в главах, посвященных способам создания популяций.

11.3. МАССОВЫЙ И ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ ОТБОР

В селекции используют два основных вида искусственного отбора: массовый и индивидуальный. Непосредственно по технике отбора элитных растений, а также по масштабу они не отличаются. Их отличия связаны с репродукцией отобранных растений.

Репродукция (следующее поколение) — понятие, широко используемое в селекции и семеноводстве.

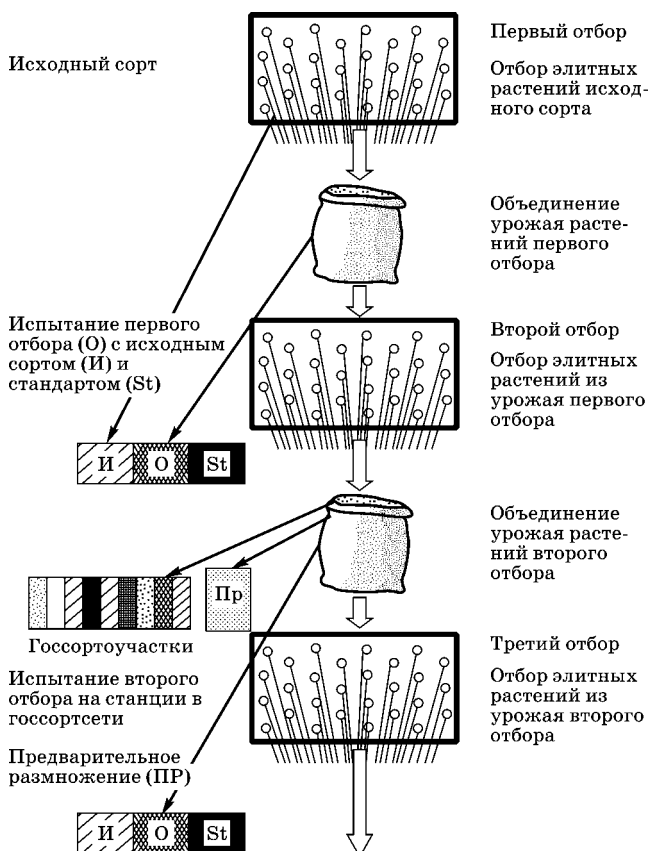


Рис. 11.1
Схема многократного массового отбора

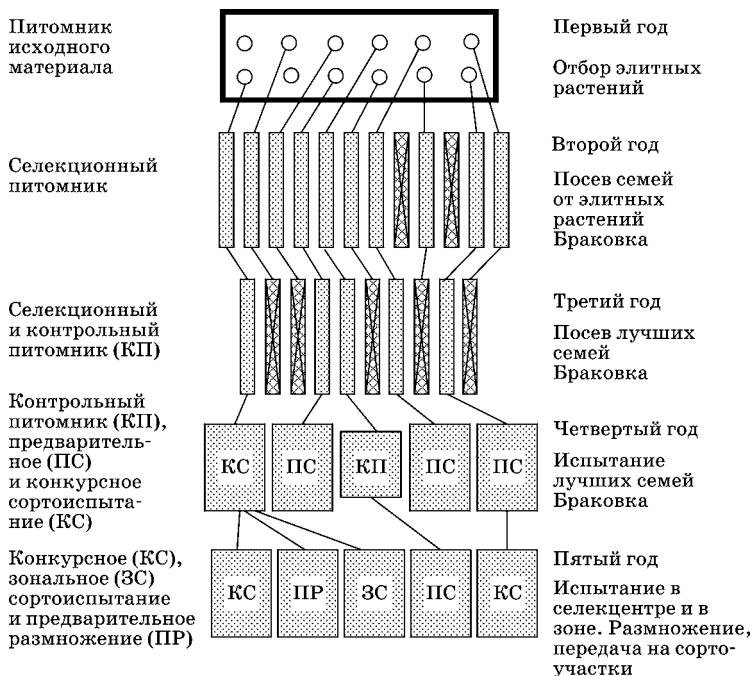


Рис. 11.2
Схема однократного индивидуального отбора

При массовом отборе семена с отобранных растений смешивают и выращивают следующее поколение (рис. 11.1), при индивидуальном — отдельно выращивают потомство отдельного растения (рис. 11.2).

Массовый отбор проще, чем индивидуальный: из каждой популяции отбирается только один образец (если только не ведут различные отборы по разным признакам). При индивидуальном отборе таких образцов много. Соответственно, для изучения потомства отобранных растений в первом случае при неповторном посеве требуется только одна делянка, не считая посева стандартного сорта для сравнения (если есть повторения, то делянок столько же, сколько повторений). Во втором случае делянок будет столько, сколько отобрано элитных растений (с аналогичными условиями, касающимися повторения).

Важное преимущество индивидуального отбора в том, что он позволяет при испытании потомств отобранных растений выявить ошибки, допущенные при отборе, в то время как при массовом отборе потомство перспективных и ошибочно отобранных растений смешано, поэтому выделить последние не представляется возможным. А ошибок, связанных с модификационной изменчивостью, бывает очень много.

Исторически массовый отбор предшествовал индивидуальному, на нем были основаны примитивная и народная селекция. Индивидуальный отбор начали использовать в период промышленной селекции. Первыми, кто применил индивидуальный отбор на самоопылителях, были француз Л. Вильморен, швед Я. Нильсон, англичанин П. Ширефф. На перекрестнике — сахарной свекле — индивидуальный отбор впервые использовал Л. Вильморен.

Хотя индивидуальный отбор в селекции стал применяться довольно давно, его научное обоснование было дано датским генетиком В. Л. Иогансеном только в 1903 г. в статье «О наследовании в популяциях и чистых линиях». Иогансен, работая с фасолью (строгим самоопылителем), разделил образец этой культуры на крупносемянную и мелкосемянную фракции. При посеве этих фракций различия между ними сохранились. Но дальнейший отбор внутри потомства крупносемянных и мелкосемянных растений по крупности семян (он возможен, поскольку существует модификационная изменчивость) успеха не принес: первоначально выделенные фракции не изменили своей характеристики. Иогансен сделал вывод, что вначале он имел дело с популяцией, а при попытке повторного отбора — с чистой линией. Индивидуальный отбор у самоопылителей, если только он не ведется из популяции, в состав которой входят гетерозиготы, выделяет чистые линии. Естественно, при отборе из популяции перекрестника это невозможно, и там такая задача не ставится.

Из изложенного ясно, что массовый отбор больше отвечает генетической структуре перекрестников, чем самоопылителей. Действительно, в современной селекции у самоопылителей он применяется очень редко, например, когда в популяции присутствуют ясно различимые по мор-

фологическим признакам биотипы и нужно их разделить. Но и у перекрестников в современной селекции чаще применяется индивидуальный отбор как более результативный, хотя при этом возникает специфическая трудность — нужно исключить или ограничить перекрестное опыление отобранных семей.

11.4. РЕКУРРЕНТНЫЙ ОТБОР

Рекуррентный, или повторяющийся, отбор, являясь массовым по существу, включает такой элемент индивидуального отбора, как раздельное испытание потомств отобранных растений. Потомства отобранных растений изучают в течение года (или более), проводят браковку, исключая семьи, не показавшие хороших результатов, а оставшиеся объединяют в новую популяцию. Таких циклов может быть два, три и больше (разумное их число определяют полученные результаты и стремление не затягивать создание

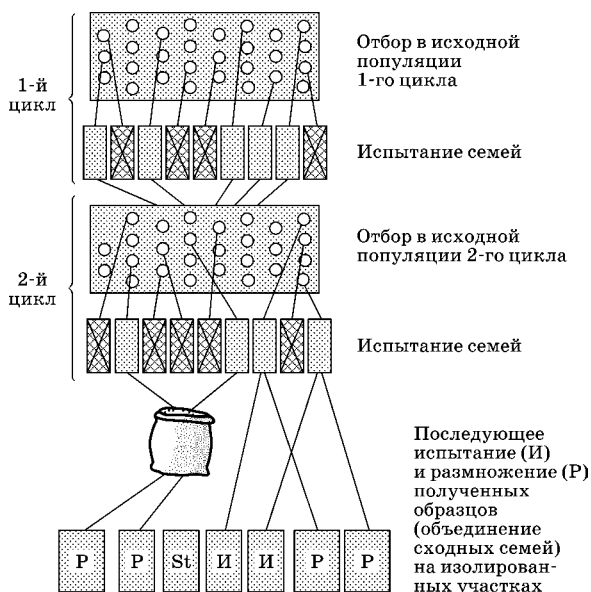


Рис. 11.3
Схема рекуррентного отбора у перекрестников

сорта). Из популяции, полученной в последнем цикле, ведут индивидуальный отбор (или она может быть представлена в качестве готового сорта).

Рекуррентный отбор ведется у перекрестноопыляющихся растений; важным моментом его является переопыление в той части цикла, которая представляет собой выращивание вновь сформированной популяции, где согласно закону Харди — Вайнберга устанавливается новая концентрация аллелей (см. рис. 11.3).

У самоопылителей отбор из вновь сформированной популяции был бы аналогичен повторному отбору из испытывающихся семей без их смешения.

11.5. КРАТНОСТЬ ОТБОРА

Отбор может быть одно-, двух-, трехкратным и т. д., вплоть до непрерывного. У вегетативно размножаемых растений он однократный, поскольку в потомстве никакого расщепления не наблюдается.

У кого кратность отбора выше: у перекрестноопыляющихся растений или у самоопылителей? Что касается самоопылителей, то даже если отбирается гетерозигота, в последующих поколениях накапливаются гомозиготы, и отбор их исключает необходимость (а в более поздних, практически полностью гомозиготных поколениях, и саму его возможность) последующих отборов. Перекрестник — всегда популяция, соответственно и материал для отбора есть всегда. Однако популяция может не нуждаться в дальнейшем улучшении, и отбор прекращают. Есть случаи, когда многократный отбор у перекрестников переходит в непрерывный. Это бывает, когда под воздействием естественного отбора ценность популяции уменьшается. Выше уже говорилось, что слишком высокие концентрации полезных в хозяйственном отношении веществ часто несовместимы с жизнеспособностью растения: естественный отбор старается вернуть их на более низкий уровень, и приходится вести непрерывный поддерживающий отбор. Он ведется уже в сфере так называемого первичного семеноводства, поддержания и размножения сорта.

11.6. РЕЗУЛЬТАТ ОТБОРА

В результате отбора можно получить готовый сорт или компоненты, из которых он будет сформирован. Первый случай относится к самоопылителям или вегетативно размножаемым растениям, второй — к перекрестникам.

Если отобранное элитное растение самоопылителя го- мозиготно и удовлетворяет требованиям, предъявляемым селекционером, то потомство его может рассматриваться как сорт. Однако это растение еще очень малочисленно, и ему предстоит пройти многолетний жесткий конкурс в многочисленном ряду таких же претендентов на использование в сельскохозяйственном производстве, но его генетическая структура в процессе дальнейших пересевов никаких изменений не претерпит (если не будет мутаций и засорения другими образцами). Если же отобранное растение гетерозиготно, то в потомстве возникнет популяция.

Во всяком случае сорт самоопылителя — это потомство одного растения. Редко объединяют потомства двух или большего числа растений, чтобы создать сорт-популяцию, например с целью добиться большей устойчивости к неблагоприятным абиотическим факторам среды. Наконец, особый случай — создание многолинейных сортов путем объединения изогенных линий (т. е. имеющих одинаковые генотипы, отличающиеся только немногими генами), обладающих генами устойчивости к различным расам бурой ржавчины или иной болезни.

У вегетативно размножаемых растений сорт — также потомство одного отобранного растения. При этом безразлично, гомо- или гетерозиготно это растение, поскольку его размножение проводится вегетативно.

11.7. ПОКОЛЕНИЕ ПРОВЕДЕНИЯ ОТБОРА

Поколение проведения отбора заметно отличается в зависимости от того, с каким объектом селекционер имеет дело: вегетативно размножаемая культура, самоопылитель, перекрестник.

Самый простой случай — вегетативно размножаемые культуры. Отбор производят в первом поколении, на котором он и заканчивается. Гибридная селекция практически всех многолетних плодовых и ягодных культур, картофеля использует именно такой отбор.

Гораздо сложнее ведется селекционная работа, если культуре свойственно генеративное размножение. При этом в проведении отбора у самоопыляющихся культур и перекрестников существуют принципиальные отличия. У самоопылителей, если родители гомозиготны (типичный случай), отбор из первого поколения не имеет смысла (правило единообразия F_1). Он возможен только с F_2 , где начинается расщепление, а может быть проведен и в более поздних поколениях. Это отбор из ранних ($F_{2...3}$) и поздних ($F_{5...n}$) гибридных поколений. И тот и другой имеют положительные и отрицательные стороны. Отбор из ранних поколений, в особенности из F_2 , позволяет сразу выделить из популяции перспективные генотипы — готовые формы (будущие сорта), что является редким случаем, либо генотипы, из которых при отборах в последующих поколениях такие формы могут быть получены. Однако, поскольку из ранних поколений отбираются преимущественно гетерозиготы, приходится прибегать к повторным отборам в более поздних поколениях.

Повторный отбор может быть однократным и многократным. Так, проводя отбор растений в F_2 , ряд последующих поколений пересевают без проведения отбора. Однократный повторный отбор проводят в более позднем, например, в F_7 поколении.

Метод многократных повторных индивидуальных отборов (в ряду поколений до достижения полной гомозиготности) носит название педигри (*англ.* pedigree — родословная) (рис. 11.4).

Использование многократного индивидуального отбора с постоянным контролем гомозиготности потомств отобранных растений обеспечивает константность и однородность будущего сорта. Следует отметить, что константность означает однородность и не обязательно гомозиготность сорта. В частности, при применении специальных мето-

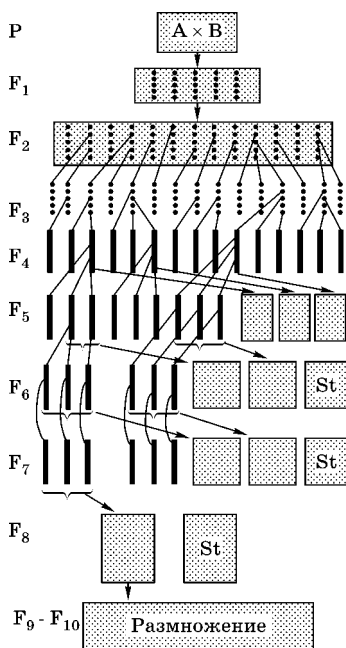


Рис. 11.4
Схема метода педигри

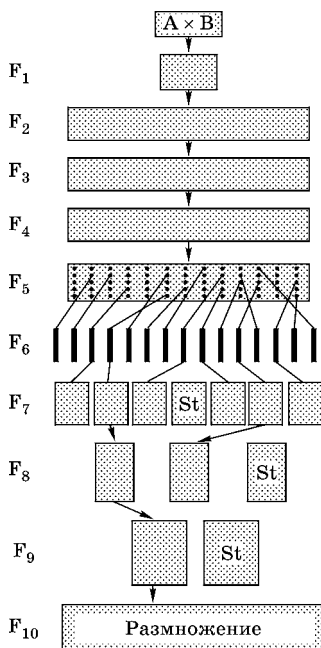


Рис. 11.5
Схема метода перeseва

дов (электрофоретический анализ) может выявиться популятивность образца. Обнаружено, что многие сорта самоопыляющихся культур неоднородны по биотипическому составу. Такая спонтанная популятивность — следствие отбора гетерозиготных растений-родоначальников из ранних поколений. Существует также опасность изменения его биотипического состава под влиянием естественного отбора. Но если такой сорт обладает ценными хозяйственными свойствами, нет препятствий для его возделывания. Хотя в этом случае популятивности сорта он не будет патентоспособным (если только эта популятивность не создается и не оговаривается специально). Есть примеры, когда популятивность у сортов-самоопылителей создается специально путем объединения двух и более схожих линий с целью увеличения стабильности урожаев в разные по погодным условиям годы. Популятивны также

многолинейные сорта, о которых говорилось выше. Самым известным примером является сорт озимой пшеницы Одесская 51, «собранный» из трех линий.

Метод отбора из поздних поколений ($F_{5...6}$ и т. д.) имеет ряд наименований-синонимов: метод пересева, метод мас-совых популяций, рамш-метод, балк-метод (*англ.* bulk — масса) (см. рис. 11.5).

В поздних гибридных поколениях гораздо больше шансов отобрать гомозиготы. При этом часть представляющего интерес материала может не попасть в отбор только потому, что доля его в популяции с каждым поколением уменьшается и выделить его из популяции сложно. Происходит «разбавление» ценных генотипов не представляющими ценности генотипами. Причем чем больше локусов вовлекается в отбор, тем сильнее разбавление.

Суть расчетов видна из модели, в качестве которой использовано расщепление при дигибридном скрещивании (рис. 11.6).

Допустим, необходимо отобрать доминантный гомозиготный генотип AABB (последующие расчеты справедливы для любого гомозиготного генотипа). Из решетки Пеннета явствует, что он представлен в расщеплении одним растением (не рассматриваем вариационно-статистическую картину расщепления). Однако в F_2 имеются еще восемь генотипов, которые способны в F_3 выщепить требующийся генотип, что в совокупности составит $9/16 \times 100 = 56,25\%$. Эти перспективные растения, во-первых, 4 полных гетерозиготы AaBb, которые дадут в F_3 9 растений из 16 тре-

Гамета	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	<u>AABb</u>	<u>AaBB</u>	<u>AaBb</u>
Ab	<u>AABb</u>	AAbb	<u>AaBb</u>	<u>Aabb</u>
aB	<u>AaBB</u>	<u>AaBb</u>	aaBB	<u>aaBb</u>
ab	<u>AaBb</u>	<u>Aabb</u>	<u>aaBb</u>	aabb

Рис. 11.6

Решетка Пеннета для расщепления дигибрида в F_2 :

сплошная черта — моногетерозиготы с рецессивным гомозиготным локусом; мелкая штриховка — моногетерозиготы с доминантным гомозиготным локусом; крупная штриховка — дигетерозиготы.

Теоретический процент генотипов, содержащих все наиболее ценные аллели, в различных гибридных поколениях

Число локусов	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅
1	75,00	62,50	56,25	53,13
2	56,25	39,06	31,64	28,22
3	42,19	24,41	17,80	15,00
5	23,73	9,54	5,63	4,23
10	5,63	0,91	0,32	0,18
20	0,32	$0,83 \cdot 10^{-2}$	$0,99 \cdot 10^{-3}$	$0,32 \cdot 10^{-3}$
30	$0,18 \cdot 10^{-1}$	$0,75 \cdot 10^{-4}$	$0,31 \cdot 10^{-5}$	$0,37 \cdot 10^{-6}$

буемого генотипа или генотипов, способных выщепить его в следующем поколении. Во-вторых, это еще 4 растения — гетерозигот по одному из локусов и гомозиготных доминантов по другому: AABb, AaBB, способные выщепить 3 растения из 4 генотипов, о которых говорится выше. Общий расчет процента растений требуемого генотипа и перспективных генотипов приведен в таблице 11.1, при этом исходили из одинакового коэффициента размножения для всех генотипов. В итоге получили 39,06%. Разбавление популяции F₃ по сравнению с F₂ налицо.

В таблице 11.1 приведены данные о содержании требующихся и перспективных генотипов (суммарно) в зависимости от числа гибридных локусов и поколения. Видно, что с увеличением числа контролируемых локусов разбавление стремительно растет. Так, для дигибрида содержание ценных генотипов от второго к пятому поколению падает примерно в 2 раза, для гибрида по 20 локусам — в 1000 раз. Следует учесть, что мы имеем дело с моделью, в которой прослеживаются общие тенденции; здесь не рассматриваются вопросы обнаружения искомых генотипов, статистические вероятности их появления, эффекты сцепления на хромосоме.

Разбавление связано с ростом объема популяции, который представляет существенную техническую трудность метода пересева. Если представить, что в комбинации скрещивания родительских форм пшеницы получено 100 гиб-

ридных зерен, то, взяв небольшой коэффициент размножения — 30, к пятому гибриднему поколению мы будем иметь около 81 млн семян, для посева которых потребуется площадь примерно 14 га. Ясно, что вести отбор из такой гибридной популяции (причем не единственной) невозможно. Поэтому естествен вопрос о сдерживании роста численности популяции, что можно сделать различными способами.

Самый простой способ сдерживания роста численности популяции заключается в том, чтобы механически отбирать часть популяции, отбрасывая остальную. При этом, конечно, возможна потеря части ценных генотипов.

Другой способ — метод односемянного потомства ОСП (SSD — single seed descent method — метод происхождения от одного семени). Сущность его заключается в том, что для пересева с каждого растения популяции берут только одно семя. Поскольку идет расщепление, то семена одного растения представляют собой разные генотипы. Таким образом, одно семя не характеризует все семена одного растения. Если гибрид в F_1 имеет генотип AaBb, то в F_2 появятся генотипы: AABB, AABb, AaBB, AaBb, AAbb, aaBB, Aabb, aaBb и aabb. Только на растениях полностью гомозиготных генотипов одно семя будет полностью представлять всю совокупность семян данного растения вследствие отсутствия расщепления. Хуже всего представительство будет осуществляться для генотипа AaBb, дающего весь возможный спектр расщепления. В последующих поколениях с накоплением гомозигот представительство в целом будет осуществляться все полнее и полнее. Если брать популяцию в целом, то можно надеяться, что даже в самых ранних поколениях выделенные семена в среднем хорошо представляют популяцию. Ситуация должна улучшиться, если вместо одного семени брать два. Кстати, это предотвратит уменьшение объема популяции вследствие выпадения части растений от случайных причин. Дальнейшее увеличение отбираемых от каждого растения семян даст новое увеличение представительности, но объем популяции начинает существенно расти, что создает технические трудности. Метод ОСП довольно трудоемок, поэтому применение его ограничено.

Рост популяции можно сдерживать, используя для посева потомство массовых отборов в предыдущем поколении. При этом популяция обогащается ценными формами. Естественно, следует отбирать наиболее продуктивные растения, но могут отбираться и раньше созревающие и устойчивые к болезням формы. Есть опасение, что этот метод замедляет гомозиготизацию популяции, поскольку в отбор будут попадать гетерозисные растения. Исследования в МСХА на пшенице показали, что гомозиготизация, тем не менее, происходит. Данный метод использовали при селекции ячменя в Японии, проса в НИИСХ Юго-Востока, ячменя и яровой пшеницы в МСХА.

Отбор из ранних поколений ограничивает действие естественного отбора, в то время как при методе пересева популяция подвергается естественному отбору в очень сильной степени. Этот отбор может быть полезен, но может и вызывать накопление в популяции нежелательных форм. В популяции наблюдается конкуренция между различными генотипами. Одни из них более конкурентоспособны, другие — менее, и первые при пересевах будут вытеснять из популяции вторых. Между тем вовсе не обязательно, что они будут урожайнее в чистом посеве, когда аллоконкуренция отсутствует, а наблюдается только аутоконкуренция. Сунесон и Вибе в Калифорнии пересевали смесь из четырех сортов ячменя, имевших маркерные признаки и первоначально представленных в смеси равным количеством семян. После девяти лет пересева доминирующее положение в популяции занял сорт Атлас. Однако по урожайности, а она параллельно учитывалась в чистом посеве, он занимал только второе место. Возможно, вытесняемые из популяции при пересевах формы могут обладать и другими ценными свойствами.

С другой стороны, пересевая популяцию в условиях постоянно действующих неблагоприятных факторов, можно добиться накопления в ней устойчивых к этим факторам форм. В Самарском НИИСХ гибридные популяции озимой пшеницы пересевают до поздних поколений и только потом ведут индивидуальный отбор. В условиях морозных и малоснежных зим Среднего Поволжья естественный отбор

отбирает морозостойкие формы. Так же можно увеличить присутствие в популяции форм, устойчивых к болезням, в особенности с горизонтальной устойчивостью, отбор на которую вести сложно. Данная программа выполнялась при селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине в Зимбабве и Бразилии, а в США — при селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине.

Метод пересева на специальных фонах для накопления в популяции определенных форм квалифицируют как эволюционную селекцию.

Таким образом, метод педигри представляется как метод более интенсивной, но и более трудоемкой селекции, чем метод пересева. Выбор того или другого зависит от задач селекции в данном регионе (например, важности свойств, которые можно усилить в популяции с помощью естественного отбора), от возможностей селекционного учреждения в смысле рабочей силы (педигри более трудоемко). Целесообразно в известной мере сочетать тот и другой метод, как это делается, например, в Свалефе (Швеция). Шведские селекционеры ведут отбор из F_4 . К этому поколению в популяциях накапливается заметное количество гомозигот, существенно снижается эффект гетерозиса, который может вводить селекционера в заблуждение относительно ценности того или иного элитного растения, сохраняется возможность длительного изучения популяций для браковки неперспективных.

Есть еще один довод в пользу отбора из F_4 . Если из-за ограниченности объема популяции какой-то имеющий ценность генотип не реализуется в F_2 , он может выщепиться в последующих поколениях, причем даже в большей доле. В этом нетрудно убедиться, произведя ряд расчетов. Если воспользоваться модельным примером на расщепление при дигибридном скрещивании, приведенном выше, и представить себе, что желаемый генотип AABV в популяции F_2 не выщепился, то расчет его доли в F_3 выглядит следующим образом. Он может появиться из расщепления генотипов, указанных в том же примере: из 4 генотипов AaBb как $1/16$ и из 4 генотипов (AABb, AaBV) как $1/4$ ($1/16 \times 4 + 1/4 \times 4$)/15 (в одной из 16 клеток решетки ге-

нотип не проявился, поэтому в знаменателе не 16, а 15). В результате доля генотипа ААВВ в F_3 при невыщеплении его в F_2 оказалась даже больше, чем в том случае, если бы этот генотип реализовался в F_2 : 0,0833 против 0,0625. Если и в F_3 искомый генотип не реализовался, он может выщепиться в F_4 . Проведя подобные вышеприведенным расчеты, получим долю его в популяции 0,0591. В следующих поколениях она будет таким же образом постепенно уменьшаться.

С увеличением числа гибридных локусов максимум содержания желаемого генотипа при невыщеплении его в предыдущих поколениях будет смещаться в более поздние поколения — до F_4 (табл. 11.2).

Из сказанного не следует, что в последующих поколениях можно ожидать выщепления любого генотипа, который в F_2 не реализовался. К примеру, если в F_2 в силу ограниченности объема популяции или иных причин присутствуют только генотипы аа, то ждать выщепления АА бессмысленно.

Итак, второе гибридное поколение содержит весь запас генотипической изменчивости, который может быть развернут в последующих поколениях.

При практической селекции на Свалефской станции лучшие потомства отобранных элитных растений после изучения в последующих звеньях селекционного процесса получают статус коммерческих сортов. Если среди них обнаружатся популятивные, проводятся повторные отборы в поздних гибридных поколениях.

Таблица 11.2

Доля полной гомозиготы в гибридной популяции в случае невыщепления этого генотипа в предыдущем поколении

Число гибридных локусов	Гибридное поколение				
	2	3	4	5	6
1	0,2500	0,1667	0,1000	0,0556	0,0294
2	0,0625	0,0833	0,0591	0,0350	0,0191
3	0,0156	0,0377	0,0327	0,0210	0,0119
4	0,0039	0,0159	0,0172	0,0121	0,0071

Задержка в проведении отборов в случае метода пересева не сказывается на выпуске сортов селекционным учреждением, если действует селекционный «конвейер»: всегда имеются популяции разных гибридных поколений и всегда из каких-то популяций ведется отбор. Но при методе пересева исходный материал, использованный для скрещивания, позже обнаружит свою селекционную ценность (сортообразующую способность) и, следовательно, лучшие образцы будут вовлечены в новые скрещивания.

11.8. ОБЪЕМ ПОПУЛЯЦИИ ДЛЯ ОТБОРА

Из-за редкой встречаемости наиболее ценных форм объем популяции должен быть достаточно велик. В то же время трудности гибридизации сдерживают рост объемов гибридных популяций.

Если генотипы родительских форм известны, можно рассчитать объем популяции с целью обнаружить определенное количество особей желаемого генотипа в гибридных поколениях. Допустим, нам необходимо рассчитать объем гибридной популяции, достаточный для того, чтобы в ней встречались пять растений генотипа $aabb$. Это могут быть растения гороха с зелеными и морщинистыми семенами — обязательное требование для овощного гороха. Родители не обладали совокупностью этих признаков (один имел генотип $AAbb$, другой — $aaBB$). Предполагается вести отбор из F_2 . Обратимся к рисунку 11.6, где показано расщепление F_2 в виде решетки Пеннета. Нужный генотип возникает с частотой $1/16 = 0,0625$. Это не значит, конечно, что если мы посеем в F_2 80 семян ($16 \times 5 = 80$), то среди выросших растений пять окажутся с требуемыми характеристиками. Расщепление подчиняется законам вариационной статистики, и в итоге мы можем обнаружить и большее, и меньшее количество нужных растений. Поэтому задачу следует сформулировать так: сколько растений нужно иметь в популяции, чтобы с определенной, достаточно высокой вероятностью обнаружить в ней не менее пяти растений нужного генотипа?

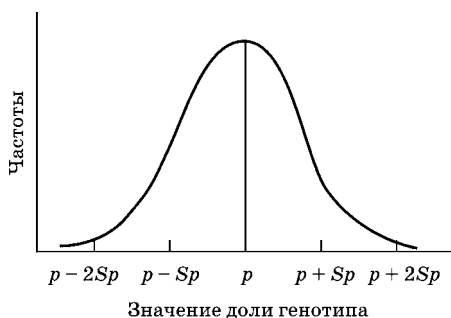


Рис. 11.7
Гауссовская кривая

Представим себе, что мы повторяли указанное скрещивание многократно и каждый раз определяли во втором поколении интересующую нас долю. Чаще всего будут встречаться значения, близкие к указанному выше теоретическому — 0,0625, а также и большие, и меньшие. При этом, чем сильнее значения будут отличаться от среднего (теоретического), тем ниже вероятность их появления. Изобразим сказанное графически, отложим на оси абсцисс значения доли отбираемого генотипа, а на оси ординат — число случаев, в которых встречаются эти значения (частоты), и получим кривую. При числе испытаний (в нашем случае при определении доли генотипа *aabb*), стремящимся к бесконечности, эта кривая примет вид нормального распределения, т. е. кривой Гаусса (рис. 11.7).

Интервал, в который укладывается 95% значений доли искомого генотипа (за пределами остаются только наиболее отклоняющиеся), равен p (среднее значение доли) $\pm 2Sp$ (Sp — ошибка доли). Практически все значения доли укладываются в интервал $p \pm 3Sp$. Формула ошибки доли выглядит следующим образом:

$$Sp = \sqrt{\frac{p(1-p)}{n}},$$

где n — число растений в популяции.

Нам необходимо, чтобы наименьшее из значений доли равнялось какому-то числу a . В этом случае мы найдем среди n растений пять требуемых. Обозначим это число m .

Тогда $a = \frac{m}{n}$, где a — крайняя левая граница значений доли.

С вероятностью $0,95 p - a = 2Sp$.

Отсюда $Sp = \frac{p-a}{2}$.

Получаем систему уравнений:

$$a = \frac{m}{n}; \quad \frac{p-a}{2} = \sqrt{\frac{p(1-p)}{n}}.$$

Подставляем значение a во второе уравнение и решаем его:

$$\frac{p - \frac{m}{n}}{2} = \sqrt{\frac{p(1-p)}{n}}; \quad \left(\frac{pn - m}{2n} \right)^2 = \frac{p(1-p)}{n};$$

$$(pn - m)^2 = 4np(1-p); \quad p^2n^2 - 2pnm + m^2 = 4np(1-p);$$

$$p^2n^2 - 2p[m + 2(1-p)]n + m^2 = 0.$$

Подставим значения m и p в последнее квадратное уравнение:

$$0,0039n^2 - 0,8594n + 25 = 0.$$

Решаем его, находим два корня: $n = 186$ и $n = 34$. Второй явно не годится (5 растений от 34 составляют 0,147, что выше теоретической доли). Остается значение $n = 186$ (5 растений от 186 — 0,027). Это и есть искомый объем популяции.

Если имеет место сцепление генов, то, зная вероятность кроссинговера, т. е. образования рекомбинантных гамет, можно рассчитать вероятность возникновения искомого генотипа. Если в разбираемом скрещивании гены А и В сцеплены, а расстояние между ними равно 20 единицам хромосомной карты, то гаметы ab возникают с вероятностью не 0,25, а 0,1, и вероятность их встречи (возникновения генотипа $aabb$) равна не $0,25 \times 0,25 = 0,0625$ (что мы определили и раньше из решетки Пеннета), а $0,1 \times 0,1 = 0,01$ и расчеты дадут больший объем популяции, необходимый для отбора нужного числа генотипов.

Не представляет труда, зная генотипы родителей, рассчитать теоретическую долю искомого генотипа в попу-

ляции и для более сложных случаев, например для трех-локусной системы. Достаточно перемножить вероятности возникновения искомым гомозигот в каждом локусе в отдельности.

В сделанные расчеты необходимо ввести поправку на полевую всхожесть, изреживание растений во время вегетации, уменьшающие объем популяции, а также на индивидуальные особенности работника, позволяющие одному селекционеру находить в популяции большее количество нужных растений, а другому, менее внимательному, — меньшее.

Элементарные расчеты требуемого объема гибридной популяции возможны только при ясном фенотипическом проявлении генов и относительно простом генетическом управлении признака. Их можно, например, с успехом применить при введении определенного аллеля в генотип беккроссированием. Однако в большинстве случаев (в частности, для определяющих продуктивность и других управляемых полигенно признаков) теоретический расчет объема популяций невозможен. Приходится довольствоваться некоторыми эмпирическими предположениями. Их можно получить, если определить процент трансгрессивных форм в популяции, например при отборе на продуктивность.

Объем гибридной популяции F_2 , заключающий весь генотипический потенциал, очень важен для успеха гибридной селекции. Выйти на определенное количество растений во втором гибридном поколении можно, контролируя объем скрещиваний или коэффициент размножения F_1 . Так, одно и то же число растений в F_2 , например 10 000, можно получить, имея 250 гибридных семян, которые будут размножены с коэффициентом 40 или 100 семян при коэффициенте размножения 100. Добиться увеличения коэффициента размножения легче, чем увеличивать объем скрещиваний. У зерновых культур для этого применяют разреженный посев, высокий фон почвенного плодородия и при необходимости полив. Ясно, что компенсировать малый объем популяции F_2 за счет последующих поколений невозможно.

У перекрестноопыляющихся культур объем популяции второго поколения должен быть больше, чем у самоопылителей. Здесь не обойтись увеличением коэффициента размножения в F_1 , также нужно увеличивать объем скрещивания, чтобы охватить возможно более полно биотипический состав родительских популяций.

Целесообразно проводить выбраковку бесперспективных популяций — имеющих плохую оценку по технологичности (например, лежащие популяции зерновых культур) или другие дефекты. При этом нужно учитывать наследование признака, по которому выбраковывается комбинация. Так, выбраковка комбинации в F_1 по причине поражения некоторыми болезнями, устойчивость к которым наследуется моногенно, может быть ошибочной, если аллель устойчивости рецессивен.

При использовании метода пересева возможен учет урожайности в опытах с повторениями и браковка низкоурожайных комбинаций.

11.9. ОСОБЕННОСТИ ОТБОРА У ПЕРЕКРЕСТНООПЫЛЯЮЩИХСЯ РАСТЕНИЙ

У перекрестников одно растение не может быть родоначальником сорта. Если потомство его размножается в изоляции, то это означает близкородственное разведение, которое сопровождается инбредной депрессией. Если изоляции нет, то возможно переопыление, которое снимает инбредную депрессию, но тогда уже нельзя говорить, что образовавшаяся популяция является потомством одного растения. Кроме того, неконтролируемое переопыление, как правило, не может дать хорошие в хозяйственном отношении результаты. Имеются, конечно, редчайшие исключения, но опираться на них, ведя селекционную работу, не следует. Поэтому в селекции смешивают специально подобранные для создания сорта семьи (их семена). В принципе, можно добиться аналогичного результата переопылением этих семей. Вопрос, сколько семей объединять, решается индивидуально, решение зависит от

реакции культуры на инбридинг (чем сильнее реакция, тем больше семей следует объединить). Но это общие соображения, а на практике все зависит от конкретных генотипов, так что есть возможность проявить творческий подход к решению селекционных задач.

После первого переопыления в популяции устанавливается определенное соотношение аллелей, которое в последующих поколениях поддерживается по закону Харди — Вайнберга. Условия, необходимые для осуществления закона (неограниченно большой объем популяции, отсутствие мутаций, отбора, миграции), выполняются не полностью (по крайней мере, в отношении объема популяции), но в той мере, которая обеспечивает хозяйственную стабильность сорта.

Особенностью отбора из гибридной популяции перекрестноопыляющихся растений является изменение доли аллелей в пользу наиболее ценных в хозяйственном отношении. При индивидуальном отборе накоплению таких аллелей способствует инбридинг, поскольку ценные формы изолируются от других образцов. Это приводит к быстрому накоплению признака, но вызывает инбредную депрессию, что заставляет прибегать к изоляции не отдельных потомств, а групп семей или как минимум двух семей.

Особый случай представляет собой отбор на гомозиготность определенного локуса. Если это рецессивная гомозигота, то она выявляется и отбирается надежно, поскольку фенотип однозначно на нее указывает. Гораздо сложнее отобрать доминантную гомозиготу, так как она фенотипически от гетерозиготы не отличается. Из закона Харди — Вайнберга следует, что такой отбор безуспешен. Действительно, если в популяции имеются аллели A и a , а надо отобрать растения только с генотипом AA , то, даже если на 10 000 растений популяции одно — рецессивная гомозигота, концентрация рецессивного аллеля в популяции довольно велика. Упомянутый закон определяет концентрацию генотипов в популяции для одного локуса как

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa,$$

где p — концентрация аллеля A , $p = 0,99$; q — концентрация аллеля a , $q = 0,01$.

Количество гетерозигот Aa на 10 000 растений: $2 \times 0,99 \times 0,01 \times 10\,000 = 198$.

Чтобы избавиться от рецессивного аллеля, приходится прибегать к инбридингу, отбирая семьи, не расщепляющиеся по контролируемому гену. Инбридинг проводят в нескольких семьях. Последующее скрещивание нерасщепляющихся семей позволяет избавиться от инбредной депрессии. Такая ситуация имела место при выведении сорта ржи Чулпан в Башкирском НИИ, когда использовали доминантный аллель гена низкостебельности.

Сорт перекрестника может быть создан массовым отбором. Это наиболее простой способ, который широко использовался в то время, когда профессиональная селекция только начиналась. В современной селекции его применяют редко, чаще прибегая к индивидуальному отбору.

Отбор у перекрестников, размножающихся семенами, связан с той или иной степенью изоляции, в противном случае он превратился бы в массовый отбор, где смешение шло бы на уровне гамет.

Существуют три вида отбора у перекрестников, отличающихся степенью изоляции: индивидуально-семейный, семейно-групповой и отбор парных элит.

Индивидуально-семейный отбор предусматривает изоляцию потомства каждого элитного растения (каждой семьи) (рис. 11.8). Пространственная изоляция невозможна, поскольку сравнение образцов требует объединения в один опыт на определенном участке. Поэтому приходится прибегать к специальным изоляторам. Можно и не изолировать всю делянку, а только часть растений, достаточную для воспроизведения популяции. У ржи для этой цели можно, например, использовать проволочные каркасы, обтянутые бязью.

Таким образом, данный вид отбора технически сложен, но зато он не допускает переопыления семей, более обособленно, чем в других случаях, позволяет выделить лучшие семьи, а значит, и добиться более значительного сдвига контролируемых характеристик в желаемую сторону

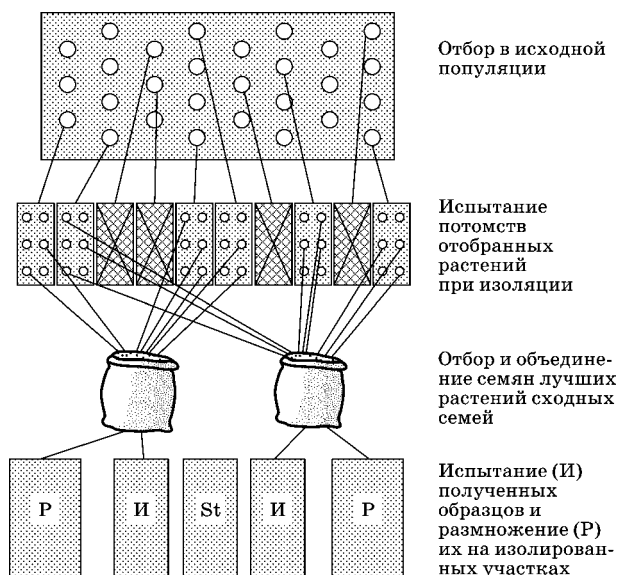


Рис. 11.8
Схема индивидуально-семейного отбора
у перекрестноопыляющихся растений

по сравнению с другими видами отбора у перекрестников. Однако имеет место сильная инбредная депрессия, так как изоляция семей означает близкородственное размножение, в терминах генетики это — скрещивание сибсов (братьев и сестер). Рассматриваемый вид отбора позволяет быстро избавляться от потомств ошибочно отобранных элит, не подтвердивших своих характеристик, а заодно и от сильно депрессированных семей.

Семейно-групповой отбор допускает переопыление в пределах группы семей (см. рис. 11.9). Группа формируется по принципу схожести, например в одну группу входят семьи, отличающиеся низкостебельностью, скороспелостью, устойчивостью к ряду заболеваний, а в другую группу входят семьи с более высоким стеблем, среднеспелые и тоже устойчивые к каким-то заболеваниям. Теперь изоляция нужна только для групп семей. Она может быть пространственной, поскольку групп немного, а сравнение семей ведется только в пределах группы.

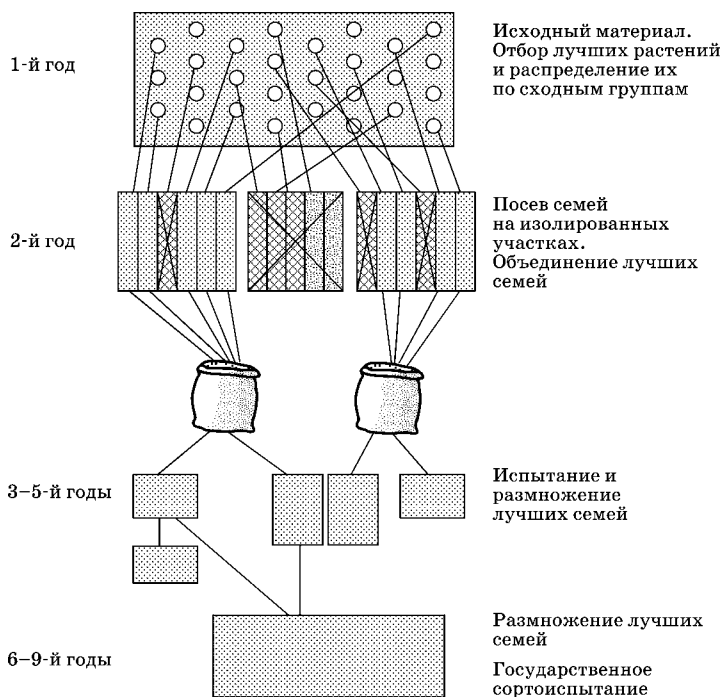


Рис. 11.9
Схема семейно-группового отбора

Итак, в техническом отношении этот вид отбора много проще, чем предыдущий. Однако улучшение желаемых характеристик достигается в меньшей степени, потому что в группе наряду с перспективными семьями присутствуют ошибочно отобранные, а потому не представляющие интереса. Между тем гаметы их участвуют в формировании популяции. Положительным является ослабление инбредной депрессии, которая полностью все же не исключается, так как сама схожесть семей в группе уже свидетельствует об их генетической близости.

Индивидуально-семейный отбор способен лучше, чем семейно-групповой, выделить семьи с желаемыми характеристиками, но инбредная депрессия может и не дать им проявиться и, во всяком случае, резко снижает продуктивность растений.

Известным компромиссом служит **отбор парных элит** (рис. 11.10). При данном виде отбора формируют пары семей, сходных по характеристикам. Внутри пары допускается переопыление, между парами — нет. При использовании метода парных элит технических трудностей вследствие невозможности пространственной изоляции не меньше, чем при индивидуально-семейном отборе, однако семьи с желаемыми характеристиками выделяются значительно лучше. Инбредную депрессию удастся существенно ослабить, хотя и не в той степени, как при семейно-групповом отборе.

Таким образом, виды отбора у перекрестноопыляющихся растений можно выстроить в ряд по увеличению

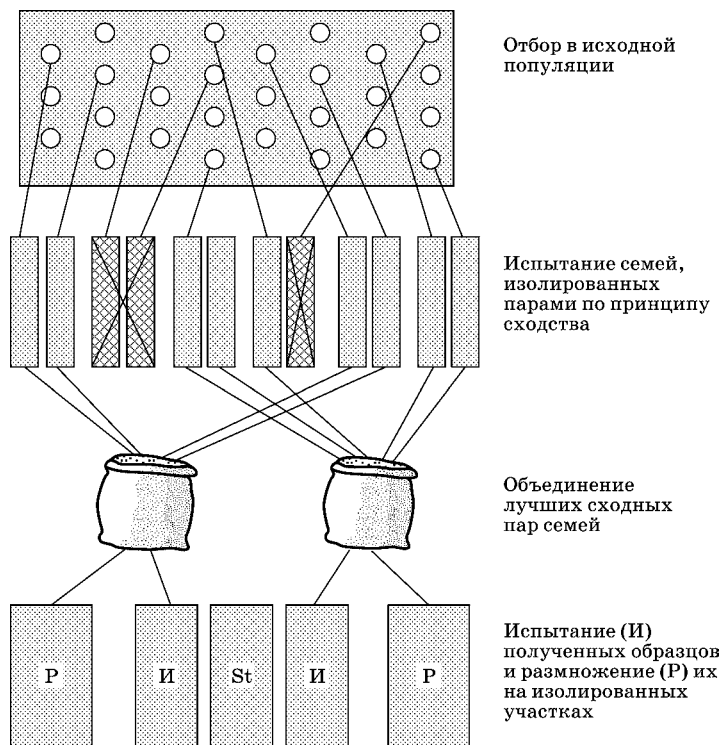


Рис. 11.10
Схема отбора методом парных элит

эффективности выделения семей с желаемыми характеристиками и одновременным увеличением проявления инбредной депрессии: массовый, семейно-групповой, парных элит и индивидуально-семейный. Какой из них предпочесть, зависит от свойств, на которые ориентирован отбор (чем сильнее свойство модифицирует, тем меньше успех отбора), и от реакции культуры на инбридинг (сильная реакция затрудняет отбор в случае высокой степени изоляции потомств отобранных растений). Например, урожайность подвержена сильной модификационной изменчивости, а длина вегетационного периода под влиянием пестроты почвенного плодородия варьирует мало. Рожь обнаруживает сильную инбредную депрессию, вплоть до гибели большого числа растений.

Существуют культуры, приемы и методы, позволяющие избежать переопыления семей в процессе их совместного испытания. К первым относятся двулетние культуры, возделываемые ради продукции, получаемой в первый год жизни: капуста, свекла, морковь, редис и др. В первый год проводят испытание семей на урожайность, другие свойства и признаки и бракуют те из них, которые не оправдали ожиданий. На следующий год высаживают семенники отобранных семей, объединяя их в группы в зависимости от целей селекции для переопыления. Эффективным приемом является браковка нежелательных семей и уничтожение их до цветения или отсаживание лучших семей на изолированный участок, что практикуется, когда таких семей немного и растения удовлетворительно переносят пересадку. Так, в НИИСХ ЦРНЗ после перезимовки выкапывают растения ржи, устойчивые к снежной плесени, и высаживают их рядом на отдельном участке.

Нежелательное переопыление семей в процессе испытания исключает метод половинок (метод резервов) (рис. 11.11). Он может применяться для культур, у которых одно растение дает много семян (большой коэффициент размножения), а норма высева невелика.

Первоначально данный метод был разработан для селекции подсолнечника в нашей стране. Семена от каждо-

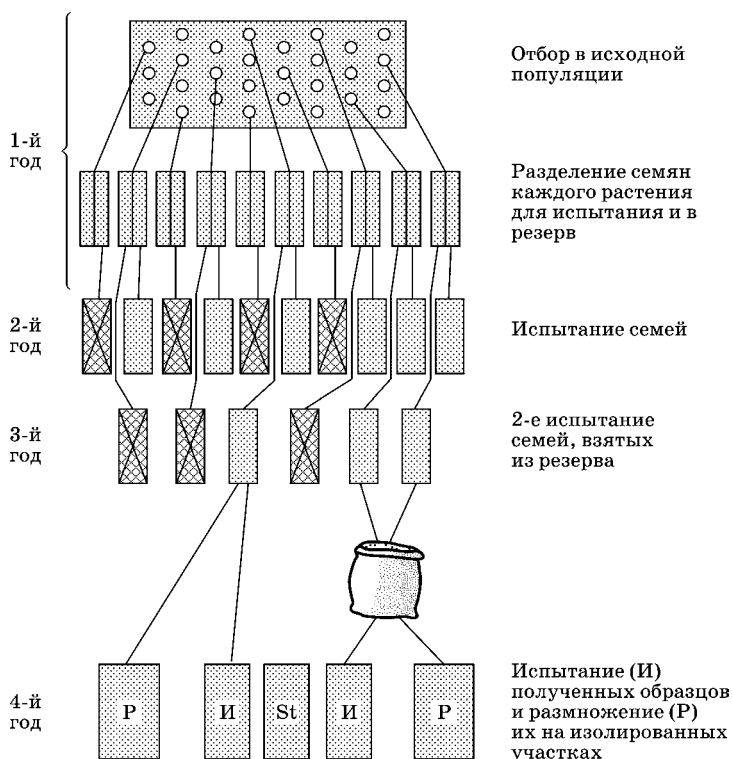


Рис. 11.11
Схема метода резервов (половинок) у перекрестников

го элитного растения делят пополам или на большее число частей. Одну часть высевают для испытания, а остальные хранятся. Во время испытания происходит переопыление, в том числе и с участием нежелательных семей. Но на результатах испытания оно практически не сказывается, так как для посева в следующем году будут взяты только семьи, выдержавшие испытание. Их можно сгруппировать определенным образом в зависимости от целей селекции. Если в резерв оставлена не половина, а, скажем, $2/3$ семян, можно провести еще одно испытание, сохраняя $1/3$ семян для посева без изоляции или с изоляцией по группам, теперь уже с учетом результатов двукратного испытания.

11.10. ТАНДЕМНЫЙ ОТБОР

В случае, если оценить разные признаки в одну и ту же фазу не представляется возможным, прибегают к тандемному (неодновременному) отбору. При селекции пшеницы в год с сильным развитием бурой (листовой) ржавчины в фазу молочной спелости отмечают этикетками устойчивые растения, поскольку ко времени уборки листья засыхают и определить, были ли они покрыты пустулами ржавчины, затруднительно. Перед уборкой из этих растений отбирают те, которые имеют тяжелые и крупные колосья. При таком последовательном отборе нежелательно слишком уменьшать объем первого отбора (вес-ти слишком строгий отбор), поскольку уменьшается популяция для последующих отборов.

11.11. ПРИЕМЫ ПРОВЕДЕНИЯ ОТБОРА

С технической стороны — а она может быть связана и с результатами отбора — возможны различные приемы проведения отбора. Как правило, единицей отбора определенного генотипа является растение. В ряде случаев прибегают к отбору отдельных частей растения, например у злаков часто отбирают не целые растения, а колосья (метелки), что технически гораздо удобнее. Однако при этом не контролируется такой элемент структуры урожайности, как продуктивная кустистость и уменьшается число семян для посева семей в селекционном питомнике. Первое, возможно, не слишком существенно, в особенности у слабо кустящихся культур с большими нормами высева (яровая пшеница, яровой ячмень), хотя бы потому, что точность отбора на продуктивность вообще очень низка, а прямая оценка урожайности (т. е. массы зерна с единицы площади) по продуктивности элитного растения невозможна. У плодовых и ягодных культур возможен отбор отдельных побегов в случае обнаружения соматических мутаций с последующим их вегетативным размножением.

Своеобразным приемом является машинный отбор, когда выделяют на решетках наиболее крупную фракцию семян. В сущности, это массовый отбор отдельных частей растения — зерновок. Машинный отбор использовали при выведении первого в России селекционного сорта ржи — Вятка. В Курганском НИИСХ машинный отбор применяли на яровой пшенице, чтобы обогатить популяцию формами, устойчивыми к бурой ржавчине, так как восприимчивые к болезни растения дают щуплое зерно, которое не попадает в крупную фракцию.

При отборе ориентируются не только на прямые, что наиболее предпочтительно, но и на косвенные признаки. Можно вести отбор на крупность колоса, величину и плотность кочана, величину и форму корнеплода. Однако не всегда такой прямой отбор возможен. У плодовых культур приходится вести отбор по косвенным признакам, которые связаны с продуктивностью будущего сорта. По косвенным признакам ведут отбор и у других культур, если по какой-то причине прямой отбор невозможен, например, об устойчивости к полеганию судят по высоте стебля и толщине соломины, поскольку в популяции склонность к полеганию отдельных растений выявить невозможно.

11.12.

НАПРАВЛЕННОСТЬ ОТБОРА

Отбор обычно ведется на комплекс свойств. Односторонний отбор может привести к нежелательным результатам по причине отрицательных генетических корреляций различной природы. Например, если стоит задача создания высокоурожайного короткостебельного сорта пшеницы, а отбор ведется лишь на величину и тяжесть колоса, то отбираться будут только высокорослые растения, поскольку, будучи более конкурентоспособными, они подавляют в популяции низкостебельные, это отрицательная корреляция ценотического характера. Односторонний отбор по мощности колоса может привести к позднеспелости из-за того, что мощный колос требует слишком много времени для формирования и созревания, такова отрицательная корреляция чисто физиологического характера.

11.13. ОГРАНИЧЕНИЯ МЕТОДА ОТБОРА

При отборе элитных растений не все свойства можно контролировать по чисто техническим причинам. Например, невозможно определить хлебопекарные свойства — слишком мало зерна. Нельзя оценить устойчивость к полеганию, так как в сомкнутом посеве оно не просматривается. Невозможно оценить устойчивость к какой-либо болезни, если в год отбора эта болезнь не проявилась.

Многие свойства приходится оценивать на различных этапах испытания потомств элитных растений и продолжать отбор там уже на уровне целых делянок. При этом отбираются лучшие по своим показателям делянки, а остальные бракуются. Поэтому такой негативный отбор в селекции полевых культур иногда называют браковкой. Здесь требуется то же уточнение, что и при использовании тандемного отбора: нельзя слишком сужать популяцию в результате отбора, иначе испытание потомств отобранных растений принесет разочарование: все потомства будут забракованы.

Признаки, по которым ведут отбор, неравноценны. Одним следует придавать большее значение, другим — меньшее. Делается это на глаз, но существует способ оценить значение признаков и свойств количественно — так называемая индексная селекция. Существует алгоритм, с помощью которого каждому признаку, свойству придается определенный вес. При этом учитываются и корреляции между этими характеристиками. Применение индексной селекции на этапе отбора элитных растений нецелесообразно, потому что информация слишком мала. Метод может быть использован при оценке потомств элитных растений, но из-за сложности применение его ограничено.

Очень важное свойство, которое нельзя оценить при отборе элитных растений, — урожайность. Оценивается только продуктивность, т. е. масса продукции одного растения. Для ряда культур, имеющих большую площадь

питания одного растения, это практически одно и то же. К ним относятся плодовые, ягодные, многие овощные культуры: томаты, перцы, капуста. Но для культур сплошного сева, к которым принадлежит большинство полевых культур и некоторые овощные, продуктивность и урожайность совершенно не совпадают. У них одна и та же урожайность может складываться из различного соотношения ее элементов: средней продуктивности одного растения и числа растений на единицу площади — густоты стояния. Густота стояния у разных образцов на-следственно отличается. Если на 1 м² высеяно, скажем, 600 всхожих семян яровой пшеницы, то к моменту уборки на этой площади остается у одних сортов, к примеру, 500, а других — 400 растений. Это зависит от различной аутоконкуренции (конкуренции одинаковых гено-типов), в которой большую роль играет поражение ослабленных по каким-то причинам растений. Поэтому отбор элитных растений у культур сплошного сева по урожайности невозможен. Он ведется только по продук-тивности, а урожайность можно будет оценить только у потомств элитных растений. Существует хорошо выра-женная отрицательная корреляция между продуктивно-стью растений и выживаемостью. Поэтому высокая про-дуктивность элитных растений еще не гарантирует высо-кой урожайности.

В Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева был проведен следующий эксперимент. Из F₂ 70 гибридных комбинаций яровой пшеницы отобра-ли по 50 элитных растений, определили продуктивность ка-ждого, а в потомстве их на следующий год — урожайность каждой семьи. Рассчитали коэффициенты корреляции ме-жду продуктивностью элит и урожайностью их семей в пределах комбинации. Только в 14 случаях из 70 коэффи-циенты корреляции были положительны и значимо отли-чны от 0. Таким образом, отбор на продуктивность ока-зался не очень эффективным в смысле получения уро-жайных семей. Причиной этого может быть не только отрицательная корреляция «продуктивность — выживае-мость», но и ошибки отбора.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Каковы роль и место отбора в селекции растений?
2. В чем сходство и различие между естественным и искусственным (селекционным) отбором?
3. Назовите два основных вида искусственного отбора и историческую последовательность их использования.
4. В чем суть массового и индивидуального отбора? Каковы различия между ними?
5. В чем преимущества и недостатки массового и индивидуального отбора?
6. Перечислите факторы, от которых зависит кратность отбора.
7. В каких случаях многократный отбор у перекрестноопыляющихся культур может перейти в непрерывный?
8. Что такое рекуррентный (повторяющийся) отбор и чем он отличается от простого многократного отбора?
9. Как формируется сорт у самоопылителей, перекрестноопыляющихся и у вегетативно размножаемых культур?
10. В каких случаях у самоопылителей формируется сорт объединением двух или большего числа потомств элитных растений?
11. В чем преимущества и недостатки отбора из ранних (F_2 , F_3) и поздних ($F_5 \dots F_n$) гибридных поколений?
12. Каковы основные приемы сокращения роста объема популяций при отборе из поздних гибридных поколений?
13. В чем особенности отбора методом педигри (родословных), его преимущества и недостатки?
14. От чего зависит объем популяции для отбора?
15. В каких случаях целесообразно определение объема популяции для отбора?
16. В чем особенности отбора у перекрестноопыляющихся растений?
17. Назовите основные виды отбора у перекрестников по степени изоляции потомств отобранных растений.
18. Перечислите культуры, приемы и методы, позволяющие избежать переопыления семей в процессе их совместного испытания.
19. Что такое тандемный отбор? В каких случаях его используют?
20. В чем недостатки одностороннего отбора (отбор по отдельным свойствам) и как их избежать?
21. Что такое индексная селекция?
22. У каких культур при отборе элитных растений оценивается продуктивность, а не урожайность, а у каких эти два понятия идентичны?

Перед описанием селекционной технологии необходимо рассказать о конечном продукте селекции — сорте или гетерозисном гибриде. Каждый знает, что такое сорт (понятия сорта и гибрида для потребителя равнозначны) — это отдельная группа растений, обладающая определенными признаками и свойствами. Но для специалиста, разумеется, такого в общем верного, но поверхностного представления недостаточно.

Существует специальная наука о сортах (и гибридах), которая называется **сортоселекцией**. Ее предметом являются признаки, свойства и другие характеристики (например, происхождение) сортов и гибридов. Ее метод можно определить как описательный, причем описания в сортоселекции не застывшая форма. По мере развития смежных наук (генетики, биотехнологии и т. д.) арсенал методов, с помощью которых характеризуются сорта, обогащается. Например, введение в практику метода электрофореза запасных белков семян позволило

разделить сорта по электрофоретическим спектрам. Недавно появились молекулярно-генетические методы (ПЦР, сателлитов и др.), которые также взяты на вооружение сортоведением.

12.1. СОРТ: ОПРЕДЕЛЕНИЕ, ПРИЗНАКИ И СВОЙСТВА. СОРТОТИП

«Сорт сельскохозяйственной культуры — это совокупность культурных растений, созданная путем селекции, обладающая определенными наследственными морфологическими, биологическими и хозяйственно ценными признаками и свойствами» (ГОСТ 20081-74). Определение лаконичное, но достаточно емкое.

Во-первых, это «группа растений». Сортом не может быть одно растение, хотя у самоопылителей и вегетативно размножаемых растений сорт часто начинается с одного растения. При создании сорта селекционеры отбирают из популяции так называемые элитные растения или растения-родоначальники, и после испытания их потомства совокупность растений этих потомств признаются сортами (гибриды получают иначе). Одно растение не может быть сортом, потому что у него не просматриваются ценотические свойства, и прежде всего урожайность (количество продукции с единицы площади). Но можно говорить о принадлежности растения к тому или иному сорту.

Во-вторых, эта группа растений «создана путем селекции». Если бы не это указание, сортом можно было бы считать любые группы дикорастущих растений, например клевера лугового или яблони лесной. Следует отметить, что сорта могут быть выведены в результате народной селекции еще до того, как их созданием начнут заниматься специалисты-селекционеры.

В-третьих, сорт должен обладать «определенными наследственными морфологическими, биологическими и хозяйственно ценными признаками и свойствами». Эта формулировка нуждается в уточнении в соответствии с

современной номенклатурой сортов в РФ. Сорт по итогам государственного сортоиспытания может иметь два статуса:

- быть допущенным к возделыванию в определенном регионе (регионах);
- быть запатентованным (охраноспособным).

Конкретный сорт может иметь и тот и другой статус, а может обладать только одним из них. Если это только патентоспособность, то хозяйственная ценность сорта в принципе может не учитываться. Патентоспособный сорт должен обладать специфическими характеристиками, о которых будет сказано далее. Таким образом, в стандартной формулировке нужно исключить слово «ценные» (признаки и свойства).

В селекции целесообразно делать различие между признаками и свойствами. **Признак** представляет собой морфологические, анатомические и другие ясно различимые характеристики, которые определяются путем измерения, взвешивания или глазомерной оценки: высота растений, число междоузлий, размеры колоса (метелки, початка), форма клубня, наличие или отсутствие остей, опушенности и т. д. Все признаки делятся на количественные, которые можно сгруппировать, составив вариационный ряд, и качественные, которые можно оценить лишь глазомерно: окраска плодов и семян, форма плодов, цвет листьев, цвет коры у сортов плодовых культур, наличие или отсутствие опушения листовой пластинки, ее форма, ширина и длина, форма крахмальных зерен в эндосперме зерновок злаков, число сосудисто-волокнистых пучков в коровой паренхиме стеблей льна-долгунца и т. д. Количественные признаки образуют у разных сортов непрерывный ряд. Например, число зерен в колосе, масса 1000 зерен, длина корнеплода, размер листа. В этом случае хорошо различимы только крайние члены ряда.

Генетический контроль качественных и количественных признаков отличается. Если первые олигогенны, и даже моногенны, то вторые полигенны. По мере увеличения числа контролирующих признаков локусов, вплоть до полигенного контроля, возможность различать сорта уменьшается

еще и потому, что такие признаки сильно подвержены модификации.

К признакам можно отнести и различные тесты, в том числе и, например, окраску зерновок пшеницы фенолом (бывает темная и светлая), электрофоретические спектры запасных белков эндосперма зерновок злаков и т. д.

Признаки служат для того, чтобы различать, в ряде случаев распознавать (идентифицировать) их, судить о чистоте сорта, его патентоспособности. Наиболее просто это делать, если признак носит качественный характер, т. е. градации его ясно различимы. Например: форма плодов у яблони — ренетная, округлая, коническая; форма колоса у пшеницы — веретеновидная, цилиндрическая, булавовидная. Особенно удобны альтернативные признаки: остистый — безостый колос, опушенный — неопушенный лист.

Свойствами растений называются их физиологические, биохимические и технологические особенности. В отличие от признака, свойство прямо не связано с формой, т. е. не имеет четких морфологических или иных хорошо различимых отличий. Для его проявления часто необходимы определенные условия. Например, устойчивость к какому-либо заболеванию проявляется только в присутствии патогена, устойчивость к низким температурам — только в суровую зиму. К свойствам относятся такие важные хозяйственные характеристики, как урожайность, продолжительность вегетационного периода, устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам среды, устойчивость к болезням и вредителям, технологичность, качество продукции. Конечно, различать сорта можно и по свойствам. Например, высокоурожайный и низкоурожайный сорт, засухоустойчивый и незасухоустойчивый, зимостойкий и незимостойкий. Но в качестве инструмента идентификации сортов свойства ненадежны. Во-первых, все свойства имеют количественный характер и в той или иной степени модифицируют. Многие признаки в этом смысле более определены. Форма плода у сорта яблони сохраняется в разных условиях, а урожайность резко колеблется; цвет зерна у пшеницы не меняется, а зимостойкость (у ози-

мых сортов) может быть различна в зависимости от условий осенней закалки. Во-вторых, как отмечено выше, не всегда имеются условия, в которых свойство проявляется. В-третьих, сорта по тому или иному свойству образуют непрерывный ряд и заметно различаются только крайние члены ряда, в то время как признаки (это уже отмечалось) часто альтернативны.

В качестве тестов на различие сортов свойства заметно уступают признакам, но зато они характеризуют хозяйственное значение сорта. В сущности, есть только два комплексных показателя хозяйственной ценности сорта: количественный — урожайность, и качественный — качество продукции. Они в «чистом» виде не проявляются, а сильно зависят от других свойств сорта. Поражающиеся паршой сорта яблони не дают высоких урожаев в годы эпифитотий. Качество плодов их снижается. Сильно полегающие сорта зерновых злаков в дождливые годы заметно снижают урожайность. Хлебопекарные качества пшеничной муки, пивоваренные качества зерна ячменя при этом ухудшаются.

Хозяйственные свойства сорта определяются его физиолого-биохимическими особенностями, но могут зависеть и от морфологических, а также анатомических характеристик. Поэтому нельзя сказать, что признаки имеют только маркерное значение, многие из них хозяйственно значимы. Яркая окраска плодов яблони придает им привлекательный товарный вид; низкорослые сорта пшеницы, как правило, устойчивее к полеганию, чем высокорослые; панцирный слой клеток в кожуре семян подсолнечника предохраняет от повреждения гусеницами подсолнечниковой моли.

В сортоведении существует такое понятие, как **«сортотип»**, под которым следует понимать группу сортов, отличающихся каким-либо или какими-либо характерными ярко выраженными признаками. Сортотип, например, составляют короткостебельные сорта. У вишни различают сорта с окрашенным (морели) и бесцветным (аморели) соком плодов, у черешни — сорта с красными, розовыми и белыми плодами, у яблони — ренеты (приплюснутые

плоды) и синапы (вытянутые плоды), у редиса — сорта с красными и белыми корнеплодами округлой и вытянутой формы. Сортотип может быть связан с какими-то хозяйственными свойствами (короткостебельные сорта злаков устойчивы к полеганию), однако такая связь необязательна (сорта яблонь с различной формой плодов).

Адаптивные свойства сорта, его приспособленность к тем или иным условиям характеризует другое понятие — «экотип», дающий представление о том, для какого климата и почв приспособлен сорт: засухоустойчив ли он или влаголюбив, переносит низкие температуры либо погибает. Если к этой характеристике сорта добавить его реакцию на условия возделывания, то употребляют сходное понятие — агроэкотип.

12.2. КЛАССИФИКАЦИЯ СОРТОВ

Сорта можно классифицировать с различных позиций. Так, он может принадлежать одно-, двух-, трех- или многолетней культуре. По образу жизни сорт может быть озимым, яровым или двуручкой. Все это влияет на технологию создания сорта, прежде всего на длительность селекции и технологию семеноводства.

По биологии размножения сорта делятся на следующие группы:

- размножаемые семенами, самоопылители;
- размножаемые семенами, перекрестно опыляющиеся (анемофильные — ветроопыляемые и энтомофильные — опыляющиеся с помощью насекомых; иногда опыление может происходить с помощью других животных);
- размножаемые вегетативно.

Это основные типы, с которыми приходится иметь дело селекционеру. Но есть и промежуточные, а также с различными особенностями в рамках указанных типов. Например, некоторые самоопылители склонны к перекресту (факультативные перекрестники): сорго, просо, баклажан, томат (на юге).

Бывают культуры, у которых наблюдается партенокарпия — развитие бессемянных плодов (некоторые сорта груш, цитрусовых культур), апомиксис — замена полового размножения, для которого характерно слияние женских и мужских гамет, неполовым процессом.

Все перечисленное — свойства культуры в целом, но бывают и сортовые особенности биологии размножения. Так, короткостебельные пшеницы американской селекции в условиях Центрального региона России оказались значительно более склонными к перекрестному опылению, чем сорта этого региона.

К самоопыляющимся культурам относятся сорта пшеницы, ячменя, овса, гороха, фасоли, к перекрестноопыляющимся — сорта ржи, подсолнечника, кукурузы, гречихи, к вегетативно размножаемым — сорта картофеля, топинамбура, сахарного тростника. Здесь имеется в виду способ размножения, принятый в производстве. Он в селекции применяется для изучения коллекций (исходного материала для селекции) и при испытании селекционных образцов. При создании же популяций для отбора может применяться и иной способ. Так, в производстве сорта яблоны размножают вегетативно — прививкой, а для получения гибридного материала прибегают к семенному размножению.

Биология размножения, свойственная культуре, определяет **генетическую структуру сорта**:

- сорт самоопылителя — это собрание растений одного или двух и более определенных стабильных генотипов;
- сорт перекрестноопыляющегося растения — совокупность многих генотипов, изменяющихся вследствие перекреста (панмиксии) с каждым поколением, так что описывать его генетическую структуру приходится, используя соотношение разных аллелей в популяции. Стабильность сорта перекрестника поддерживается сохранением этого соотношения в популяции в соответствии с законом Харди — Вайнберга;
- сорта вегетативно размножаемых культур в отношении стабильности сходны с сортами самоопылителей. Существенным отличием является обязательная

гомозиготность последних, в то время как сорт культуры, размножаемой вегетативно, может состоять и из гетерозиготных растений. Это не мешает его стабильности, поскольку мейоз как механизм размножения исключен.

Сорт может быть **чистолинейным** и **популятивным**. Чистая линия — это потомство одного гомозиготного растения-самоопылителя. Понятно, что чистолинейным может быть только сорт самоопыляющейся культуры, он состоит из растений одного генотипа и отбор в нем бесполезен. Напротив, в сортах-популяциях отбор эффективен. Сорт перекрестника, как выше было сказано, всегда популяция. Сорт самоопылителя также может быть популяцией. Можно различать два варианта популятивности сорта самоопылителя:

- возникает случайным образом (например, при отборе гетерозиготного растения-родоначальника сорта или возникновении мутации);
- создается преднамеренно.

Ярким примером здесь являются многолинейные сорта, состоящие из изогенных линий, отличающихся генами устойчивости к различным расам патогена.

В случае популятивности говорят и о биотипическом составе сорта, понимая под биотипом генотип, близкородственный другим генотипам в составе популятивного сорта. Степень различия между биотипами в составе сорта может быть различна — от довольно очевидных морфологических особенностей до различий, выявляемых специальными методами, например, электрофорезом.

Особый случай — сорта вегетативно размножаемых культур. Они также могут быть и однородными и популятивными. Чистолинейными их не назовешь, поскольку термин «чистолинейность» применим только к растениям, размножаемым семенами. Вегетативно размножаемые сорта — это, как правило, сорта-клоны. **Клоном** называется потомство одного вегетативно размножаемого растения. При этом безразлично, будет сорт состоять из гомозиготных или гетерозиготных растений. Это не скажется на генетической структуре сорта при репродукции.

ровании, поскольку мейоз (как механизм размножения) отсутствует, а значит, отсутствует и расщепление гетерозигот. Но, если вегетативно размножаемый сорт — популяция, его генетическая структура может меняться под действием отбора.

Сорта бывают **стародавними** и **селекционными**. Стародавние — это сорта народной селекции, созданные земледельцами до начала работы профессиональных селекционеров; они, как правило, популятивны (если не являются сортами-клонами). Селекционные сорта созданы в селекционных учреждениях. Обычно известны методы их выведения и их родословные, что позволяет более обоснованно выбирать способы использования их в селекции.

Сорта различают **по методам их выведения**, понимая под этим в основном методы создания популяций для отбора. Это могут быть сорта, созданные простым отбором, например, из стародавних сортов, гибридные (отобранные из гибридных популяций от внутривидового и отдаленных скрещиваний), сорта-мутанты, сорта-полиплоиды, сорта-дигаплоиды (полученные удвоением хромосом гаплоидов), сорта, полученные методами клеточной селекции, хромосомной и генной инженерии. Характеристики сортов по методам их выведения служат важным указанием на возможное дальнейшее использование их в селекционном процессе. Так, отборы из сортов гибридного происхождения могут дать эффект, даже если это самоопылители: возможно, такой сорт популятивен. Отбор из сорта, выведенного с применением метода гаплоидии, такой надежды не оставляет.

В последнее время в селекции декоративных культур широко используются так называемые гибридные серии, основанные на создании методом гибридизации линий одного сорта и придании им различных признаков и свойств. С этой целью после проведения гибридизации дигетерозиготу делят на соответствующие линии по признакам различной окраски цветка, времени цветения и т. п. Стабильные линии одного и того же сорта отличаются только различными селективируемыми признаками. Так, например, существуют линии одного сорта петунии, душистого

горошка и других культур с различной окраской цветка (см. цв. вкл., ил. 12).

Имеются определенные селекционно-семеноводческие и правовые категории сортов.

Зарегистрированный сорт — сорт, внесенный в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию (Госреестр).

Перспективный сорт — сорт, государственное испытание которого еще не закончено, но уже очевидно, что он будет внесен в Госреестр. Необходимо начинать семеноводство такого сорта, чтобы ко времени, когда это произойдет, имелся бы большой запас семян, позволяющий занять новым сортом значительные площади.

Если сорт внесен в Госреестр, но запас его семян недостаточен, его называют **дефицитным**.

Если сорт отвечает требованиям, позволяющим выдать на него патент, он называется **патентоспособным**, или **охраноспособным**.

Очень важным для селекции понятием является «**стандартный сорт**», или «**сорт-стандарт**», — лучший из сортов, возделываемых в данной местности (разумеется, он числится в Госреестре), который играет роль контроля ко всему селекционному материалу развернутой здесь селекционной работы. Задача селекции — превзойти стандарт по урожайности, а также другим хозяйственно ценным свойствам. Могут одновременно высеваться два и более стандарта, если они существенно различаются по хозяйственным свойствам (один — скороспелый, другой — позднеспелый, или один высокоурожаен, но не выделяется по качеству продукции, а другой, напротив, дает продукцию очень высокого качества, но имеет средний урожай). Делается это в том случае, если селекция ведется в различных направлениях (например, на длинный и короткий вегетационный период или для использования продукции в разных целях: пивоваренный и кормовой ячмень, винные и столовые сорта винограда и т. д.). Делается это также для сравнения селекционного материала с разными, хотя и сходными сортами, но отличающимися реакцией на условия выращивания (в особенности на погоду).

12.3. ГЕТЕРОЗИСНЫЙ ГИБРИД

Гетерозисный гибрид (называемый на Западе гибридным сортом) может быть по аналогии с приведенным выше определением сорта обозначен как совокупность культурных растений первого гибридного поколения, созданная путем скрещивания линий, самоопыленных линий, сортов, других гибридов, обладающая определенными наследственными морфологическими, биологическими и хозяйственно ценными признаками и свойствами.

Самоопыленная линия — это совокупность растений перекрестноопыляющейся культуры, полученная путем длительного самоопыления с одновременным индивидуальным отбором. Строго говоря, речь идет о группе перекрестноопыляющихся растений, однородных в генотипическом отношении и гомозиготных (или почти однородных и гомозиготных). В настоящее время для создания гетерозисных гибридов стали достаточно широко использовать не только самоопыленные линии, но и удвоенные гаплоиды.

Как и в случае сортов, можно говорить о признаках и свойствах гетерозисных гибридов. Классификация, приведенная для сортов, в случае гетерозисных гибридов подходит только в сильно измененном виде. Гетерозисный гибрид не может размножаться половым путем, так как используется только первое поколение гибрида. Он не может быть стародавним, местным, популятивным. В отличие от сорта, который в производстве теоретически и практически может возделываться неограниченно долгое время, потому что он воспроизводится в результате получения его следующего поколения, семена гетерозисного гибрида необходимо получать каждый раз заново.

В производстве возделываются гетерозисные гибриды не только одно- и двулетних растений. Многие сорта вегетативно размножающихся культур являются, по сути, гетерозисными гибридами, эффект гетерозиса у которых закреплен данным механизмом размножения. Так, большинство

сортов картофеля, являются не чем иным, как гибридами первого поколения. В настоящее время подавляющее большинство сортов многолетних плодовых культур также имеет гибридную основу.

12.4. РАБОЧИЕ ПОНЯТИЯ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В СЕЛЕКЦИИ

Для дальнейшего изложения нужно ввести еще некоторые понятия, которые используются в процессе создания сортов и которые в ряде случаев могут рассматриваться как обозначения предшественников сортов. Выше уже были введены такие понятия, как «чистая линия», «самоопыленная линия», «клон». Добавим к ним еще ряд понятий.

«**Линия**» — это потомство одного гомозиготного растения.

«**Семья**» — это потомство одного гетерозиготного растения.

«**Номер (селекционный номер)**» — это потомство одного или нескольких (многих) растений или часть этого потомства, поддерживающихся в процессе селекции отдельно друг от друга. Давать название каждому образцу в процессе селекции — непосильная и ненужная задача, поэтому понятие «номер» применяют в практической селекции для обозначения любого образца. При этом образцы сохраняют свой номер без различия, высеяны они на делянках или хранятся в пакетах, мешках или иной таре. По сути, все селекционные образцы — селекционные номера — представляют собой линии, семьи или клоны в зависимости от того, с какой культурой (по способу опыления и размножения) селекционер работает.

12.5. СОРТ И АГРОТЕХНИКА

Сорт создается под определенную технологию возделывания (часто ее называют сортовой агротехникой) и должен по этой технологии возделываться. Только тогда он полностью выявляет свой потенциал.

Существует понятие **«паспорт сорта»** — описание основных особенностей технологии, при которой он должен возделываться. Чтобы составить такой паспорт, в селекционных учреждениях практикуют заключительные испытания сорта на различных агротехнических фонах перед тем, как передать его на государственное сортоиспытание. Естественно, что под многие сорта рекомендуется одна и та же технология. Нет необходимости в специальных испытаниях, если новый сорт не показывает каких-либо существенных отличий от уже существующих. Однако немало примеров, когда рекомендуемая под сорт технология специфична. Так, в регионах, где велик озимопшеничный клин и не хватает под эту культуру таких предшественников, как пар и пропашные, приходится размещать часть посевов по стерне. Одни сорта при этом заметно снижают урожай, другие — нет. Существуют сорта яровой пшеницы и ячменя, рекомендованные для «ремонта посева» или пересева плохо перезимовавшей озимой пшеницы, которые незначительно снижают урожай при позднем посеве. Интенсивные сорта требуют высокой агротехники и должны возделываться в благоприятных почвенно-климатических условиях, иначе их потенциал не будет реализован. У многих овощных культур имеются сорта и гибриды, предназначенные для закрытого и открытого грунта (томаты, огурцы, баклажаны, перцы и др.). Есть сорта, специально предназначенные для поливного земледелия или для богары. Так называемая «зеленая революция» состояла не только в возделывании короткостебельных сортов, но и в возможности давать под них большие дозы азотных удобрений, которые у высокостебельных сортов вызвали бы полегание.

Возможна различная степень детализации при составлении паспорта сорта, вплоть до указания точных доз удобрений и средств защиты растений, которые дадут наибольший эффект. В плодоводстве существует специфическая рекомендация лучших опылителей для того или иного сорта яблони, груши, вишни и других плодовых культур.

12.6. ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СОРТА

Селекция — одна из самых рентабельных отраслей сельского хозяйства. По расчетам американских специалистов каждый доллар, вложенный в селекцию гибридов кукурузы, приносит 300 долларов дохода.

Один из самых ярких примеров экономического значения отрасли — селекция масличного подсолнечника в СССР. Известный селекционер этой культуры В. С. Пустовойт со своим коллективом увеличил содержание масла в ядре семян подсолнечника примерно с 36 до 52%. Это означает экономию земельной площади порядка 3 млн га, так как каждый гектар дает теперь значительно больше продукции.

В таблице 12.1 приведены данные по экономической эффективности внедрения новых сортов озимой пшеницы селекции Краснодарского НИИСХ в производство.

Как видно из таблицы, эта эффективность чрезвычайно высока, прибавка продукции в стоимостном выражении только за счет селекционной работы достигает за 3...5 лет десятки миллионов рублей.

Таблица 12.1

Экономическая эффективность возделывания сортов озимой пшеницы селекции КНИИСХ, 2004–2008 гг.
(Л. А. Беспалова, 2009*)

Сорт	Мукомольные и хлебопекарные качества	Год включения в Госреестр	Площадь возделывания, тыс. га	Эффективность сорта со всей площади посева + к ст., млн руб.
Краснодарская 99	Сильные	2003	600,7	St.
Восторг	Ценные	2005	37,8	+ 140,8
Таня	Сильные	2005	416,5	+ 5293,0
Батько	Сильные	2003	671,0	+ 4042,0
Память	Сильные	2004	143,7	+ 1087,0
Москвич	Ценные	2006	189,0	+ 51,5
Нота	Ценные	2006	88,1	+ 36,5
Есаул	Сильные	2006	12,5	+ 44,5
Юнона	Сильные	2008	3,7	+ 45,5

* Отчетный доклад в академии РАСХН

Стоимость создания сортов зерновых культур, кукурузы составляет примерно 8...10 млн руб. Конечно, это цифры приблизительные и зависят от селективируемой культуры, интенсивности работы селекционного учреждения (одно создает один сорт за 5 лет, другое — пять сортов в год) и других факторов. Так, стоимость создания сорта однолетних трав примерно в полтора раза ниже стоимости создания сорта многолетних трав. Создание сорта подсолнечника обходится примерно в 5...7 млн руб., гибрида этой культуры — в полтора раза дороже. У картофеля, свеклы стоимость создания нового селекционного достижения достигает 10...14 млн руб., т. е. примерно в полтора раза дороже, чем у зерновых культур. Однако и эти приблизительные цифры говорят о высокой экономической эффективности работы селекционеров.

12.7. НАЗВАНИЯ СОРТОВ

Названия сортов имеют одну основную функцию — их идентификацию (распознавание). Соответственно Госкомиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений предъявляет определенные требования к названиям сортов.

Названия сортов у одной культуры не должны повторяться. Был случай, когда функционировали два сорта пшеницы с одинаковым названием Заря, один яровой, другой — озимый. Легко представить себе неудобство ситуации и возможные последствия такого сходства названий сортов.

Другое требование (не такое категоричное) — **название сорта должно быть простым, односложным, не содержать сложных чисел.** Действительно, что сказать о таких названиях, как Европеум 353/133 (ячмень) или Московская 2453 (озимая пшеница)? Стоит допустить ошибку в числе, как возникнет сомнение в том, о каком сорте идет речь. И если такая ошибка окажется в семеноводческом документе, то последствия могут быть тяжелыми. Данное требование Госкомиссии не всегда выполняется, как и касающееся односложности названий. Причем если по первому пункту претензий больше всего к селекционерам полевых культур, то по второму — почти исключительно

к селекционерам плодовых, овощных и декоративных. Откуда берутся числа при названиях сортов? Пожалуй, самый простой случай, когда используемое в названии число — это номер образца в питомнике, под которым он впервые фигурировал в селекционной схеме.

Если культура имеет разновидности, а главное, если названия их используются в селекции, название сорта часто составляется из названия разновидности и номера, под которым сорт числился в селекционном питомнике (первый год испытания потомств растений-родоначальников). Например, самый первый отечественный сорт яровой пшеницы назывался Лютесценс 62, потому что под этим номером значилось потомство элитного растения-родоначальника данного сорта в селекционном питомнике Саратовской селекционной станции. Однако эта традиция уже уходит в прошлое, хотя в Госреестре такие названия встречаются (ячмень Нутанс 278, Нутанс 553). Сейчас чаще всего название сорта связано с названием местности, где сорт создан, например, озимая пшеница Московская 39.

Номер может и не быть связан с селекционной схемой — просто очередной номер из серии сортов. В серию их могут объединять какие-то общие характеристики, например общность происхождения — (серия Новинка, Новинка 2, Новинка 4 — озимые пшеницы вида тургидум), и даже просто сорта, выпускаемые определенным селекционным учреждением (яровые пшеницы Саратовская 29, Саратовская 42, Саратовская 70 и др.). В последнем случае последовательность номеров сохраняется, но возможны пропуски, связанные, по-видимому, с тем, что не все сорта по тем или иным причинам вошли в Госреестр.

Серии могут составлять и гибриды F_1 из какой-либо страны, а также самоопыленные линии (они тоже составляют селекционные достижения), которые в этом случае объединяет короткая аббревиатура (например, САМ-Франция, НС-Югославия, ХМ-Швеция, РОСС-Россия).

Часто в названиях сортов используется «именной» принцип. Это могут быть имена авторов (вишня Плодородная Мичурина; гибрид капусты Крюмон — Крючков, Монахос; яблоня ренет Симиренко; яровая пшеница Эни-

та — Энгель, Нина, Татьяна; тритикале Никлап — Никифоров, Лаптев), других выдающихся селекционеров или ученых (вишня Памяти Вавилова; груша Памяти Жегалова; яровая пшеница Памяти Федина; овес Лев — Лызов Евгений Васильевич) и т. п.

У декоративных, плодовых и овощных культур часто встречаются рекламные названия, подчеркивающие достоинства или какие-то характерные качества сорта (сорта гладиолуса Роса в изумруде, Розовая жемчужина; яблони — Осенняя радость; томата — Десертный розовый). Селекция, как и любая отрасль, имеет право на рекламу, можно даже сказать, что это — вторая задача названия сорта (первая, как было сказано, — его идентификация).

Стоит отметить некоторые современные правила написания названий сортов: после слов перед цифрами не ставится дефис; названия сортов не берутся в кавычки.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Сортоведение как наука, ее предмет и метод.
2. Дайте определение сорта по ГОСТу.
3. Основные статусы сорта, которые он может получить по итогам Государственного сортоиспытания.
4. Что такое признаки сорта и какими они могут быть (пример)?
5. Что такое свойства сорта, их классификация (пример)?
6. Охарактеризуйте понятие сортотип (пример).
7. Что такое экотип и агроэкотип?
8. Каковы классификации сортов (культур) с различных позиций: по биологии опыления и размножения; генетической структуре; образу жизни; способу создания; семеноводческой категории и т. д.?
9. Что такое гетерозисный гибрид (определение)?
10. Каково принципиальное различие между понятиями сорт и гетерозисный гибрид с точки зрения производителя товарной продукции?
11. Дайте определение линии, семьи, клона, селекционного номера.
12. Что такое паспорт сорта, его содержание?
13. Что такое агротехническая специализация сортов (пример)?
14. Каковы требования, предъявляемые Госкомиссией к названиям сортов?
15. Каковы основные варианты названия сортов?
16. Какова экономическая эффективность селекции?

13.1. ОПРЕДЕЛЕНИЯ МОДЕЛИ И ИДЕАТИПА

Создавая сорт, необходимо представлять, какими характеристиками он должен обладать. Это и есть **модель сорта**, иначе говоря, его план. В программах селекционных СССР в 1960-е гг. такие планы были составлены по всем важным сельскохозяйственным культурам. Но и до создания написанных планов модели сортов существовали в представлениях селекционеров как цель, к которой надо стремиться. Модель — это план на ближайшее время, на цикл работ, который начинается сразу после ее создания.

Наряду с моделью сорта существует близкое понятие **идеатип** — модель сорта на дальнюю перспективу, идеал, которого селекция будущего должна достигнуть. Понятие идеатипа страдает некоторой неопределенностью: сложно составлять прогнозы для отдаленного будущего. Понятие модели значительно более конкретно.

13.2. ОТ ЧЕГО ЗАВИСИТ МОДЕЛЬ СОРТА

Модель сорта характеризуется определенными признаками и свойствами, о которых говорилось в главе «Сортоведение». Эти признаки и свойства задаются определенными численными параметрами, иногда — словесными описаниями. Характеристики модели зависят от особенностей селектируемой культуры, особенностей региона, для которого создается сорт, агротехники, при которой предполагается его выращивать, требований потребителей и т. п.

Биологические особенности культуры сильно влияют на характеристики модели сорта. Например, для яровой пшеницы в определенных условиях может быть запланировано содержание белка в зерне на уровне 15%, но уровень его содержания в 30% явно недостижим. Для гороха же такое содержание белка вполне может быть запланировано. Пшеница не может соперничать с картофелем по урожайности. Абрикос гораздо менее холодостоек, чем яблоня. Перец не поражается фитофторой, а томаты к ней восприимчивы. Таких примеров может быть приведено множество.

Сорта яровой пшеницы, возделываемые на юго-востоке европейской части России, должны обладать засухоустойчивостью, а для сортов, возделываемых на северо-западе, это свойство не нужно.

На Кубани необходимо иметь сорта пшеницы, устойчивые к трем видам ржавчины, поскольку здесь часто наблюдаются эпифитотии этой болезни. В Кении нужны нейтральные к фотопериоду сорта пшеницы, так как длиннодневные будут чрезмерно затягивать вегетацию.

Сорта яблони в Средней полосе России должны выдерживать зимние понижения температуры до $-40...42^{\circ}\text{C}$.

Сорта овощных культур, предназначенные для возделывания в открытом грунте, должны быть более устойчивыми к недостатку влаги и низким температурам, чем сорта для закрытого грунта. В то же время — менее чувствительными к пониженной освещенности, поскольку

в осенне-зимнем и зимне-весеннем оборотах освещение слабее, чем летом в открытом грунте.

Требования технологии возделывания тоже важны. Пренебрежение ими может привести к получению низких урожаев с плохим качеством продукции, а также к неоправданно большим затратам сил и средств на выращивание, уборку и послеуборочную обработку. Ко всему этому может привести возделывание полегающего сорта зерновой зерновой культуры в регионах с избыточными осадками. Обычные сорта гороха сильно полегают, поэтому большие потери при уборке неизбежны. Во ВНИИ зернобобовых и крупяных культур созданы сорта с усатым типом листа, т. е. парные листочки видоизменены в усики. Растения гороха сцепляются ими, и посев не ложится на почву. Сильнорослые сорта яблони требуют больших затрат на обрезку, обработку пестицидами против болезней и вредителей и уборку урожая. Обнаружены так называемые колонновидные мутанты, у которых скелетные ветви отсутствуют, есть только основной побег — проводник, обрастающий плодовыми образованиями. Развернута селекция таких сортов.

Когда говорят о требованиях потребителя, имеют в виду главным образом качество продукции: силу муки хлебопекарных пшениц, вкусовые качества овощной и плодово-ягодной продукции, содержание полезных веществ и т. д. Но к ним относятся также транспортабельность, лежкость при хранении, пригодность для переработки в различные продукты.

Требования к качеству продукции в значительной мере определяются характером ее использования. Ячмень может возделываться как кормовая культура и для производства пива. В первом случае желателен высокий процент белка, во втором — низкий. Продовольственный горох должен обладать светлыми, довольно крупными семенами с хорошей разваримостью и вкусовыми качествами. Зернофуражный горох может иметь темноокрашенные семена; а укосный, у которого используется зеленая масса, — мелкие семена (выгоднее использовать в качестве посевного материала, меньше весовые нормы высева).

Большинство полевых культур конечным потребителем используется в переработанном виде. В то же время внешний вид декоративных, плодовых и овощных культур, самих плодов и овощей часто оказывает решающее значение на выбор сорта или гибрида. Именно поэтому имеется огромное количество сортов и гибридов этих культур, отличающихся по форме куста, плода, его окраске и т. п. (см. цв. вкл., ил. 13).

13.3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕГИОНА

Знание экологических особенностей региона, для которого ведется селекция, — неперемнное условие успешной селекционной работы. Из постоянных климатических факторов наибольшее значение имеет длина дня, из переменных — температурный режим, количество и распределение осадков. Следует учитывать освещенность, влажность воздуха (последняя зависит от осадков и температуры воздуха), силу и направление ветра.

Температурный режим характеризуется среднесуточной температурой отдельных календарных дат, декад (десятидневок), месяцев. Количество осадков выражается их суммой за указанные периоды в миллиметрах. Средние многолетние данные дают сглаженную картину, характеризую климат в целом. Но важны некоторые суммарные показатели, а также показатели варьирования в зависимости от года, по которым можно было бы судить о требованиях, предъявляемых климатом региона к модели сорта данной культуры, а то и о самой возможности ее возделывания. Таковыми будут сумма положительных температур за безморозный период, как в целом, так и активных и эффективных (только тех среднесуточных температур, которые превосходят 10°C в целом и в виде разности: среднесуточная температура -5°C). Считается, что продукционные процессы у культур средней полосы идут только выше 10°C . Таким образом, сумма активных, а особенно, сумма эффективных, температур лучше характеризуют климат региона в смысле условий для возделывания дан-

ной культуры. Так, для скороспелых сортов яровой пшеницы требуется сумма активных температур 1400°C, для среднеспелых — 1500°C, для позднеспелых — 1700...1750°C. Если в данной местности эти показатели на границе возможностей для возделывания культуры в целом или определенной группы ее по спелости, то нужно предусмотреть в модели максимальную холодостойкость (следует отличать холодостойкость — способность переносить низкие положительные температуры — от морозостойкости — способности переносить отрицательные температуры) и планировать скороспелые сорта.

Очень важны такие обобщенные характеристики, как длина безморозного периода, средняя дата прекращения последних весенних заморозков (весенние заморозки способны полностью уничтожить урожай плодовых культур, если они пришлись на период цветения) и средняя дата наступления первых осенних заморозков, особенно для теплолюбивых культур.

Сумма осадков характеризует влагообеспеченность. В отличие от температуры, влияние которой сказывается сразу же, количество осадков действует опосредованно, создавая запас почвенной влаги. Поэтому зимние осадки важны и для яровых культур. Как этот запас будет расходоваться, зависит и от потребления самого посева и от потерь, связанных с испарением с поверхности почвы, для которого играют роль особенности почвы (ее влагоудерживающая способность). Когда запасы зимней влаги израсходованы, возникает непосредственная связь количества осадков и влагообеспеченности растений, особенно на почвах со слабой влагоудерживающей способностью, например, подзолистых с мелким пахотным горизонтом.

Средние значения дают только общую ориентацию. Важны возможные отклонения от средних многолетних значений, в том числе минимальные и максимальные. Например, минимальная температура января ставит перед селекцией яблони задачу выведения сортов, способных ее переносить. При этом важно, как долго период с такой температурой может продолжаться.

Разбивка возможных значений на классы и частота этих классов лучше ориентируют селекционера, чем средние значения. Так, для северо-западной части Московской области сумма среднесуточных температур за период с температурой выше 10°C равнялась 1550...1699 в 90%, 2150 и выше — только в 10% за все время наблюдений. Очевидно, что при создании модели сорта для этой зоны нужно ориентироваться на самые низкие значения. Нужно также иметь в виду, что в пределах даже небольшого района значения метеорологических характеристик сильно колеблются в зависимости от рельефа и характера растительности, построек и т. п. Так, разность в минимальной температуре воздуха в пределах года между возвышенными частями рельефа (не имеются в виду горные районы, там речь может идти о вертикальной зональности) и котловинами может достигать 10°C .

Очевидно, что модель сорта не может быть ориентирована на слишком узкие ареалы и на различные местные особенности хотя бы потому, что колебания погоды так значительны, что нередко перекрывают различия в климате разных регионов. Сорт не может быть слишком специализированным, но может обладать таким ценным качеством, как стабильность, позволяющая иметь не слишком отличающиеся урожаи в различных условиях. Эта стабильность тоже должна быть заложена в модель. Однако охватить слишком различающиеся условия одной моделью невозможно. Приходится проектировать разные модели, например, сортов озимой пшеницы для резко различающихся условий предгорной зоны, юга и севера Кубани. Обычно метеоданные привязываются к календарным датам. Но растения в разные периоды онтогенеза (для многолетних культур в течение сезона вегетации) по-разному реагируют на условия выращивания. В частности, имеются периоды, когда неблагоприятные условия резко снижают урожай. Так, для пшеницы критическим периодом по отношению к недостатку влаги является межфазный период от выхода в трубку (начало роста стебля) до колошения (выхода колоса из влагалища листа). Второй критический период, несколько менее выраженный —

период формирования зерна от цветения до молочной спелости (появление белого молочка при раздавливании зерна). В оба эти периода идут интенсивные ростовые процессы, требующие хорошего обеспечения влагой.

Информация о климатических условиях местности будет гораздо более ценной, если метеоданные привязываются к определенным межфазным периодам; наиболее подробная характеристика получается, если берутся соседние фазы.

Фазы у разных культур, естественно, различны. Так, у зерновых злаков различают фазу всходов, кущения, выхода в трубку, колошения, цветения, молочной, тестообразной, восковой, полной спелости. У яблони различают фазу зеленого конуса, бутонизации, цветения, июньского опадения завязей, спелости, начала листопада, завершения листопада. Рассчитывается среднесуточная температура воздуха для межфазного периода, сумма осадков за этот период и т. д.

Хорошее представление об особенностях климата дает корреляционный анализ связей между метеоданными определенного межфазного периода и урожайностью. Так, для Центрального региона России высокая температура от кущения до выхода в трубку сильно снижает урожай яровой пшеницы. Коэффициент корреляции между среднесуточной температурой указанного периода и урожайностью для одного сорта был равен 0,68, для другого — 0,36. Причина, очевидно, в том, что высокая температура сильно ускоряет развитие зачаточного колоса, количество заложившихся колосков оказывается меньшим, чем в более холодные годы. Полученные связи — прямое указание на необходимость и возможность создания модели сорта, более устойчивого к высоким температурам в рассматриваемый период.

Различные метеорологические показатели действуют совокупно, нередко усиливая неблагоприятную для растения ситуацию. Высокая температура, низкая влажность воздуха создают воздушную засуху, а если к ним добавляется и значительная скорость ветра, возникает суховей. В этих условиях даже довольно высокая влажность поч-

вы не может застраховать растения от депрессии: проводящая система просто не успевает подавать воду к жизненно важным органам побега. Разработаны показатели, учитывающие одновременно различные метеофакторы, но в задачу данного учебника не входит их изложение. Метеопоказатели изложены здесь применительно к умеренному поясу. Значения их в тропиках или в субарктическом поясе, естественно, изменяются. Но принцип изучения динамики и суммарных показателей элементов погоды применительно к конкретной культуре в онтогенезе или сезонном цикле, а также совокупного действия метеоэлементов во всех случаях остается неизменным.

Эдафические (почвенные) факторы длительное время остаются неизменными. Имеют значение механический состав, структура, глубина гумусированного горизонта, кислотность почвы, содержание в ней легкодоступных форм элементов питания. Модель сорта и в этом случае не может быть слишком узко ориентированной, т. е. должна допускать успешное возделывание на разных почвах. Границы, которые здесь существуют, больше касаются культур, чем сортов.

Очень важен учет биотических факторов, главным образом болезней и вредителей, которые способны уничтожить значительную часть урожая и снизить качество продукции. Селекция на устойчивость тут очень сложна, особенно на устойчивость к вредным организмам, имеющим широкую специализацию. В ряде случаев тут приходится довольствоваться невысоким уровнем устойчивости. Если речь идет о болезнях и вредителях, представленных различными вариантами (расами, биотипами), нужно иметь сведения о составе их популяций. Мониторинг расового состава ржавчинных грибов в некоторых странах ведется. В России он хорошо организован на Кубани, где эти болезни особенно вредоносны. Модель должна быть ориентирована на борьбу с болезнями и вредителями, имеющими в данном регионе экономическое значение. Важно также прогнозировать увеличение значения того или иного вредителя или болезни в ближайшем будущем, т. е. работать на упреждение. Примеры перехода болезней

и вредителей из разряда экономически несущественных в разряд крайне вредоносных многочисленны: фузариоз колоса у пшеницы, антракноз у желтого люпина, коккомикоз у вишни и др.

Требования потребителей и технологии возделывания остаются относительно постоянными и учет их при построении модели для селекционера сравнительно простая задача. Но и здесь возможны случаи создания моделей с более широкой специализацией. Например, для разного использования продукции (универсальные сорта и гибриды огурца: для засолки и для потребления в свежем виде).

13.4. ПРИМЕРЫ МОДЕЛЕЙ У РАЗНЫХ КУЛЬТУР

Можно привести примеры моделей сортов различных культур, исходя из указанных выше особенностей места выращивания, культуры и требований народного хозяйства и технологии возделывания.

Например, озимая пшеница для центральных нечерноземных регионов России должна обладать урожайностью не менее чем в 4,0 т/га при потенциальной урожайности 8,0...9,0 т/га. Для среднеспелого сорта ее вегетационный период должен составлять 290...330 дней. Она должна быть высотой 85...110 см, обладать устойчивостью к полеганию на уровне 7...9 баллов, переносить высокий снежный покров, быть устойчивой к снежной плесени (7...9 баллов), бурой ржавчине (5...7 баллов), твердой головне (7...9 баллов), фузариозу колоса (не менее 5 баллов), корневым гнилям (не менее 5 баллов), хлебному пилильщику (не менее 7 баллов). Это должна быть сильная или ценная пшеница с соответствующими для этих групп качества пшеницы характеристиками (до создания сорта Московская 39, о сильной и ценной пшенице в Нечерноземье речь вообще не шла).

Перечень далеко не полон, но и он дает представление о многочисленности свойств, характеризующих современную модель сорта озимой пшеницы. Здесь нашли отраже-

ние и особенности региона (высота снежного покрова, наиболее вредоносные болезни и вредители, возможности получения урожаев определенного уровня), и особенности культуры (количественные и качественные показатели урожая), и требования к качеству продукции. К специфическим особенностям культуры относится способность противостоять болезням и вредителям. В модель можно заложить высокую устойчивость к стеблевой ржавчине, она при имеющихся в распоряжении селекционера формах достижима, но планировать такую же устойчивость к корневым гнилям нельзя: форм с такой устойчивостью нет. Впрочем, это относится к любому признаку и свойству: устойчивости к полеганию, к низким температурам и т. д. В модели не фигурируют свойства, не имеющие решающего значения для региона или для использования конечной продукции, например устойчивость к засухе, устойчивость к желтой ржавчине, макаронные качества.

Модель сорта яблони зимнего срока созревания для центра европейской части России выглядит следующим образом. Урожайность в пору полного плодоношения — 25 т/га. Скороплодность — начало плодоношения на 5...6-й год после высадки в сад 1...2-летних саженцев. Съемная спелость — конец сентября, потребительская спелость — конец октября. Срок хранения — до конца апреля — начала мая. Дерево типа спур — осадистый рост, высота не более 4 м, толстые короткие ветки. Широкий круг сортов-опылителей. Позднее цветение, чтобы избежать гибели цветков при поздневесенних заморозках. Холодостойкость бутонов — на уровне 3...4°C при ночном заморозке. Способность переносить зимние температуры до -25°C в начале зимы, в феврале-марте и после зимних оттепелей, до -40°C в середине зимы. Устойчивость к парше и мучнистой росе на уровне 7...9 баллов. Плоды средней крупности, неребристые, хорошего вкуса.

Модель сорта томатов, предназначенного для потребления в свежем виде, для открытого грунта того же региона должна предусматривать урожайность на уровне 30 т/га, скороспелость (созревание нижней кисти за 60 дней после

высадки рассады в поле), детерминантность (ограниченный рост побега), устойчивость к ряду болезней: бурой пятнистости листьев, фузариозному увяданию, вертициллезу, антракнозу на уровне 5...7 баллов, к галловой нематоде; транспортабельность; плоды средней крупности, неребристые, мясистые, хорошего вкуса.

Модели сортов, как видно из приведенных примеров, для разных культур очень специфичны. Они охватывают различное число признаков и свойств в зависимости от специфики культуры и от того, как долго ведется ее селекция. Например, для пшеницы профессиональная селекция, которая в основных регионах ее возделывания существует не менее 100 лет, учитывает множество признаков и свойств, в том числе определяемых специальными приборами.

13.5. ТЕХНОЛОГИЯ РАЗРАБОТКИ МОДЕЛЕЙ

При разработке моделей сортов применяют разные методы. Но один из них — **ориентация на стандартный сорт** — обязателен. Новый сорт должен быть лучше, чем старый, уже существующий, однако это не значит, что следует улучшать все показатели. Возможно, некоторые уже достаточно высоки. Например, стандарт обнаруживает полный иммунитет к какой-нибудь болезни, и дальше двигаться просто некуда. Другой случай, когда улучшение по какому-то признаку в силу отрицательной генотипической корреляции ухудшает другой признак или свойство: так, скороспелость у однолетних культур отрицательно связана с урожайностью. Общий подход состоит в том, чтобы совокупность признаков и свойств модели была лучше, чем у стандарта. При этом признаки и свойства должны быть взвешены, т. е. определена их относительная значимость для данного региона и отдано предпочтение тем свойствам, которые имеют здесь наибольшее значение.

Помимо ориентации на стандарт, применяют в качестве вспомогательных и другие методы, выявляя тенден-

ции, изучая сорта разных лет селекции. Это так называемый **ретроспективный анализ**, т. е. анализ изменений, которые культура претерпела в результате селекции, и, возможно предполагать, что в дальнейшем изменения будут идти в том же направлении и теми же темпами. Новый параметр для будущего сорта можно, таким образом, получить простой экстраполяцией. Например, динамика роста урожайности сортов озимой пшеницы селекции СГИ (Одесса) позволяет запланировать для новых сортов урожайность порядка 10,0...11,0 т/га.

Далеко не всегда изменения имеют линейный характер. Нередко мы имеем дело с криволинейной функцией, которая выводит показатель на плато и дальнейшего увеличения не происходит. Особенно это касается содержания в продукции каких-либо ценных веществ: белка, сахара, витаминов и т. д. Так, селекция сахарной свеклы началась с исходного материала, имевшего 6% сахарозы, и довела этот показатель в лучших сортах до 22%. Однако дальнейший рост прекратился: для физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих рост и развитие растений, достигнутый уровень является критическим. То же самое отмечено для селекции подсолнечника на высокую масличность семян. Здесь критический уровень равен 52%. Отмеченная ситуация существует и для других показателей.

Еще один вспомогательный метод — **составление модели по прецедентам**. Он означает учет высоких показателей, достигнутых в селекционном материале: сортах, коллекционных формах, образцах, изучаемых в различных звеньях селекционного процесса. Можно полагать, что в будущем сорте удастся сочетать свойства и признаки, уже имеющиеся в различных образцах селекционного материала. Но следует иметь в виду, что многие признаки и свойства коррелятивно связаны, причем часто это отрицательные корреляции хозяйственно значимых характеристик. Например, высокая урожайность обычно сочетается с низким содержанием белка, жира, сахара, скороспелостью. Поэтому нет гарантии, что удастся объединить какие-то характеристики в одном сорте.

Модель останется нереализованной, если заранее не продумать пути ее осуществления:

- убедиться, что исходный материал для селекции позволит получить формы, отвечающие модели, т. е. имеются эффективные доноры искомого признака или хотя бы источники его;
- продумать возможность осуществления объединения запланированных уровней хозяйственно ценных свойств, имея в виду все те же отрицательные генотипические корреляции (речь идет о том же способе составления модели по прецедентам, только с акцентом на технологию селекции).

Не следует ставить невыполнимых задач, т. е. планировать слишком значительное увеличение признака и свойства, идеального сочетания самых лучших характеристик, а также увеличение всех признаков и свойств одновременно. От этого предостерегают результаты ретроспективного анализа и отрицательные корреляции. Но могут быть и резкие изменения, связанные с появлением принципиально нового исходного материала. Так, появилась возможность коренным образом изменить габитус растения яблони с появлением колонновидных форм, придать устойчивость картофелю к колорадскому жуку благодаря появлению абсолютно не повреждаемых трансгенных форм.

Описанные модели сортов служат ориентировкой для селекционера, но они ничего не говорят о том, какие морфологические и физиолого-биохимические особенности растения обеспечат запланированные показатели, т. е. эти модели носят формальный характер, чего бывает достаточно. Селекционеру важно знать, какими характеристиками обладает исходный материал для селекции, какие доноры (т. е. формы, легко передающие хозяйственно ценные свойства) имеются, а, нередко, и какие гены могут быть использованы для создания новых сортов.

Однако в будущем, можно полагать, селекцию перестанут удовлетворять формальные модели. Потребуются модели более высокого уровня, в которых будут отражены процессы формирования тех или иных показателей:

урожайности, длины вегетационного периода, химического состава продукции и др. Получить тот или иной результат легче, когда известно, какая цепь процессов обуславливает тот или иной показатель путем вмешательства в их течение. Начать следует с формы, т. е. с морфологии, поскольку она в известной мере характеризует функцию, а уже потом привлекать для построения модели физиологические и биохимические показатели. Такие исследования начаты. Пока они фрагментарны и касаются очень немногих культур, но уже сейчас результаты их используются в практической селекции.

Подходы к построению моделей с учетом морфологии растения как показателя процесса, формирующего свойство или признак, удобно сделать на примере пшеницы, одной из наиболее продвинутых в селекционном отношении культур. Тем более что с этой культурой проведено много работ в плане рассматриваемой проблемы. В качестве хозяйственного свойства используем урожайность, опять-таки как наиболее полно исследованный показатель. Уже изучение структуры урожайности может дать материал к построению оптимальной модели. Урожайность у зерновых злаков складывается из числа растений на единицу площади и средней продуктивности (массы зерна) одного растения. Дальнейшая дифференциация касается продуктивности растения, которая складывается из продуктивной кустистости (числа боковых побегов с продуктивным колосом), средней массы зерна одного колоса, которую, в свою очередь, составляют среднее число колосков в колосе, среднее число зерен в колоске и средняя масса одного зерна. Перед селекционером встает вопрос: что выгоднее — увеличивать плотность посева или повышать продуктивность колоса? Тот же вопрос может быть поставлен относительно других элементов продуктивности: чему отдать предпочтение — числу или крупности зерен, и т. д.

Ответы на вопросы, касающиеся выгоды/необходимости могут дать данные ретроспективного анализа и соображения хозяйственной целесообразности увеличения того или другого элемента. Так, изучение элементов структуры

урожайности сортов ячменя, в разное время возделывавшихся в нечерноземной зоне европейской части России, показало, что рост урожайности осуществлялся главным образом за счет увеличения массы 1000 зерен. Но дальнейшее укрупнение зерна нецелесообразно. Оно поведет к удлинению периода налива и увеличит расходы на посевной материал, так как придется для сохранения штучной нормы высева увеличивать его весовую норму. Это снизит коэффициент размножения, что невыгодно для семеноводства. Между тем достигнутая селекцией крупность зерна отвечает требованиям пивоваренной промышленности и, тем более, требованиям к ячменю как кормовому средству. Число зерен в колосе ячменя в ходе селекции заметно не увеличилось. Нарращивать продуктивность колоса за счет этого показателя проблематично, поскольку колоски у ячменя однозерновые, и пришлось бы увеличивать их число, а значит, удлинять колос, что сопряжено с увеличением продолжительности периода до цветения. Поэтому приоритет следует отдать такому элементу структуры урожайности, как продуктивная кустистость, хотя тенденции увеличения этого элемента не наблюдали. Но имеется достаточно большое сортовое разнообразие по кустистости, что говорит о возможности добиться большей продуктивной кустистости в будущих сортах. Таким образом, анализ тенденций, выявленный при сравнении сортов разных лет селекции, должен быть обязательно дополнен рассмотрением хозяйственных требований и возможных последствий увеличения того или иного элемента урожайности.

С учетом выявленных закономерностей роста урожайности озимой мягкой пшеницы в ходе селекции и механизма взаимодействия компенсационных пар элементов структуры урожая было показано, что достижение высокой зерновой продуктивности пшеницы для степных условий возможно двояким путем. Первый предполагал повышенную кустистость растений и сравнительно невысокую продуктивность колоса; второй — среднюю для данной зоны продуктивную кустистость растений и высокую продуктивность (число и массу зерна) колоса. После-

дующий ход селекции в этой зоне подтвердил правильность и результативность обеих выбранных моделей: реальные показатели на данный год оказались близкими у обеих моделей (табл. 13.1).

Нужно иметь в виду, что данные, которые дает ретроспективный анализ, отражают во многом «стихийное» изменение элементов структуры урожайности. Селекционеры интересовало ее увеличение, они отбирали наиболее показательные в этом отношении образцы. Рост урожайности обеспечивали элементы структуры, с помощью которых это легче всего достигалось (отмечалось разнообразие данных показателей, они легко наследовались). Однако прогресс в селекции вовсе не обязательно должен быть непременно связан с этими элементами.

Таблица 13.1

Параметры модели сорта озимой мягкой пшеницы для непаровых предшественников степной зоны Украины (В. В. Пыльнев, 1988*)

Признак	Средний показатель имеющихся сортов (1988)	Показатель к 2005 г.	
		1-я модель	2-я модель
Потенциальный урожай зерна, т/га	6,0...6,5	8,5...9,0	
Высота растений, см	70...95	90...100	
Структура урожая:			
число продуктивных стеблей на 1 м ² , шт.	330...410	600...700	450...550
продуктивная кустистость, шт.	2,8...3,4	3,5...4,0	2,8...3,0
масса зерна с колоса, г	1,4...1,5	1,4...1,5	1,5...1,6
число зерен в колосе, шт.	30...35	30...35	35...40
число зерен в колоске, шт.	2,2...2,8	2,2...2,5	2,7...3,0
число колосков в колосе, шт.	19...20	19...20	19...20
масса 1000 зерен, г	34...36	30...35	36...37

* Пыльнев, В. В. Параметры модели сорта озимой пшеницы для степной зоны Украины // Известия ТСХА. — 1988. — Вып. 4. — С. 36–41.

13.6. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ МОДЕЛЕЙ

Урожайность зерновой продукции складывается из двух основных процессов — накопления биомассы и использования ее для формирования зерна. Естественно, нельзя их рассматривать как процессы, идущие в строгой очередности. Предпосылки для развития зерна возникают в начале развития побега, когда закладывается зачаточный колос, а во время налива зерна фотосинтез и накопление биомассы еще продолжается. Главный источник накопления биомассы — фотосинтез. Производительность его характеризуется фотосинтетическим потенциалом и интенсивностью фотосинтеза. Фотосинтетический потенциал, как известно, есть произведение зеленой поверхности растения на время ее работы. Интенсивность фотосинтеза — это синтез сухого вещества в единицу времени единицей зеленой поверхности. Фотосинтетический потенциал зависит от темпов формирования зеленой поверхности и продолжительности ее работы. Интенсивность фотосинтеза изменяется в зависимости от освещенности и других параметров внешней среды. Эти зависимости могут быть использованы при построении модели сорта. В каком направлении должны идти изменения наследственных характеристик, можно определить по тенденциям, которые покажет ретроспективный анализ или изучение материала, имеющегося в распоряжении селекционера. Известный физиолог растений В. А. Кумаков в НИИСХ Юго-Востока провел такой анализ на саратовских сортах яровой пшеницы и установил, что продуктивность растения росла параллельно увеличению фотосинтетического потенциала, в особенности верхних листьев, которые играют решающую роль в снабжении наливающего зерно колоса метаболитами. В то же время селекция практически не затронула интенсивность фотосинтеза: у новых сортов она такая же, как и у старых (у Кумакова отмечено только одно исключение для одного сорта). Полагая, что тенденция сохранится, можно планировать в модели дальнейшее увеличение площади

листьев, в особенности флагового (ближайшего к колосу, верхнего) листа. Фотосинтетический потенциал, а вместе с ним и продуктивность колоса, могут быть увеличены за счет увеличения продолжительности жизни листовых пластинок. Это показал также ретроспективный анализ сортов ячменя Центрального региона России, проведенный в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева.

Увеличение интенсивности фотосинтеза селекционным путем проблематично, хотя и не исключено. Но этот показатель может регулироваться за счет архитектуры растения. Показано, что положение листовых пластинок у злаков играет при этом большую роль. Существуют сорта с прижатыми к стеблю листовыми пластинками и с сильно отогнутыми. Первые меньше затевают соседние побеги и листовые пластинки того же побега, но зато интенсивность освещения их ниже: лучи солнца падают на них под более острым углом. Выбор оптимальной модели зависит, в частности, от широты места. В более южных районах Северного полушария освещенность более велика, соответственно, торчащие листовые пластинки более выгодны. Интересна так называемая шведская модель, нижние листовые пластинки которой простерты. Они еще малы, сильного взаимного затенения вызвать не смогут, а освещенность их высокая (кроме того, они лучше предохраняют почву от испарения и затевают всходы сорняков). Листовые пластинки листьев среднего яруса торчащие, площадь их велика и они могут вызвать сильное взаимное затенение. Самые верхние листья, как и нижние, имеют небольшую простертую листовую пластинку, которая лучше освещается и не так затекает нижерасположенные ярусы.

Имеются попытки вообще отказаться от листовых пластинок как фотосинтезирующего органа, передав эту функцию осевым органам: стеблям, листовым влагалищам и даже колосу, чешуи которого способны внести существенный вклад в накопление органического вещества. Тогда можно сильно увеличить плотность стеблестоя и добиться более продуктивной фотосинтетической работы посева. В Краснодарском НИИСХ получены мутантные

формы пшеницы с сильно редуцированными листовыми пластинками, в Польше — формы вовсе безлистных пластинок.

Оптимизация использования биомассы побега для создания зерновой продукции также является резервом для повышения продуктивности колоса. В Московской сельскохозяйственной академии предложен показатель — коэффициент использования биомассы побега, который позволяет количественно оценить эффективность рассматриваемого процесса, он представляет собой отношение массы зерна в зрелом колосе к массе побега в фазу полного формирования зерна. К этой фазе завершается рост зерна в длину, формирование клеточной структуры эндосперма и начинается собственно налив зерна, масса побега достигает максимума. Коэффициент показывает, какую массу зерна создает единица биомассы побега. Современные сорта пшеницы с коротким стеблем имеют лучшие характеристики по этому показателю. О более эффективном использовании биомассы побега косвенно свидетельствует многозерность колосков. Формирующееся в таком колосе зерно ближе к источникам питания, чем в таком же по числу зерен колосе, в колосках которого число зерен невелико. Здесь многозерность достигается за счет увеличения числа колосков, а значит, и длины колоса, что делает пути дальнего транспорта метаболитом более протяженными, а затраты на транспорт — значительными. Кроме того, как уже отмечалось, удлинение колоса увеличивает вегетационный период. И, действительно, современные сорта пшеницы имеют большее число зерен в колосках по сравнению со старыми.

Важную роль в неформальной модели сорта играют особенности корневой системы, хотя работы в этом направлении малочисленны, потому что изучение корневых систем сложно. Ретроспективный анализ сортов яровой пшеницы саратовской селекции, о котором говорилось выше, показал увеличение числа корней на одно растение, особенно узловых, глубины проникновения их в почву, сухой массы. Мощность корневой системы увеличивалась одновременно с увеличением надземной массы растения,

но у одного из сортов — Альбидум 1616 — масса корней возросла сильнее. Для этого же сорта отмечено наибольшее проникновение корней в почву, что для Саратова с его летними засухами имеет существенное значение.

Невозможно строить неформальную модель сорта в интересах какого-либо одного хозяйственного свойства, так как свойства взаимосвязаны и взаимозависимы (примеры такой взаимосвязи приведены выше). Часто архитектура растения как показатель уровня урожайности одновременно обуславливает и свойство технологичности. Короткостебельные сорта пшеницы и риса высокоурожайны, но они, кроме того, обладают и большей устойчивостью к полеганию. Сама технологичность часто способствует получению более высокого урожая за счет сокращения потерь при уборке. Это относится к детерминантным сортам гороха, люпина, гречихи, к хлопчатнику с так называемым нулевым типом ветвления (коробочки образуются в пазухах листьев главного побега, боковое ветвление отсутствует), к безлисточковым усатым сортам гороха (здесь уменьшение фотосинтетической поверхности компенсируется за счет увеличения прилистников; более того, создана форма «хамелеон», у которой верхние и нижние листья с листовыми пластинками, а безлисточковый усатый только средний ярус, за счет которого посев удерживается от полегания).

Детерминантность сочетается со скороспелостью — детерминантные сорта томатов и перечисленных выше культур созревают раньше, чем индетерминантные (с неопредельным ростом). Они часто дают и более качественную продукцию просто за счет большей однородности плодов и семян. Сорта яблонь типа спур и колонновидные также дают более однородные и лучше окрашенные плоды за счет их лучшего освещения в кроне.

Селекционное изменение архитектуры растений не обходится иногда и без отрицательных последствий, например короткостебельные формы вследствие ростовых корреляций могут иметь и менее мощную корневую систему по сравнению с длинностебельными. Селекции приходится исправлять этот недостаток. С. Ф. Лыфенко

в Селекционно-генетическом институте (Одесса) создал сорта озимых короткостебельных пшениц, не уступающие обычным длинностебельным сортам по мощности развития корневой системы.

Оказалось также, что современные интенсивные сорта вследствие укороченного побега имеют более ограниченный запас питательных веществ в стебле, чем длинностебельные, а значит, меньше возможности для реутилизации этого запаса для налива зерна. Как уже отмечалось, у них в наливе зерна велика роль текущего фотосинтеза, который больше страдает от засухи, чем процесс реутилизации. Отсюда и меньшая устойчивость к засухе сортов интенсивного типа.

Несмотря на большой фотосинтетический потенциал, у современных сортов пшеницы и ячменя больше разрыв между потенциальной и реальной продуктивностью колоса, что в плохих условиях для налива зерна может вызывать заметное снижение их урожайности по сравнению с сортами экстенсивного типа.

13.7. ИЗМЕНЕНИЕ АРХИТЕКТониКИ СОРТОВ — САМОЕ СУЩЕСТВЕННОЕ В СОВРЕМЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ

В современной селекции огромное значение придается изменению архитектоники растений. Выше были приведены примеры такого изменения, и их общей чертой является компактность надземной части растения. Яркий пример — селекция на короткостебельность у пшеницы, также можно упомянуть создание короткостебельных сортов ячменя, ржи, проса и других культур. При этом необходимо ориентироваться на оптимальное проявление указанных признаков. Так, чрезмерное укорачивание стебля приводит к снижению урожайности. Установлено, что для центрального региона России оптимальная высота растений яровой пшеницы примерно 1 м, отклонение в ту или другую сторону на 10...20 см уже влечет за собой снижение урожайности.

13.8. ВЫХОД МОДЕЛЕЙ НА МАРКЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ

Для успешного осуществления неформальной модели сорта сельскохозяйственной культуры она должна выходить на ясно различимые признаки, по которым можно вести отбор и оценку потомств отобранных растений, на маркеры свойств. Сами по себе элементы структуры урожайности уже служат такими маркерами. Хорошо оцениваются высота растений и другие особенности их габитуса, ширина листовых пластинок, их положение в пространстве. Установлено, что отсутствие недоразвитых

Таблица 13.2

**Модель сорта гречихи для лесостепи
Поволжья и Среднего Урала**

Показатель	Значение
Урожайность потенциальная, т/га	4,0...4,2
Урожайность средняя, т/га	2,2...2,5
Высота растений, см	75...85
Число узлов в зоне ветвления, шт.	3,5...4,0
Число узлов в зоне плодоношения, шт.	4,5...5,0
Число ветвей первого порядка, шт.	3,3...3,6
Число соцветий на растении, шт.	13...19
Число плодов в соцветии, шт.	8...10
Масса 1000 плодов, г	40
Вегетационный период, день	68...72
Выравненность зерна, %	Около 100
Пленчатость, %	24...25
Выход крупного ядра, %	80...90
Выход крупы, %	74
Устойчивость к холоду, засухе, полеганию, балл	4,5
Устойчивость к осыпанию, балл	5

колосков в основании колоса является признаком его высокой продуктивности. У плодовых культур, у которых прямая оценка урожайности откладывается до вступления в плодоношение, уже в гибридной школке широкий лист и толстый побег свидетельствуют о перспективности сеянца.

Гораздо сложнее оценить многие другие особенности физиологического и биохимического характера: обуславливающие устойчивость к абиотическим и биотическим неблагоприятным факторам среды при отсутствии этих факторов, химический состав продукции и т. д. Конечно, степень пожелтения листьев и чешуй колоса связана с засухоустойчивостью, но она проявляется только при наступлении засухи. Однако узкая листовая пластинка может служить некоторым ориентиром и в годы с достаточным количеством осадков.

Таким образом, для современной селекции характерно планирование свойств и признаков будущего сорта путем создания моделей, в которых учитываются особенности региона, агротехники, культуры и требования народного хозяйства. Ведутся исследования возможностей создания моделей, характеризующих комплексные морфологические, физиологические, биохимические свойства сорта, формирующих его хозяйственные показатели.

В заключение можно привести разработанную в Татарском НИИСХ модель сорта гречихи, учитывающую морфологические и технологические его особенности (см. табл. 13.2).

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что такое модель сорта и каково ее значение для селекционера?
2. В чем отличие между понятиями «модель» и «идеатип» сорта?
3. Приведите примеры зависимости модели сорта от требований народного хозяйства, агроэкологических условий и возможностей культур.
4. Каков основной источник накопления биомассы растений?

5. Что такое фотосинтетический потенциал и интенсивность фотосинтеза?
6. Что такое коэффициент использования массы побега и как его определяют?
7. В чем заключается роль архитектоники растений сорта в увеличении продуктивности посева?
8. Назовите культуры, у которых изменение архитектоники растений одновременно улучшило технологичность возделывания.
9. Укажите основные методы разработки моделей сортов сельскохозяйственных культур.
10. Что такое ретроспективный анализ и каковы его возможности при разработке модели сорта?
11. Приведите примеры существующих моделей сортов у основных сельскохозяйственных культур.
12. В чем суть многовариантности модели сорта?

СЕЛЕКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Селекционный процесс представляет собой самую существенную функцию селекции как отрасли народного хозяйства. Это цепь технологических операций, построенных в определенной последовательности, имеющая конечной целью создание сортов и гетерозисных гибридов.

14.1. ЭТАПЫ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Селекционный процесс состоит из трех основных этапов:

- создание популяций для отбора;
- отбор элитных растений (или их частей);
- испытание потомств отобранных растений.

Таковым он является в подавляющем большинстве случаев в современной селекции. Однако есть два отклонения от этого правила. Первое заключается в том, что иногда для отбора пользуются готовыми популяциями, это могут быть популятивные сорта или вообще любые популятивные образцы. В создание популяций нуж-

но включить оценку ИМ, из которого эти популяции создаются. Естественно, что для создания, например, гибридных популяций нужно подобрать родительские сорта, а для этого нужно знать их характеристики. ИМ может представлять собой готовые сорта, формы, дикие виды и т. д., но может быть создан с определенными признаками и свойствами в результате реализации специальных программ, что достаточно часто практикуется в современной селекции. Можно было бы говорить о них тоже как о продуктах селекции наряду с сортами и гетерозисными гибридами, поскольку они создаются в результате селекционного процесса, имеющего те же три этапа, если бы они не были промежуточным продуктом, используемым в дальнейшем как ИМ. В этом качестве их и следует рассматривать, а процесс их создания выделять отдельно, обозначая его термином, который относительно недавно вошел в употребление — «**предбридинг**».

Второе отклонение связано с многолетностью ряда объектов селекции (плодовых, ягодных и некоторых других культур). У них отбор начинается задолго до выделения элитных растений и растягивается во времени. Следовательно, говорить об испытании потомств элитных растений не приходится, а только об испытании растений, которые имеют некоторый шанс стать элитными — родоначальниками сорта.

Выделение трех этапов в селекционном процессе касается любой селекционной программы. Например, получение трансгенных растений складывается из создания популяции клеток, часть которых несет встроенный ген, отбора этих клеток в виде растений-регенерантов и испытания их потомств. Создание гетерозисных гибридов идет через формирование инбредных популяций, отборов, в результате которых получают самоопыленные линии (берем типичный случай работы с перекрестниками), и испытание потомства от их скрещивания, т. е. оценку потомств на комбинационную способность.

Пока мы ограничимся типичным случаем создания сортов, а особенности других селекционных программ рассмотрим отдельно.

Объекты селекции разнообразны, поэтому для селекционного процесса важны некоторые характеристики, подробно описанные в главе «Сортоведение».

Вид селекционного процесса очень сильно изменяется в зависимости от того, является ли селектируемая культура одно-, двух-, трех- или многолетней; имеет значение — яровая она или озимая. Не менее важно, размножается ли культура семенами или вегетативно другими частями растения. Если семенами, то не наблюдается ли агамоспермия, т. е. возникновение семян неполовым путем и возможно ли вегетативное размножение. И наоборот, возможно ли у вегетативно размножаемой культуры получение семян. Имеет значение биология цветения и оплодотворения. Классификация по этому показателю приведена в главе «Внутривидовая гибридизация», а здесь отметим деление объектов селекции на перекрестники, самоопылители и сочетающие в различной степени само- и перекрестное опыление.

Принципиальное значение имеет коэффициент размножения, причем не только в обычных условиях, но и с применением специальных методов, вплоть до использования биотехнологий.

Селекционный процесс осуществляется в поле или в закрытом грунте (может быть и *in vitro*, если речь идет о биотехнологии).

14.2.

ХАРАКТЕРИСТИКА КОНКРЕТНОГО СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

Селекционный процесс в различных селекционных учреждениях может существенно отличаться, даже если речь идет об одной культуре. Тем более он отличается, если селектируются разные культуры, в особенности сильно различающиеся биологией роста и развития.

Конкретный селекционный процесс характеризуется рядом особенностей. Можно выделить пять основных из них:

- способ работы с селекционным материалом;
- схема селекционного процесса вместе с элементами методики полевого опыта;

- технические данные звеньев этой схемы;
- объем селекционного процесса;
- система селекционных оценок.

Способ работы с селекционным материалом включает продолжительность изучения исходного материала. От нее зависят схема и объем селекционного процесса, методы создания популяций для отбора, методы проведения отбора и другие особенности, тесно связанные с общебиологическими, чаще всего с генетическими, закономерностями.

Другие особенности конкретного селекционного процесса носят в значительной мере технический характер.

Выше уже указывалось, что популяции могут создаваться различными методами: гибридизацией, мутагенезом, полиплоидизацией, методами биотехнологии.

Методы отбора также разнообразны: можно отбирать отдельные растения или группы растений, вести отбор из различных гибридных и мутантных поколений, на разных фонах, с разной степенью изоляции отобранных растений и т. д. Подробно все эти случаи отбора будут рассмотрены в последующих главах. В качестве примера можно привести различные нормы высева, которые применяются в селекции, чтобы добиваться определенного коэффициента размножения и для других целей.

Характеристика конкретного селекционного процесса определяется четырьмя факторами: биологическим (большей частью генетическим), методическим, технологическим и организационно-экономическим.

Биологический фактор определяет большей частью способы работы с селекционным материалом, но влияет и на другие характеристики. При селекции ржи и гречихи можно рассчитывать на успех, создавая полиплоидные популяции, а при селекции мягкой пшеницы этот метод бесперспективен — пшеница сама является природным гексаплоидом. В случае бедности генофонда селективируемой культуры (например, узколистного люпина) целесообразно применить мутагенез или отдаленную гибридизацию. При работе с самоопылителями в случае скрещивания гомозиготных родителей отбор из первого поколения согласно первому закону Менделя бессмыслен. Отбор из

второго поколения дает, как правило, гетерозиготы. В более поздних поколениях растет процент гомозигот. Нетрудно видеть, что для определения способов работы с селекционным материалом и схем селекционного процесса эти положения учитываются. Важно представление о модификационной изменчивости количественных признаков под влиянием пестроты почвенного плодородия. Оно заставляет увеличивать объем отборов из популяций и критически относиться к данным об урожайности и другим подобным характеристикам, в особенности полученным в ранних звеньях испытания. Коэффициент размножения, свойственный культуре, во многом определяет продолжительность селекционного процесса (число звеньев), о чем уже говорилось выше.

Методический фактор заставляет считаться с основными принципами методики полевого опыта, выбирая размер делянки, число повторений, однорядковую или многорядковую делянку (влияет на типичность опыта, при однорядковой делянке посев менее типичен из-за увеличенной площади питания растений), ту или иную норму высева (опять-таки вопрос типичности).

Технологический фактор определяет технологичность селекционного процесса, т. е. удобство проведения селекционных операций: посева, наблюдений, браковок, уборки, обмолота и т. д. Он связан с техническими данными звеньев селекционного процесса, о которых уже достаточно сказано.

Организационно-экономический фактор направлен на оптимизацию организации селекционного процесса и его удешевление, в этом качестве влияя на все характеристики селекционного процесса. Он связан прежде всего с организацией труда, а последняя — с технологическими особенностями селекции.

Между перечисленными факторами существуют противоречия в смысле противоположных требований к характеристикам селекционного процесса. Между биологическим фактором и методическим противоречий нет. И тот и другой направлены на увеличение объема селекционного процесса: первый — из-за редкой встречаемости ценных

генотипов, второй — из-за увеличения точности и достоверности оценок (увеличение размера делянок, повторности, более частого размещения стандарта, высева защитных полос, рядков). Но оба эти фактора противоречат экономическому, поскольку силы и средства селекционного отдела или лаборатории ограничены. Технологический фактор может вступать в противоречие и с биологическим, и с методическим. Технологичнее проводить отбор колосьев, а не растений, но при этом не учитывается такой элемент структуры урожайности у многих злаков, как продуктивная кустистость (противоречие с биологическим фактором). Технологичнее высокие нормы высева — посевы меньше засоряются сорняками. Но при этом невозможно получить высокий коэффициент размножения. Технологичнее использовать систематическое размещение сортов в сортоиспытании, но это противоречит методическому фактору.

В хорошо организованном селекционном процессе используются разумные компромиссы, чтобы смягчить указанные противоречия и сделать селекционный процесс наиболее эффективным. Эту задачу можно обозначить как планирование селекционного процесса. Конечно, в давно работающих селекционных учреждениях основные особенности селекционного процесса по той или иной культуре сложились, нет необходимости планировать селекционный процесс с нуля. Но в связи с появлением новых методов, изменением экономических условий, необходимостью начать работу с новыми культурами проводят коррекцию характеристик селекционного процесса. Такая задача всегда существует, хотя часто и в неявной форме.

14.3. СХЕМА СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Совокупность звеньев селекционного процесса, чередующихся в определенном порядке, обеспечивающем всю технологическую цепочку создания сорта, называется схемой селекционного процесса. Для зерновых, зернобобовых и крупяных культур она приведена на рисунке 14.1,

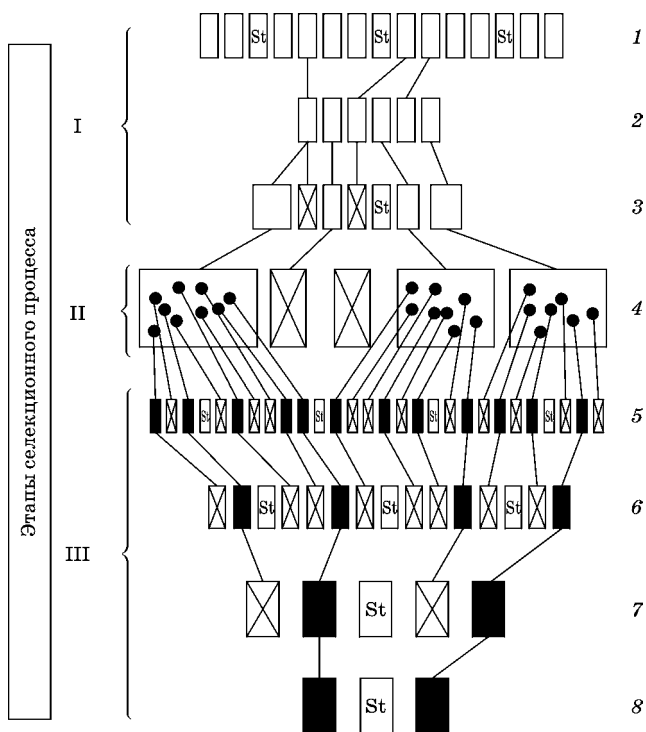


Рис. 14.1

Схема селекционного процесса у растений-самоопылителей:

I этап: 1 — коллекционный питомник (Кол), 2 — питомник гибридизации (ПГ), 3 — гибридный питомник F_1 ; II этап: 4 — гибридный питомник F_2 и последующих поколений (ГП), питомник обора (ПО); III этап: 5 — селекционный питомник (СП), 6 — контрольный питомник (КП), 7 — предварительное сортоиспытание (ПСИ), 8 — конкурсное сортоиспытание (КСИ).

но годится и для других, кроме многолетних плодовых, ягодных, декоративных, лесных культур (отобранные элитные растения и их отобранные потомства изображены черным цветом).

К схемам селекционного процесса, а также к схемам отдельных операций, из которых селекционный процесс складывается (например, виды отбора), необходим комментарий.

Схемы демонстрируют принципиальные моменты той или иной операции, это главная и единственная их задача.

Другие особенности технологии в схемах обычно не отражены в частности количественная сторона селекционной технологии. Для селекции характерны гораздо большие масштабы, чем способна передать принципиальная схема. Так, на рисунке 14.1 селекционный питомник состоит всего из 24 образцов, что для современной селекции совершенно нетипично: количество образцов в начальных питомниках сравнения потомств элитных растений у таких культур, как пшеница, ячмень, рис в крупных селекционных учреждениях исчисляется тысячами, а то и десятками тысяч. Нетипичны и соотношения делянок стандарта и изучаемых образцов. На схеме в СП стандарт (st) повторяется чаще, чем это обычно бывает.

Процент забракованных образцов менее значителен, чем в реальном селекционном процессе — в селекционном питомнике он достигает 90% и более. Могут быть и другие случаи нарушения соотношений по сравнению с типичными. Например, различные масштабы, в которых представлены горизонтальные и вертикальные элементы рисунков (скажем, длина и ширина делянок).

Рассмотрим схему селекционного процесса подробнее.

В коллекционном питомнике (или просто в коллекции) размещается исходный материал для селекции. Далее, в случае работы методом гибридизации — питомник гибридизации, где проводят скрещивания. Затем — гибридный питомник. В нем сеют полученные гибриды, начиная с первого поколения (F_1) и заканчивая поколением, из которого ведется отбор элитных растений. Гибридный питомник имеет место, когда работа ведется методом гибридизации. Но это может быть и питомник мутантов, а также полиплоидов или популяций, полученных другими методами.

Питомник, в котором проводят отбор элитных растений, принято называть питомником отбора.

В селекционном питомнике происходит первичное испытание потомств отобранных (элитных) растений. В контрольном питомнике, а также на этапах предварительного (малого) сортоиспытания и конкурсного испытания продолжают.

Длительность испытаний объясняется двумя причинами: необходимостью испытать потомства отборов в различных погодных условиях, которые в разные годы могут резко отличаться, и накопить достаточное количество семян за счет естественного размножения для заключительного — конкурсного сортоиспытания. Именно отличия в погодных условиях заставляют задерживать наиболее ценные потомства, имеющие перспективу стать коммерческими сортами, не один год (а, как правило, три) на этапе конкурсного сортоиспытания, наиболее точном и достоверном.

Длительное испытание потомств элитных растений вызвано их нестабильностью. Так, если при селекции самоопылителя отобрано гетерозиготное растение, потомство его будет расщепляться. Испытание обнаруживает это и заставляет прибегать к повторным отборам, которые приходится повторять до достижения гомозиготности. Естественно, при селекции перекрестников этот случай исключается, поскольку у перекрестника все растения гетерозиготны. При селекции вегетативно размножающихся растений он исключается по другой причине: гетерозиготность не вызывает генотипической изменчивости в поколениях. В ряде случаев возможны повторные отборы с коррекцией состава популяций.

Схема селекционного процесса зависит от способов работы с селекционным материалом. Например, если популяции получают методом мутагенеза, то отборы из них ведут в ранних поколениях, а из гибридных популяций иногда отбирают среди поздних. Таким образом, число звеньев в питомнике популяций в этих случаях различно.

Если применяется массовый отбор, то схема селекционного процесса может быть очень короткой, поскольку такой отбор (объединение потомств отобранных растений) дает сразу много семян. Различие в числе семян возникает и при отборах растения целиком или его частей, например колосьев у злаков.

Схема селекционного процесса должна быть увязана с техническими данными звеньев, поскольку от последних зависит коэффициент размножения (краевые рядки дают

больше семян, а соотношение краевых и некраевых рядков связано с техническими данными звеньев).

Объем питомников и сортоиспытаний зависит от площади делянок и повторности, поскольку и то и другое зависит от затрат труда и средств.

Система оценок связана со схемой селекционного процесса. При короткой схеме некоторые оценки целесообразно делать раньше, чем при длинной: остается меньше возможностей для распределения оценок по звеньям.

14.4. ОСОБЕННОСТИ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА У МНОГОЛЕТНИХ КУЛЬТУР

Общий принцип последовательности звеньев остается неизменным при селекции любой культуры, отражая сменяющиеся этапы селекционного процесса, о которых говорилось выше. Принципиальная схема селекционного процесса представлена на рисунке 14.2.

Классическая схема селекции яблони, описанная в [27], состоит из селекционного процесса, первичного сортоизучения и государственного сортоиспытания. Под селекционным процессом здесь понимается скрещивание, которое может быть проведено в коллекционном саду, выращивание и оценка ювенильных признаков в гибридной школке первого и второго года (в общей сложности на это уходит три года), высадка лучших сеянцев из гибридной школки в селекционный сад и изучение там нового сорта до

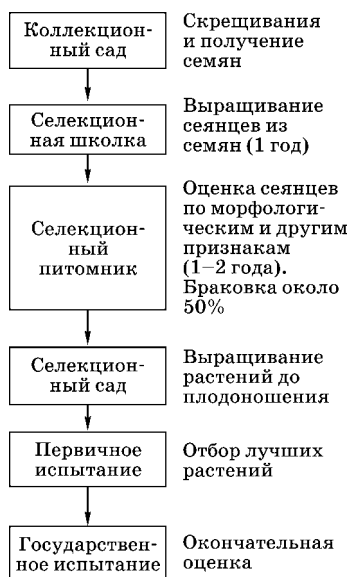


Рис. 14.2
*Схема селекционного процесса
многолетних плодовых
культур*

плодоношения в течение 6...8 лет, а затем изучение в период плодоношения еще 4...6 лет. После этого селекционер решает, стоит ли выделить сорт в элиту. Это означает, что отбор закончен.

Отбор у плодовых культур, как уже отмечалось, вследствие их многолетности не одномоментная, а протяженная во времени операция, у яблони она занимает 12...16 лет. Если бы отбор был одномоментным (в гибридной школке до высадки гибридных сеянцев в сад), признаки и свойства, связанные с плодоношением, невозможно было бы учесть. Более того, признаки, которые учитывают в гибридной школке, как уже отмечено, ювенильные. В дальнейшем они могут сильно измениться. Отложить начало отбора на более позднее время нельзя, так как начало селекционного процесса оказалось бы забито малоценным материалом, и селекционный «конвейер» бы встал.

Есть принципиальная разница между длительным отбором у плодовых культур и повторными отборами у культур однолетних. Повторные отборы при селекции однолетних культур вызваны расщеплением гибридов или мутантов, т. е. вариация, которая поставляет пищу для отбора, носит чисто генотипический характер. При селекции многолетних культур селекционер имеет дело с вариацией онтогенетического свойства. Другое дело, как она сочетается с генотипической вариацией, которая также здесь присутствует в том смысле, что разные сеянцы — это различные генотипы.

Можно сказать так: многократность отбора у однолетних культур имеет генотипическую (популяционную) основу и обусловлена одним и тем же комплексом признаков, вариация которых связана с эффектами аллелизма. В случае многолетних культур длительность отбора (растянутость его во времени) определена вовлечением в эту операцию все новых и новых признаков и свойств, которые проявляются в онтогенезе. Обобщая, следует сказать, что отбор у многолетних культур длится столько, сколько длится онтогенез до достижения типичного плодоношения.

Исходя из скороплодности, можно построить ряд по продолжительности отбора у наиболее распространенных

плодовых культур. На первом месте (наиболее продолжительный отбор) — яблоня, затем — груша, далее — черешня, еще менее продолжительный отбор — слива, потом — вишня и абрикос и, наконец, наиболее скороплодная из плодовых культур — айва (список отражает особенности культур в целом, конкретные сорта могут давать несколько иную картину).

Этому, казалось бы, противоречит практика селекции двулетних овощных культур, у которых отбору подвергается только поколение, дающее продукцию (кочаны у капусты, корнеплоды у моркови, свеклы, репы, редьки). Поколение, которое дает семена, селекцией обычно не затрагивается — пока. Но необходимость такая есть, так как размеры семян, габитус семенника тоже могут быть предметом селекции. Если таковыми они не стали, то только потому, что селекционеры прежде всего обращают внимание на признаки и свойства, сулящие быструю отдачу.

Селекция яблони, и это стоит повторить, состоит из трех частей: селекционного процесса, первичного сортоизучения и государственного сортоиспытания. Последние две части начинаются с выращивания двулетних саженцев, что длится в общей сложности по три года. Далее следует изучение нового сорта до плодоношения, которое занимает 6...8 лет, а затем идет оценка плодоносящих деревьев — 4...6 лет. Различие между первичным сортоизучением и госсортоиспытанием в том, что первое проводится в селекционном саду учреждения, которое вывело сорт, а второе — в садах госсортоучастков, если (что обычно практикуется) не совмещают госсортоиспытание с заключительным испытанием селекционного учреждения. Совмещенный вариант также связан с многолетностью объекта селекции и ускоряет введение сорта в производство.

Первичное сортоизучение и госсортоиспытание отличаются по объему испытания. В первом случае это 6...10 деревьев, во втором — три повторения по 10 деревьев (в том числе и в «совмещенном» варианте).

Различия между схемой селекционного процесса у полевых и плодовых культур довольно существенны. И это

объясняется, повторим еще раз, различиями в продолжительности онтогенеза (по той же причине схема селекционного процесса у овощных и полевых культур, как уже было отмечено, довольно сходна: не совпадают разве что названия некоторых звеньев). Однако внимательное рассмотрение обнаруживает аналогию между этими схемами. Различия следует отнести на счет терминологии, которую используют селекционеры-плодоводы и селекционеры полевых культур. Сразу заметим, что речь не идет о необходимости принять какую-то общую терминологию для селекции различных культур, путь этот слишком сложен и не сулит успеха: селекционеры слишком привязаны к привычным терминам.

В самом деле то, что в упомянутой книге именуется селекционным процессом, включает создание популяций и отбор. А первичное сортоизучение — это не что иное, как испытание потомств элитных растений, т. е. продолжение селекционного процесса (неважно, что эти потомства воспроизводятся через прививку, генетически это копии элитных растений). Не важно, что во время первичного сортоизучения оценки не отличаются обилием новой информации: даже повторение старой дает понятие о стабильности свойств сорта. К тому же это время используется для накопления биомассы — материала для черенкования, что еще больше усиливает аналогию между соответствующими этапами селекционного процесса плодовых, полевых и овощных культур.

14.5. МОДИФИКАЦИИ СХЕМЫ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Схема селекционного процесса сопряжена с элементами методики опытного дела, поскольку для каждого звена схемы устанавливаются определенные требования к точности и достоверности полевого опыта. При этом селекционер ограниченно свободен в выборе параметров, влияющих на точность и достоверность. В значительной мере они задаются объективными обстоятельствами.

Число звеньев в схеме может широко варьировать в зависимости от культуры, с которой работает селекционер,

норм высева, коэффициента размножения, площади деленок, повторности и способа работы с селекционным материалом. Так, просо имеет больший коэффициент размножения и меньшую норму высева, чем лен-долгунец, поэтому и схема селекционного процесса у него короче: нет необходимости иметь большое число звеньев испытания потомств элитных растений до конкурсного сортоиспытания — необходимое количество семян может быть получено быстро. Можно какие-то звенья исключить, например контрольный питомник или предварительное сортоиспытание.

Но есть ограничение на сильное сокращение продолжительности селекции, даже когда коэффициент размножения культуры это допускает. В конкурсном сортоиспытании невозможно испытывать большое количество сортов — слишком трудоемка здесь оценка (большая площадь деленок и повторность, большое количество оцениваемых характеристик). Необходимо избавиться от бесперспективных образцов как можно раньше, а это требует достаточно длительной оценки потомств растений-родоначальников. Так, при селекции яблони можно было бы передавать в элитный сад (конкурсное сортоиспытание) номера прямо из первого селекционного сада (количества черенков для прививки хватило бы), но для браковки бесперспективных образцов закладывают еще и второй селекционный сад.

Понятно, что с уменьшением норм высева, а значит, и с увеличением коэффициента размножения, тесно связанным с ним, уменьшением площади деленок и повторности в конкурсном сортоиспытании схема также может быть сокращена.

Способ работы с селекционным материалом отражается на начальных звеньях селекционного процесса. Коллекционный материал может изучаться в течение сезона (речь, разумеется, идет об однолетних культурах), а может оцениваться и два, и три года. В первом случае схема укорачивается, во втором — удлиняется, зато образцы будут изучены доскональнее, что позволит более обоснованно подбирать пары для скрещивания или образцы для других способов создания популяций. В первом случае

можно будет приступить к созданию популяций из данной серии исходного материала раньше, но объем работы при этом возрастет. В частности, придется увеличивать число гибридных комбинаций, так как прогноз их ценности будет менее точен. Отбор может быть произведен из ранних гибридных поколений, например из F_2 , и из поздних. Естественно, и гибридный питомник будет состоять из различного числа звеньев.

Размер делянок и повторность в звеньях селекционного процесса определяют необходимое количество семян при прочих равных условиях и, следовательно, влияют на число звеньев в схеме. Одновременно это элементы методики полевого опыта, от которых зависит его точность. Размер делянки может оказывать влияние и на достоверность опыта. Подробнее об этом речь пойдет в главе «Полевой опыт в селекции растений», а в качестве примера можно указать на долю краевых рядков в общей площади делянок, если увеличение площади происходит за счет увеличения числа рядков. Чем больше эта доля, тем менее типичен опыт, так как растения краевых рядков пользуются большей (нетипичной) площадью питания и лучше освещены.

В селекционном процессе проводится сравнение всех селекционных образцов со стандартом — лучшим для данной зоны существующим в производстве сортом (гибридом) данной культуры. Это сравнение, как правило, осуществляют в блоках. Блок составляют определенное количество потомств и стандарт, который сеют в середине блока. Для бесповторного посева, характерного для ранних звеньев селекционного процесса, это единственный способ сравнить (через стандарт) образцы питомника. Чем больше семей входит в блок, тем менее точно сравнение. Частота размещения стандарта, т. е. число образцов в блоке, также составляет одну из особенностей селекционного процесса.

Наконец, способ размещения образцов (вариантов) в повторении тоже может быть отнесен к особенностям схемы селекционного процесса. При этом не всегда целесообразно отдавать предпочтение рандомизированному размещению, возможно и систематическое (обоснование этому дадим позднее). Не исключены и другие способы размещения.

14.6. ЗВЕНЬЯ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА, ИХ ТЕХНИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Из схемы селекционного процесса на рисунке 14.3 видно, что звенья ее составляют питомники и сортоиспытания.

Функции питомников разнообразны: они могут служить и для оценки селекционных образцов (коллекционный питомник, селекционный и контрольный питомники), и для

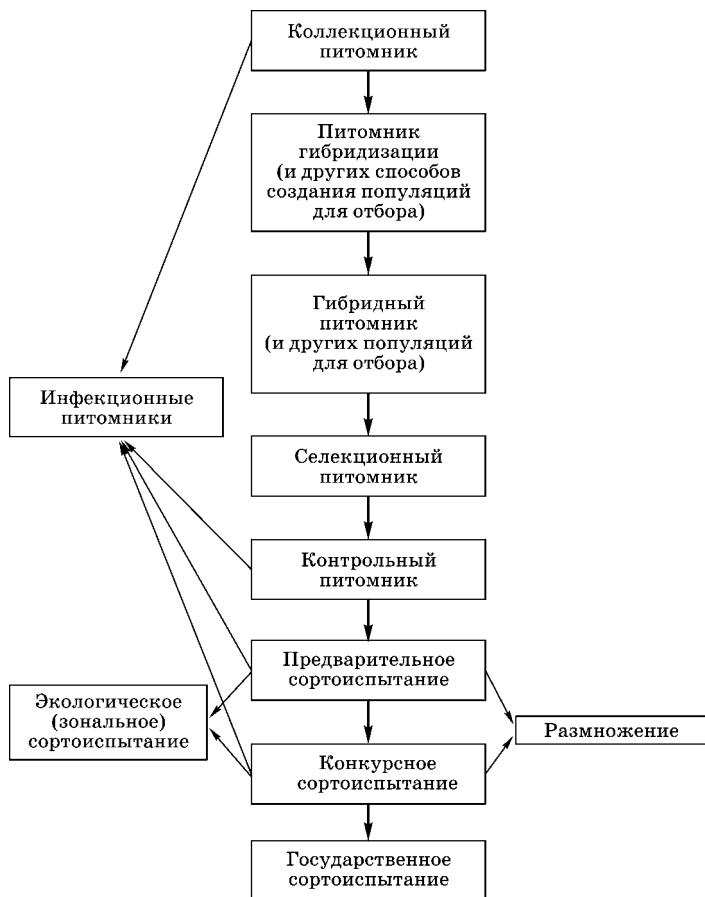


Рис. 14.3
Принципиальная схема селекционного процесса

создания популяций (питомник гибридизации), и для работы с популяциями — их оценки, отбора (гибридный питомник). Функция сортоиспытаний — оценка потомств отобранных растений, если не считать функцию размножения, которая характерна и для питомников. Она особенно важна для начальных испытаний потомств элитных растений у культур с небольшим коэффициентом размножения.

Нетрудно заметить, что в описанной выше схеме селекционного процесса для плодовых культур (см. рис. 14.2) мы имеем дело также с питомниками и сортоиспытаниями, только называются они по-другому (коллекционный питомник — коллекционным садом, гибридный питомник — школкой гибридов, конкурсное сортоиспытание — элитным садом). Нет аналогов только для питомников середины селекционного процесса самоопылителей.

Схема селекционного процесса состоит из двух частей. Границей между ними является отбор. Первая (до окончания отбора) включает питомники с разнообразными функциями, которые соответствуют двум первым этапам селекционного процесса — созданию популяций для отбора и отбору элитных растений. Вторая — это селекционные питомники и питомники сортоиспытания, в которых осуществляется испытание потомств элитных растений. В связи с различиями функций этих двух частей отличаются и подходы к определению числа звеньев в них, норм высева, коэффициентов размножения, технических данных звеньев и системы оценок.

Есть большие различия в объеме селекционных оценок до отбора и после отбора в зависимости от того, с какой культурой имеет дело селекционер.

Необходимо пояснить некоторую терминологию. Изъятие образцов из питомников и сортоиспытаний после окончания отбора элитных растений (исключение их из селекционного процесса) принято называть браковкой, хотя это не что иное, как продолжение отбора (только отбор этот негативный).

У однолетних культур объем оценок до окончания отбора невелик. Значительно больше оценок у потомств ото-

бранных растений. У плодовых культур в связи с их многолетностью все наоборот — оценка потомств отобранных элитных растений «нагружена» оценками гораздо меньше, чем в период до окончания отбора.

Граница между питомниками, в которых испытываются потомства растений-родоначальников, и сортоиспытаниями достаточно условна. Можно считать, что сортоиспытания отличаются от питомников большим размером делянок и большей повторностью, но указать конкретно, какой размер и какая повторность, нельзя. Так, конкурсное сортоиспытание зерновых культур сеют в 4...6-кратной повторности с площадью делянки 10...25 м², а контрольный питомник имеет меньшую повторность с площадью делянки 1...2 м².

К питомникам и сортоиспытаниям нужно добавить еще один вид селекционно-семеноводческих посевов — размножения. Функция их следует из самого названия. Иногда необходимо иметь запас семян создаваемого сорта для отправления за пределы селекционного учреждения, для экологического испытания в других почвенно-климатических условиях или для передачи сорта в государственное сортоиспытание и т. д.

Технические данные звеньев селекционного процесса — это площадь делянок, их длина, ширина, число рядков в делянке, ширина междурядий, дорожек и дорог. Селекционные посевы большинства сельскохозяйственных культур располагаются на полосах (ранние звенья) или в ярусах (сортоиспытания). Между полосами — междуполосные дорожки, между ярусами — межъярусные дорожки или дороги (коридоры), которые служат для прохода работников при наблюдениях и других операциях и для проезда техники. Представление о расположении полос, ярусов, дорожек и дорог, а также о расположении делянок в полосах и в ярусах дает рисунок 14.4.

Принципиального различия между полосами и ярусами нет, однако ярусы шире. Делянки располагаются поперек яруса, а до появления кассетных сеялок располагались и поперек полосы. Между делянками имеются межделяночные дорожки.

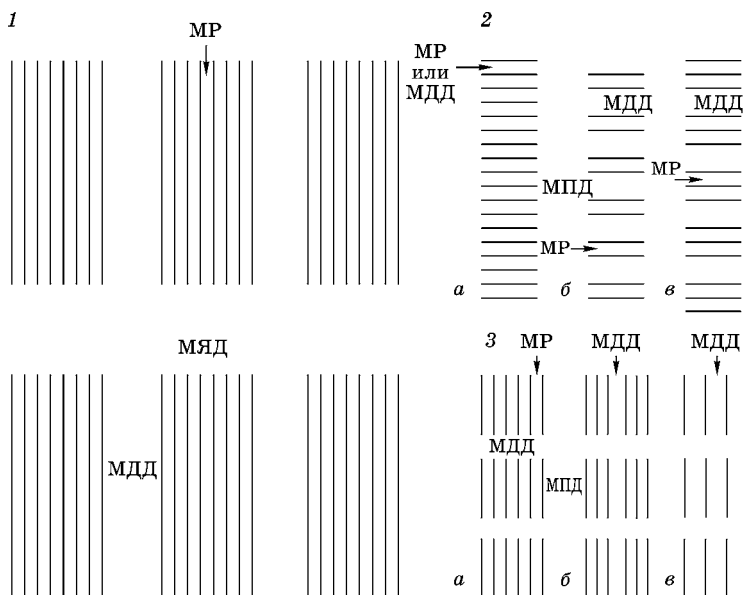


Рис. 14.4

Технические элементы сортоиспытаний и питомников:

МЯД — межъярусная дорожка; МДД — межделяночная дорожка; МР — междурядье; МПД — межполосная дорожка; 1 — делянка сортоиспытания; 2 — ручной посев; а, б, в — разное число рядков делянки; 3 — посев кассетной сеялки: а, б, в — различные типы посева СП кассетной сеялкой.

Технические данные звеньев селекционного процесса тесно связаны с его механизацией. Но описывать разнообразные машины, которые применяются в селекции различных культур, едва ли целесообразно, это предмет частной селекции. Ограничимся примером из селекции полевых культур. Прежде всего потому, что в идеале должна работать система машин, исключая ручной труд. Вплотную к этому идеалу приближается селекция многих полевых культур. В настоящее время для посева зерновых, крупяных и некоторых зернобобовых культур применяют два вида сеялок — центрального высева для посева сортоиспытаний и кассетные сеялки для посева питомников. Первые высевают сразу все рядки делянки, у вторых имеют для каждого рядка автономный высевочный аппарат. Оба вида сеялок обеспечивают посев оди-

наковой ширины (расстояние между крайними сошниками 90 см). Селекционные комбайны («Сидмастер-125», «Хеге-125», «Сампо-130») имеют соответствующую ширину режущего аппарата и при обычно принятых межделяночных дорожках шириной в 50 см убирают каждую делянку сортоиспытания, не «прихватывая» растения с соседних делянок.

С появлением кассетных сеялок делянки в питомниках стали располагаться вдоль полосы. Собственно проход сеялки и образует полосу, и одна кассета высевает несколько рядков. Они могут составлять одну делянку, а могут — и несколько. Так, российская сеялка СКС-6-10 высевает из кассеты шесть рядков (рис. 14.5).

Это могут быть одна шестирядковая делянка, две трехрядковых, три двухрядковых, шесть однорядковых делянок. Легко заметить, что два последних варианта не обеспечивают одинаковой площади питания растений для разных делянок, поскольку межполосные дорожки шире, чем междурядья. Примыкающие к межполосной дорожке делянки будут находиться в лучших условиях. Положение для однорядковых делянок можно исправить (отчасти потому, что полного выравнивания ширины межделяночных и межполосных дорожек не получается), остав-

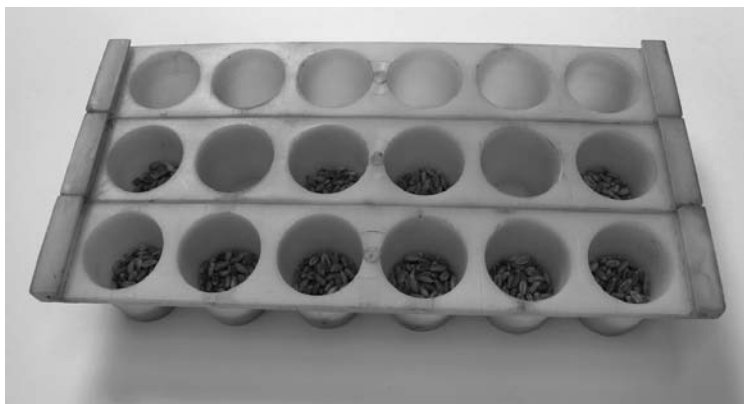


Рис. 14.5
Селекционная сеялка СКС-6-10

ляя пустыми две ячейки из шести (вторую и пятую), не засыпая в них семян и раздвигая сошники. Способ удобен для посева селекционного питомника пшеницы и ячменя. Коллекцию этих культур удобно сеять, раздвинув средние сошники: получается одновременный посев двух трехрядковых деленок. Поскольку расстояние между крайними сошниками во всех случаях одинаково и равно, как уже отмечено, 90 см, последовательные промежутки между сошниками в варианте спаренных трехрядковых деленок, начиная от первого, равны: 15, 15 (междурядья), 30 (межделяночная дорожка), 15, 15 (междурядья).

Межъярусные дороги необходимы для того, чтобы избежать засорения одних селекционных образцов другими. Современные селекционные сеялки не имеют запаса семян, высевая на деланку все семена образца. Поэтому, если сортоиспытание располагается ярусами, можно одним проходом через все ярусы высевать столько сортов, сколько их в проходе. Необходимости в межъярусных дорогах нет, достаточно разделять ярусы дорожками.

Что касается использования комбайна, то после уборки одного сорта его невозможно полностью освободить от семян, несмотря на самую тщательную очистку. Следующий сорт будет засоряться предыдущим. Поэтому целесообразно убирать сначала один сорт во всех повторениях, затем — другой и т. д. В этом случае засоряется одно, возможно, два повторения. Семена с них нельзя использовать на посев, а только для учета урожая (небольшое засорение другим сортом не может служить к этому препятствием). Комбайну приходится разворачиваться и проезжать между ярусами. Для этого и необходимы межъярусные дороги, ширина которых для современных селекционных комбайнов должна быть 5...6 м. Обычно после посева сортоиспытания их засевают каким-либо скороспелым сортом, который убирают до начала уборки сортоиспытания либо используют для размножения нового сорта. Схема движения комбайна показана на рисунке 14.6.

Технические данные звеньев селекционного процесса должны обеспечить максимальную его технологич-

К техническим данным можно отнести и порядок маркировки образцов в поле, при хранении, систему документации. Например, при переходе питомника с одной полосы на другую можно продолжить нумерацию образцов двояко: с того же конца, что и на предыдущей полосе, или с противоположного, «змейкой». Во втором случае не придется делать «холостого» хода при наблюдениях, браковке и других операциях. Но если полосы к вый способ предпочтительнее гибридизации, где наблюдени

Площадь делянок может быть такой, что пересчет на гектар может быть сделан быстро, а урожай с делянки не так велик, чтобы убирать его, не утомляясь. Этим требованиям отвечают, например, площадь делянки контрольного питомника 10 м² и конкурсного сортоиспытания озимой пшеницы в Краснодарском НИИСХ — 33,3 м².

Для многих культур технические данные звеньев селекционного процесса не связаны с вопросами, изложенными

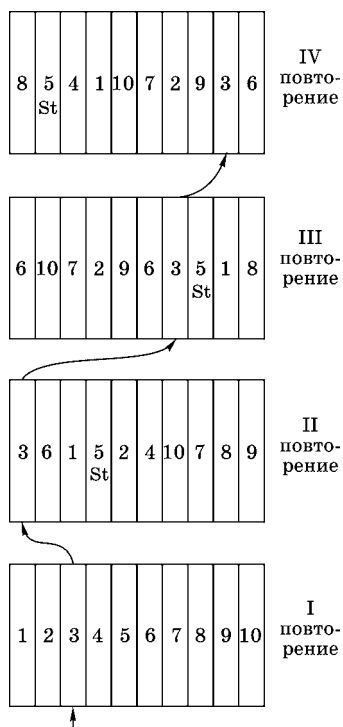


Рис. 14.6
*Маршрут комбайна
при уборке одного сорта
в сортоиспытании, посеянном
рандомизированно*

выше. Не существует опасности семенного сортового засорения при селекции плодовых и ягодных культур (у земляники, малины и некоторых других ягодников — через вегетативные органы, которые служат для их размножения).

Нет различия между краевыми и внутриделяночными рядками в площади питания растений для культур, у которых площадь питания растений велика (например, у капусты, томатов, тыквенных). Поэтому число рядков на делянке едва ли связано с достоверностью опыта.

У плодовых культур делянка, как правило, однорядковая, понятия «полоса» и «ярус» не применяются, есть и другие отличия. Тем не менее основной принцип — принцип технологичности при определении технических данных звеньев селекционного процесса — во всех случаях присутствует. У многих культур недостаточная технологичность селекционного процесса упирается в отсутствие системы машин из-за трудностей механизации отдельных технологических процессов (например, сбор урожая у плодовых).

14.7. ОБЪЕМ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Объем селекционного процесса — очень важная его характеристика. Ценные в хозяйственном отношении генотипы встречаются редко. Чем больше популяций для отбора, чем они многочисленнее, чем больше элитных растений отбирается из них, тем больше надежды на успех в выведении хозяйственно ценных сортов.

Объем селекционного процесса складывается из численности селекционных номеров в его звеньях, включая инфекционные и другие фоны, а также из объема операций по созданию популяций для отбора (например, числа колосьев для гибридизации), количества отобранных растений-родоначальников, а также из объема лабораторных анализов. У плодовых культур к этому перечню нужно добавить работы по прививкам и другим способам размножения растений.

Число образцов в коллекции может сильно варьировать по годам в зависимости от привлечения исходного материала из разных источников. В других питомниках и сортоиспытаниях количество образцов более стабильно. Полное представление об объеме того или иного звена дает число деленок в питомнике и сортоиспытании, а оно, помимо количества образцов, включая стандарт, складывается и из числа повторений, т. е. показателем объема служит число деленок в звене.

Объемы разных звеньев селекционного процесса связаны через процент браковки образцов в предыдущем звене. Так, например, если в селекционном питомнике высевает 10 000 образцов, а браковка — 90%, то в контрольный питомник попадет 1000 образцов. Общая закономерность заключается в том, что в звеньях испытания потомств элитных растений процент браковки наиболее высок в селекционном питомнике, а далее по мере продвижения к конкурсному сортоиспытанию снижается. Это связано с тем, что в селекционном питомнике очень много потомств ошибочно отобранных элитных растений, и ошибки эти выявляются, как правило, без затруднений. Бракуются образцы, сильно поражаемые болезнями и вредителями, сильно полегающие (например, у злаков) и с другими ясно видимыми дефектами. При отборе из ранних гибридных поколений самоопылителей бывает также много расщепляющихся потомств, которые нельзя пропускать в следующий питомник. От многих потомств нужно освободиться еще и потому, что большое их количество перегрузит следующий питомник, где деленки будут крупнее, появится повторность, а главное, возрастет число и сложность оценок.

В конкурсном сортоиспытании процент браковки вновь возрастает, поскольку для государственного сортоиспытания и последующего внедрения в производство отбираются единичные, прошедшие жесткий конкурс сорта.

Процент браковки в звеньях, предшествующих селекционному питомнику, четких закономерностей не имеет. В коллекциях периодически освобождаются от бесперспективных образцов (исключение — коллекци-

онные сады). Гибридные (мутантные и т. д.) популяции могут браковаться как явно бесперспективные, но процент браковки невелик. Иногда бракуют и F_1 (например, в КНИИСХ при селекции озимой пшеницы). Но нужно иметь в виду, что вследствие доминирования в F_1 не выявляются рецессивные аллели, а они могут быть носителями важных хозяйственных свойств (к примеру, устойчивости к бурой ржавчине или мучнистой росе у злаков).

Количество отобранных элитных растений задает объем селекционного питомника. Помимо отбора в поле, на конечный отбор элит влияет процент лабораторной браковки.

Объем операций по созданию популяций для отбора выглядит по-разному в зависимости от метода создания. Для гибридизации это будет количество гибридных комбинаций и число соцветий (например, колосьев у злаков), и в итоге цветков, используемых для получения гибридов. Для мутагенеза — это число образцов, обрабатываемых мутагенами и т. д.

Объем лабораторных анализов селекционного материала, которые часто ведут специальные лаборатории, складывается из количества и сложности анализа и может сильно колебаться в зависимости от количества наиболее ценных образцов в том или ином звене.

Из всех характеристик селекционного процесса объем — самая нестабильная, так как сильно зависит:

- от характеристик селекционного материала (удачные гибридные комбинации дают больше элитных растений, потомства этих растений в меньшей степени подвергаются браковке);
- от погоды (дождливая погода может не позволить выполнить план гибридизации, в засуху может не проявиться полегание, что исключит браковку по этому показателю, и т. д.);
- от смены селекционных программ.

Поэтому говорить об объеме конкретного селекционного процесса можно, только опираясь на некие усредненные показатели.

14.8. СИСТЕМА СЕЛЕКЦИОННЫХ ОЦЕНОК

Система селекционных оценок определяет, какие именно оценки в какие фазы развития растений (или после уборки урожая), с помощью каких приборов и оборудования, с какой точностью и дробностью ведутся в тех или иных звеньях селекционного процесса и в каких единицах выражаются их результаты. Это могут быть очень простые глазомерные оценки либо оценки с помощью сложного оборудования или приборов. Результаты их могут выражаться в зависимости от характера оценки в единицах системы СИ, в процентах, в баллах. Точность может быть различна и зависеть от разброса данных в полевом испытании и от прибора. Например, урожай можно взвешивать с точностью до 0,1 г или с точностью до 10 г, а балльная оценка может иметь и 3...10-балльную градацию (различная дробность). Довольно часто применяется универсальная девятибалльная шкала оценок, предложенная ВНИИР.

В системе оценок имеется определенная закономерность: при испытании потомств элитных растений количество, сложность (применение специальных приборов и оборудования), точность, связанная с разбросом данных в полевых испытаниях, дробность оценок растут от селекционного питомника к конкурсному сортоиспытанию. В селекционном питомнике, как уже отмечалось, масса образцов, выбраковка которых не представляет сложности. Для этого не нужны сложные и дорогостоящие оценки. По мере продвижения к конкурсному сортоиспытанию приходится усложнять оценки, делать их более точными, дробными, поскольку приходится иметь дело с номерами, выдержавшими предыдущие конкурсы (конкурс). Дифференциация их по селекционной ценности все более усложняется. Наиболее многообразны, сложны, точны и дробны оценки в конкурсном сортоиспытании, где образцам дается заключительная — генеральная оценка. Так, при селекции пшеницы в селекционном питомнике обычно оценивают длину вегетационного периода по виду

растений к моменту уборки, устойчивость к полеганию и болезням, выполненность и выровненность зерна в лаборатории. Все это делается достаточно грубо. Некоторые селекционеры даже об урожайности судят глазомерно по количеству и выполненности зерна. Заметим, что если урожайность здесь оценивается, то точность взвешивания гораздо выше, чем при оценке ее в конкурсном сортоиспытании просто потому, что зерна мало и применяют более точные весы. Но ошибки, связанные с варьированием почвенного плодородия и другими факторами так велики, что большая точность весов не имеет никакого значения. В конкурсном сортоиспытании дается полная оценка, в том числе хлебопекарных качеств путем выпечки, качества теста на специальных приборах — альвеографе и фаринографе — количества и качества клейковины и т. д.

Есть еще группа специфических оценок на специальных фонах. Это инфекционные и инвазионные фоны для оценки на устойчивость к болезням и вредителям, провокационные фоны, на которых сорта испытываются в экстремальных условиях, и различные агротехнические фоны для того, чтобы дать рекомендации по технологии возделывания сорта. Разумеется, эти испытания ведутся параллельно конкурсному, хотя инфекционные (инвазионные) фоны могут сопутствовать и более ранним звеньям селекции, например коллекционному питомнику (чтобы иметь более полное представление о родителях будущих гибридных комбинаций).

14.9.

ОСНОВНОЕ ПРОТИВОРЕЧИЕ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

В системе оценок и связанных с ними браковок потомств отобранных растений есть слабое место, которое можно обозначить как основное противоречие селекционного процесса. Масштабная браковка в ранних звеньях, особенно в селекционном питомнике (у плодовых — в гибридной школке), у ряда культур часто ведется на основе грубых малоточных оценок. Конечно, явно бесперспективные номера — сильно пораженные болезнями, слишком

позднеспелые — будут забракованы вполне обоснованно. Но возможна и выбраковка ценных потомств по характеристикам, оцениваемым с низкой точностью, например по низкой урожайности (если она в этом звене у данной культуры оценивается), и, напротив, передача в следующий питомник бесперспективных образцов по той же причине. Иначе откуда берутся образцы в конкурсном сортоиспытании, неспособные выдержать конкуренцию со стандартом? На этапе конкурсного сортоиспытания, где оценки многообразны и точны, положения уже исправить нельзя: какие-то ценные образцы уже выброшены.

Итак, там, где имеется наиболее богатый генофонд, прорабатывается он плохо, а там, где проработка ведется на высоком уровне, генофонд обеднен предыдущими необоснованными браковками. Отказаться от масштабной браковки в ранних звеньях невозможно, потому что слишком велико число образцов. Прорабатывать их все не под силу даже самому крупному селекционному учреждению.

В питомниках до начала испытания потомств отобранных растений оценки также распределены неравномерно. Полнее всего оценивается коллекция, так как важно знать, с каким материалом селекционер имеет дело для подбора пар при гибридизации либо при выборе образца для обработки мутагенами. Наиболее просты оценки элитных растений (исключение — плодовые культуры вследствие растянутости отбора). Их слишком много, и многие характеристики не могут быть оценены просто потому, что селекционеры имеют дело с очень ограниченным количеством семян или другой продукции, ради которой культура возделывается. Невозможно оценить с достаточной точностью урожайность, хлебопекарные качества у зерновых культур и т. д. Популяции (у самоопылителей) обычно оцениваются по небольшому числу показателей, так как эта оценка — некое усреднение оценок многих генотипов, а нас больше всего интересуют отдельные генотипы. Впрочем, иногда такая оценка полезна, позволяя решить, стоит ли вообще из данной популяции делать отборы. По этим же соображениям оценивают иногда F_1 у самоопылителей.

14.10. УСКОРЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Вполне понятно стремление селекционеров сделать селекционный процесс возможно короче, ускорить его особенно у многолетних культур. Полномасштабный селекционный процесс у яблони, как мы видели, даже если исключить госсортоиспытание, занимает 26...34 года. Если же его не исключать, то для выведения нового сорта яблони до момента его официального внедрения в сельскохозяйственное производство потребуется 39...51 год! Поэтому много усилий было затрачено, чтобы сделать процесс выведения нового сорта яблони более коротким. Это удалось благодаря селекции на скороплодность, а главным образом, благодаря прививкам в селекционном саду на специальные подвои, отселектированные на основе ягодной яблони, ускоряющей плодоношение, обладающие компактной кроной («скелеты»), а также совмещения элитного сада (конкурсного сортоиспытания) с госсортоиспытанием. Последнее означает, что селекционный процесс охватывает и госсортоиспытание. Тогда в заключительной оценке сорта принимает участие представитель Госкомиссии, но в случае положительного решения оно распространяется только на регион, где находится селекционное учреждение. Для других регионов все равно нужно проводить свое госсортоиспытание. При применении всех этих приемов селекционный процесс у яблони может быть сокращен примерно вдвое.

Для других плодовых культур действуют те же правила, но надежные подвои, ускоряющие плодоношение, найдены пока не во всех случаях (в частности, их нет пока для груши).

Для других культур ускорение селекции не играет столь большой роли. Тем не менее в этих целях можно воспользоваться укороченной схемой селекции. При достаточном количестве семян в стандартной схеме селекционного процесса могут быть выпущены некоторые звенья за счет сокращения площади делянок в сортоиспытаниях

и сокращения некоторых питомников, например предварительного сортоиспытания.

Не следует и торопить природу в тех ситуациях, когда это может повлечь за собой поддержание популятивности (например, отбор из ранних гибридных поколений у самоопылителей, даже если посев кажется однородным).

Для гибридизации и выращивания нескольких поколений гибридов в год используются пленочные и стационарные теплицы, климатические камеры, фитотроны. Хотя здесь можно опасаться гаметного отбора в нетипичных условиях, поэтому от выращивания в закрытом грунте старших гибридных поколений лучше воздержаться. Так в Московском НИИСХ «Немчиновка» для получения двух поколений озимой пшеницы в год применяется посев семян первого поколения гибридов в конце зимы в предварительно разогретую почву открытой сетчатой теплицы. В летний период полученные на этом участке растения убираются. Следующее поколение сеется осенью этого же года в поле.

Для увеличения коэффициента размножения применяются разреженные посевы, а когда это возможно, клонирование растений, их вегетативное размножение.

Для ускоренной гомозиготизации гибридов используются методы биотехнологии — культура пыльников.

Параллельно с конкурсным и экологическим сортоиспытаниями начинается размножение участвующих в них сортов. Иногда размножение сортов проводится в более южных районах, условия которых позволяют получать несколько урожаев в год.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что такое селекционный процесс?
2. Основные этапы селекционного процесса и их характеристика.
3. Каковы особенности селекционного процесса у многолетних культур?
4. Что такое пребридинг?

5. Приведите полную схему селекционного процесса для пшеницы при использовании метода гибридизации.
6. Два основных типа селекционных посевов в селекционном процессе.
7. Что понимают под способами работы с селекционным материалом?
8. Что такое технические данные звеньев селекционного процесса?
9. Из чего складывается объем селекционного процесса?
10. Каковы основные принципы классификации селекционных оценок?
11. В чем выражают результаты селекционных оценок?
12. Каковы факторы, определяющие эффективность селекционной работы? Укажите их основные противоречия.
13. Назовите характерные тенденции при движении селекционного материала от селекционного питомника первого года изучения к конкурсному сортоиспытанию.
14. Каковы основные приемы ускорения селекционного процесса?

ПОЛЕВОЙ ОПЫТ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

15.1. СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПОЛЕВОГО ОПЫТА В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Звенья селекционного процесса за немногим исключением представляют собой полевые опыты. Так мы будем называть все посевы (посадки), имеющие целью сравнение различных селекционных образцов (вариантов) в открытом грунте, даже если это сад. Полевые опыты в селекции специфичны и существенно отличаются от опытов в растениеводстве, агрохимии, земледелии и т. д., и поэтому должны быть рассмотрены специально. Особенности их могут быть распространены и на селекционные опыты в закрытом грунте (вегетационные опыты), что тоже будет рассмотрено в данной главе.

Специфика полевого опыта в селекции заключается прежде всего в том, что в качестве сравниваемых вариантов выступают различные селекционные образцы (различные генотипы или различные собрания генотипов, если образец популятивен), в то время как в других агрономических опытах с растениями вариантами служат различные условия для жизни растений (дозы удобрений, способы обработки почвы и т. д.). Это влечет за со-

бой определенные особенности методики проведения таких опытов, главным образом в ранних звеньях селекционного процесса, и определенные особенности интерпретации их результатов.

15.2. ТОЧНОСТЬ И ДОСТОВЕРНОСТЬ ОПЫТА

Как известно, опыт должен удовлетворять двум условиям: иметь достаточно высокую точность и быть достоверным.

Точность опыта — это вполне конкретная количественная характеристика — ошибка среднего, выраженная в процентах к среднему. Речь идет о среднем для всех вариантов опыта и об ошибке для опыта в целом, которые определяются, например, в дисперсионном анализе. Ошибка опыта, как известно, зависит от уровня неконтролируемого варьирования условий опыта. В селекционном опыте вариантами будут различные селекционные образцы, а неконтролируемыми условиями — условия жизни растений. Ведущим фактором неконтролируемого варьирования является пестрота почвенного плодородия, но известны и другие (например, неравномерное заселение посевов вредителями, неравномерное распространение болезней и т. д.). Чем больше неконтролируемое варьирование, тем вероятнее ошибка опыта и, следовательно, ниже его точность. Алгоритмы расчета точности опыта и связанных с ней показателей приводятся в руководствах по опытному делу и биометрии.

Точность опыта как показатель удобна тем, что не зависит от величины среднего, поскольку выражается в процентах от него. Будет ли средняя урожайность пшеницы порядка 4...5 или арбузов порядка 60...80 т/га, полученная в том или другом случае, точность опыта вполне сравнима. Поэтому существуют некоторые подходы к относительно приемлемой точности полевого эксперимента в сельскохозяйственном опытном деле. Так, точность в 3% считается вполне приемлемой, в 5% — допустимой. Менее точный опыт подлежит выбраковке. Для селекции эти

подходы не всегда приемлемы. Можно сказать, что следует стремиться к «достаточно высокой точности» для целей исследования, так как повышение точности часто требует дополнительного труда. Другими словами, точность опыта должна быть рациональной.

Под **достоверностью опыта** понимается соблюдение основных принципов опытного дела — единственного различия и типичности опыта.

Принцип единственного различия заключается в том, что все варианты опыта должны находиться в одинаковых условиях. Для селекции это означает, что варианты должны отличаться только генотипами (или наборами генотипов), все остальные условия: норма высева, сроки посева и т. д., должны быть одинаковы. Из этого принципа могут быть исключения, когда селекционный образец связан с определенными особенностями агротехники или биологии развития. Было бы ошибкой убирать и скороспелые и позднеспелые сорта при резком различии во времени созревания в одно время: дожидаясь созревания позднеспелых, можно потерять часть урожая скороспелых вследствие, например, опадения плодов. Могут быть случаи, когда одни сорта следует высевать с большей нормой высева, чем другие. Например, при сортоиспытании детерминантных сортов узколистного люпина совместно с обычными, сильно ветвящимися, первые высевают с большей нормой высева, поскольку они дают наивысшую урожайность при более загущенном стоянии, чем индетерминантные (поскольку часто неизвестны оптимальные нормы, один и тот же сорт может высеваться с разными вариантами норм высева). Во всех указанных случаях принцип единственного различия не нарушается, как может показаться. Просто варианты здесь комплексные — сорт плюс условия, в которых он выявляет наивысшую урожайность.

Сравнение вариантов идет обязательно с учетом соответствующих вариантов-стандартов. В ряде описанных выше случаев можно делить все изучаемые сортообразцы на группы и использовать в них разные стандарты, например для разных по скороспелости или типу ветвления групп.

Принцип типичности заключается в том, что опыт должен быть поставлен в условиях, в которых намечается использовать его результаты — как принято говорить, в условиях, обеспечивающих репрезентативность опыта, т. е. возможность распространения его результатов на более или менее обширные территории. Если результаты не воспроизводятся, опыт не имеет смысла. Для селекционного опыта это означает, что он должен быть поставлен в условиях, максимально приближенных к тем, в которых сорта или гибриды будут возделываться в производстве в смысле типа почвы, севооборота, обработки почвы, норм удобрений, норм высева, сроков сева и т. д.

В понятие достоверности включается также отсутствие технических ошибок при проведении опыта, которые тоже нарушают принцип единственного различия (например, просыпавшееся зерно при уборке какого-либо варианта).

15.3. НАРУШЕНИЕ УСЛОВИЙ ПОЛЕВОГО ОПЫТА В СЕЛЕКЦИИ — ОБЪЕКТИВНАЯ НЕОБХОДИМОСТЬ

Особенностями селекционных опытов является то, что при их постановке и проведении принципы методики опытного дела часто нарушаются. Особенно это касается ранних звеньев селекционного процесса. Причем эти нарушения большей частью объективно необходимы и только частично происходят по воле селекционера.

Перечислим три основных причины таких нарушений:

- малое количество семян, которым селекционер располагает для посева образцов;
- специфика селекционной технологии;
- соображения экономии.

Первые две объективны, третья в известной степени зависит от воли селекционера.

Можно указать еще на два недостатка полевого селекционного опыта — это многовариантность и нестабильность вариантов. В ранних питомниках селекционного процесса для изучения и сравнения высевают часто тыся-

чи и даже десятки тысяч образцов. Между тем оптимальное количество вариантов в полевом опыте равно 12...16. С ростом числа вариантов увеличивается число степеней свободы для случайного варьирования, а значит, растет точность опыта. Но это происходит до известного предела. Далее начинает действовать другой фактор, снижающий точность: полевой опыт занимает все бóльшую площадь, охватывая участки, которые, возможно, отличаются иным почвенным плодородием.

Отрицательные последствия многовариантности преодолеваются посевом стандартного сорта через определенное число делянок. Сравнение ведется не по всему питомнику, а через стандартный сорт (стандарт и прилегающие к нему образцы составляют блок, в пределах которого и ведется сравнение).

Что касается нестабильности вариантов, то она возникает в случае гетерозиготности и связанным с ней расщеплением, а также при изменении генотипического состава популяций под влиянием естественного отбора или дрейфа генов.

15.4. МАЛОЕ КОЛИЧЕСТВО СЕМЯН ДЛЯ ПОСЕВА НАЧАЛЬНЫХ ЗВЕНЬЕВ СЕЛЕКЦИИ И ЕГО ПРИЧИНЫ

Для посева первого питомника сравнения потомств элитных растений селекционер располагает малым количеством семян. Если это яровая пшеница, ячмень или овес, зернобобовые, то их несколько десятков. У других культур (например, сорго, просо) их несколько больше, и нарушения методики опытного дела менее выражены, но все равно имеют место. Еще более благополучно первое сравнение потомств отобранных растений при массовом отборе, так как здесь в один образец объединяются потомства многих растений и количество семян для посева весьма значительно. О своеобразной ситуации в первом питомнике сравнения овощных и плодово-ягодных культур будет сказано ниже.

В питомнике, из которого ведется отбор элитных растений, дело обстоит еще хуже. Здесь каждый вариант представлен одним растением, одним генотипом, так как это популяция. Тем не менее посев может рассматриваться как полевой опыт, правда, своеобразный «безделяночный» (одно растение не занимает деланку). Такой опыт свойствен только селекции (в растениеводческих, земледельческих и полевых экспериментах говорят о мелкоделяночных или даже микроделяночных опытах, но никак не о «безделяночных»). В то же время признаки опыта здесь налицо: имеются варианты, которые селекционер оценивает, хотя бы и на глаз. Выполняется и другой признак опыта — воспроизводимость, правда, только в том случае, если варианты гомозиготны или культура размножается вегетативно.

Специфичность селекционной технологии часто приводит к нарушению требования типичности опыта. Например, уборка первых оценочных питомников осуществляется вручную, что нетипично для возделывания культуры, где уборку ведут механизировано. Ручная уборка практически исключает потери, связанные с недостаточной технологичностью образца, которые в полной мере проявляются в производственном посеве. Так, если образец ячменя имеет сильно поникающий колос, верхушка его может попасть в режущий аппарат комбайна. Но наиболее часто нарушение типичности связано с уменьшением нормы высева из-за того, что селекционер стремится увеличить коэффициент размножения, намереваясь получить больше семян для посева следующего звена в селекционной схеме. Наконец, селекционная технология связана с наличием дорожек между полосами питомника. Прилегающие к дорожке растения будут иметь нетипично большую площадь питания. Этот источник нетипичности опыта неустраним и присутствует во всех звеньях селекционного процесса.

Соображения экономии даже при наличии достаточного количества семян заставляют селекционера идти на сокращение площади деланок, уменьшение повторности, что ведет к снижению точности опыта. Для селекционно-

го процесса, когда речь идет о тысячах вариантов, это неизбежно.

Два последних фактора — специфика селекционных технологий и соображения экономии — не требуют особых комментариев, а ограниченное количество семян заcludes более подробного обсуждения.

15.5.

ПИТОМНИК ОТБОРА

Негативное действие ограниченного количества семян особенно характерно для питомника, из которого ведется отбор элитных растений («безделяночный» опыт), и первого питомника сравнений потомств отобранных растений.

Питомник, в котором проводят отбор элитных растений, часто называют **питомником отбора**. При отборе элитных растений повторность отсутствует, потому что вероятность присутствия в популяции одинаковых по генотипу растений ничтожна, но, даже если они и есть, идентифицировать их невозможно. Так как каждое растение представляет собой вариант, точность опыта при бесповторном посеве равна коэффициенту вариации:

$$S_x = S/n,$$

где S_x — ошибка опыта; S — среднее квадратичное отклонение; n — число повторностей.

При $n = 1$ $S_x = S$, а так как $S_x\% = S \times 100/x$, где $S_x\%$ — точность опыта, x — среднее по опыту, а $V = S \times 100/x$, где V — коэффициент вариации, то при $S_x = S$ $S_x\% = V$.

Коэффициент вариации можно определить, если посеять чистую линию. Здесь повторность может быть достаточно велика, чтобы получить надежный результат. В работах Тимирязевской академии это сделано неоднократно. Использовали чистолинейные сорта яровой пшеницы, взвешивали зерно с каждого растения (краевые растения исключались) и рассчитывали коэффициент вариации их продуктивности. Он в разных определениях колебался от 20 до 57%, что свидетельствует о низкой точности опыта при отборе. Аналогичные результаты получены и другими исследователями.

Расчеты НСР показывают, что для признания существенности различия продуктивности двух растений (при наименьшем из отмеченного варьировании) нужно, чтобы оно составляло примерно 80%. При этом критерий Стьюдента принят за 3, при расчете использована не ошибка среднего, а точность опыта, при бесповторном посеве равная коэффициенту вариации. При наибольшем варьировании это различие должно быть порядка 250% (т. е. продуктивность одного растения должна быть почти в 2,5 раза выше другого!). Таким образом, сравнения продуктивности растений при отборе их из популяции совершенно ненадежны. Ясно, что ошибок при таком отборе делается очень много.

Низкой точностью отбора не исчерпывается источник ошибок при его проведении. Сюда можно отнести и краевой эффект — различия в продуктивности растений, растущих на краю и удаленных от края делянки (рис. 15.1).

Опыт был проведен в Тимирязевской академии. Калиброванные семена чистотлинейного сорта были посеяны так, что растения образовали правильные ряды вдоль и поперек делянки. Уборку провели послойно: сначала крайний, прилегающий к дорожке ряд, затем следующий за ним и далее, пока не вышли на противоположную сторону делянки и не убрали последний, тоже прилегающий к дорожке ряд. Продуктивность краевых растений оказалась гораздо выше, чем растений в центре делянки. Различия тем больше, чем меньше площадь питания (меньше междурядия и больше растений в ряду).

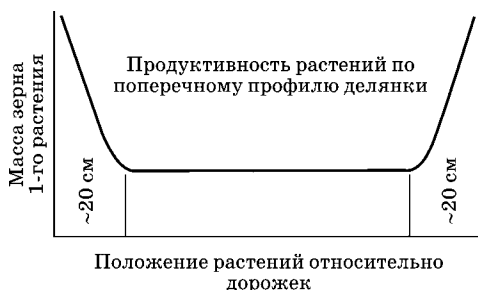


Рис. 15.1
*Продуктивность
растений яровой
пшеницы вдоль
поперечного профиля
делянки*

Краевой эффект особенно велик на краю делянки, уже следующие за краевыми растениями гораздо менее продуктивны. Однако эффект распространялся вглубь делянки примерно на 20 см, что при ширине ее в 1 м составляет 40% площади. В данном случае одновременно были нарушены два условия достоверности опыта: принцип единственного различия (растения имеют различную площадь питания) и принцип типичности (краевые растения имеют нетипично большую площадь питания). Очевидно, что при отборе, даже если краевые растения в нем не участвуют, возникают ошибки, связанные с краевым эффектом.

От краевого эффекта можно избавиться, не отбирая растения, попадающие в его зону, т. е. с торцов и крайних рядков делянки. Увеличение ширины делянки позволяет уменьшить долю растений, попадающих в зону краевого эффекта, и тем самым избежать значительного уменьшения объема популяции, из которого ведется отбор.

Ошибки, связанные с нарушением принципа единственного различия очевидны, но имеют значение и нарушение принципа типичности. В том же учреждении в течение трех лет проводили опыт с 15 сортами яровой пшеницы, которые высевали с двумя нормами посева — 5,3 млн семян на га (близко к типичной норме) и вдвое меньшей. Сорта после уборки ранжировали по урожайности. В большинстве случаев ранги в густом и редком посеве совпадали, но нередко — существенно (при сопоставлении с НСР₀₅) отличались. Такие случаи составили 1/5 часть от общего числа сопоставлений. Неудивительно, что коэффициенты корреляции между урожайностью в редком и густом посевах в двух годах из трех оказались незначительными. Эти данные дают представление об ошибках, связанных с краевым эффектом, источником которых является нетипичность.

Еще один источник ошибок — взаимовлияние растений в популяции. Одни генотипы более конкурентоспособны, другие — менее. Очевидно, что продуктивность их в совместном посеве будет иной, чем если бы каждый из них был посеян отдельно. Опыт это подтверждает. В Тимирязевской академии сеяли двухкомпонентные смеси

сортов яровой пшеницы, которые можно было разделить по маркерным признакам после созревания. Параллельно эти сорта сеяли в чистом посеве, а затем сопоставляли продуктивность растений в обоих случаях. Одна из смесей состояла из сорта Диамант и сорта Лютесценс 62. Сопоставление их продуктивности в смеси и в раздельном посеве показало, что Диамант — более сильный конкурент: в смеси он увеличивал продуктивность, в то время как продуктивность Лютесценс 62 падала. Из 24 испытанных смесей в 10 отчетливо наблюдали такие же взаимоотношения компонентов. При этом посев с площадью питания, различающейся в 3 раза, давал одинаковые результаты.

Совершенно очевидно, что подобное наблюдается в популяциях, посеянных для отбора, причем увеличение площади питания, к которому часто прибегают селекционеры, не спасает положения. В редком посеве растения обильно кустятся (эффект колонизации) и контакты сохраняются. Конечно, норму высева можно так уменьшить, что никакого взаимодействия не будет, но принцип типичности, который нарушается при увеличении площади питания, в этом случае будет нарушен особенно грубо, не говоря уже о развитии сорняков в таких посевах.

Недостатки «безделяночного» опыта для оценки и отбора по продуктивности растений могут быть устранены только частично. Необходимо стремиться к тому, чтобы выровнять условия жизни растений. Это, прежде всего, уменьшение пестроты почвенного плодородия. При этом идет речь о микропестроте, поэтому такие известные меры, как уравнительные посевы, равномерное внесение удобрений, тщательная обработка почвы только частично исправляют положение. Следовало бы перемешать почву послойно на глубину проникновения корневой системы в пределах деланки, на которой высевается популяция. Перемешиванием почвы не удастся совершенно избавиться от микропестроты, но можно существенно ее уменьшить. Подобные попытки делались: Дьяков при селекции льна на Псковской опытной станции перемешивал почву на глубину пахотного слоя; в особенно широком масшта-

бе этот прием применял, работая с той же культурой, известный селекционер Н. Д. Матвеев (культура льна-долгунца удобна для таких опытов, поскольку выращивается с очень малой площадью питания). В Тимирязевской академии подобные опыты проводили с яровой пшеницей. В упомянутых опытах МСХА коэффициент вариации продуктивности растений удалось снизить до 10%. Это означает, что существенная разность продуктивности двух растений уменьшилась до 30%. Все эти работы производились вручную, хотя технических препятствий для создания перемешивающей машины нет.

Выравнивание почвенного плодородия должно сопровождаться также посевом со строго определенной площадью питания на одинаковую глубину. Селекционные сеялки точного высева имеются. У первых таких сеялок имелся один существенный недостаток — малая производительность, а успех отбора во многом определяется объемом популяции. При низкой производительности упомянутых сеялок невозможен посев многочисленных и больших по объему популяций. Современные импортные сеялки точного высева достаточно производительны, но крайне дорогостоящи.

Еще один источник модификационного варьирования — неоднородность семян. Известно, что в пределах колоса, метелки или иного соцветия семена сильно отличаются размером. Различны они и на побегах разного порядка — это типичное модификационное, так называемое матрикальное, варьирование (связанное с положением семян на материнском растении). Посев узкой фракцией семян, пропущенных через решето, в значительной мере устраняет модификацию такого рода. В Свалефе (Швеция) так и поступают. Однако для выделения узкой фракции необходимо иметь большое количество семян, чего трудно добиться во втором гибридном поколении, поэтому прибегают к методу пересева. В Свалефе для этой цели используют F_4 .

Таким образом, результативность отбора на продуктивность может быть улучшена, но для того, чтобы сделать это для больших и многочисленных популяций, нужна

специальная техника, в особенности производительные сеялки точного высева. Пока не удастся устранить ошибки, вызванные взаимовлиянием растений в популяции, и в настоящее время возможны только некоторые паллиативные меры, связанные с распознаванием продуктивных, но угнетаемых более конкурентоспособными растениями генотипов. Если, например, в популяции имеются низкостебельные и более конкурентоспособные высокостебельные растения, нужно для отбора на продуктивность короткостебельных форм делать им некоторую «скидку».

15.6. СЕЛЕКЦИОННЫЙ ПИТОМНИК

В селекционном питомнике испытываются потомства отобранных растений-родоначальников. У многих культур они представлены очень небольшим количеством семян. Так, у яровой пшеницы, ячменя, овса это 40...50 семян или еще меньше. Посеять можно только очень небольшую делянку. Делить это количество семян для посева повторений нецелесообразно прежде всего потому, что это резко увеличивает объем работы в питомнике, в котором бесповторный посев и так составляет тысячи делянок. Но даже если бы повторения были посеяны, связанное с этим уменьшение площади делянок, и без того небольших, оказало бы негативное действие, превышающее увеличение точности вследствие введения повторности.

В этом питомнике проявляются те же негативные факторы, что и при отборе элитных растений. Точность опыта здесь очень низкая, велики краевой эффект и взаимовлияние вариантов. Опыты с модельными селекционными питомниками яровой пшеницы в МСХА хорошо это продемонстрировали. В качестве вариантов в этих питомниках использовали стабильные сорта (15 сортов), которые высевали в 10 повторениях, чего в реальном питомнике из-за нехватки семян сделать, естественно, невозможно на делянках поперек полосы шириной 1 м. Таким образом, была возможность рассчитать коэффициенты вариации,

которые равнозначны, как это показано выше, точности опыта, если посев проводится без повторений.

Были заложены модельные питомники трех видов. В первом делянки были семирядковыми, а междурядья узкими (10 см). Учитывали только средний рядок, остальные были защитными. Таким образом, этот модельный питомник был наиболее типичным по площади питания, а взаимодействие вариантов в нем исключили.

Второй питомник отличался от первого только тем, что делянки были однорядковыми и эффекты взаимовлияния могли проявиться беспрепятственно.

В третьем питомнике взаимовлияние было исключено тем же способом, что и в первом, — каждый сорт высевался на шестирядковой делянке, но учитывали только два средних рядка. Площадь питания растений превышала соответствующую в первом модельном питомнике в 4 раза: междурядья в 2 раза шире и в ряду в 2 раза меньше растений.

Результаты в этих модельных питомниках сопоставляли с эталонным посевом тех же сортов, сделанном по типу контрольного питомника с площадью делянок 2 м^2 с пятикратной повторностью, исключением краевого эффекта и взаимовлияния вследствие исключения крайних рядков делянок (делянки в этом посеве шестирядковые, норма высева — 6 млн всхожих семян на га). Во всех модельных питомниках и в эталонном посеве сорта размещали случайно. Точность опыта при определении урожайности в эталонном посеве (в среднем за три года) была равна 4,1%, а в модельных селекционных питомниках (за нее принимали коэффициент вариации) — 18,5; 20,7; 17,9% соответственно. Такая точность позволяет считать различие существенным, когда урожайность разных образцов различается примерно в 1,8...1,9 раза. Результаты показывают, что сравнение урожайности в селекционном питомнике крайне грубо. Положение усугубляется эффектами взаимовлияния и нетипичности.

Были рассчитаны коэффициенты корреляции между показателями эталонного посева и показателями модельных питомников (см. табл. 15.1).

**Коэффициенты корреляции показателей
модельных селекционных питомников и эталонного посева**

Показатели	Тип модельного селекционного питомника		
	1. Взаимовлияние вариантов исключено. Площадь питания растений близка к типичной	2. Взаимовлияние вариантов присутствует. Площадь питания растений близка к типичной	3. Взаимовлияние вариантов исключено. Площадь питания растений нетипично велика
Урожайность	0,84	0,56	0,65
Продуктивность	0,76	0,31	0,64
Масса 1000 зерен	0,91	0,77	0,81
Стекловидность	0,85	0,86	0,86
Число седиментации	0,74	0,74	0,78



Рис. 15.2

Посев селекционного питомника, проведенный кассетной сеялкой

Для урожайности в первом питомнике коэффициент корреляции оказался достаточно высоким. Как только было допущено взаимовлияние вариантов (второй модельный питомник), коэффициент корреляции резко упал. Снизился он и под влиянием нарушения принципа типичности (третий модельный питомник). Для ряда других показателей наблюдали то же самое. В этих опытах не изучали отдельно влияние нетипичности, связанное с краевыми эффектами, хотя оно здесь тоже присутствует.

При посеве современными кассетными сеялками положение усугубляется, так как такая сеялка располагает деланки не поперек полосы, а вдоль, т. е. нарушаются требования к методике полевого опыта (рис. 15.2).

При расположении деланок поперек полосы в зону краевого эффекта попадают начало и конец деланок у всех вариантов, так что принцип единственного различия не нарушается. Налицо только проявление нетипичности. Если деланки располагаются вдоль полосы, то нарушаются оба требования к методике полевого опыта: крайние деланки (с одного и другого края полосы) имеют за счет дорожки значительно бóльшую площадь питания.

Нужно отметить, что некоторые характеристики нечувствительны к эффектам взаимовлияния и нетипичности (табл. 15.1).

Неудивительно, что оценки урожайности и ряда других показателей в селекционном питомнике, первом после отбора оценочном питомнике и в конкурсном сортоиспытании не совпадают. Это значит, что риск потери ценных образцов из-за браковок в селекционном питомнике и, напротив, продвижение в более поздние звенья селекционного процесса бесперспективного материала очень велик.

В одном из опытов с модельными селекционными питомниками, где в качестве эталонного посева выступало конкурсное сортоиспытание, были получены коэффициенты корреляции урожайности сортов в этих звеньях (в селекционных питомниках использовали данные отдельных повторностей, что отвечает реальной ситуации) от 0,47 до 0,91, т. е. в ряде случаев показатели связи были высокими,

а в остальных — низкими или даже отрицательными. В опытах Ф. А. Колесникова (Краснодарский НИИСХ) с озимой пшеницей (15 сортов) были получены такие же результаты: коэффициенты корреляции между урожайностью в селекционном питомнике и конкурсном сортоиспытании составили 0,02...0,03 (опыт велся два года).

Избежать ошибок, связанных с вольным или невольным нарушением методики опытного дела, в селекционном питомнике так же сложно (или невозможно), как и при отборе элитных растений в популяции.

Нужно принять все меры, чтобы условия выращивания образцов были одинаковы (вплоть, если это было бы возможно, до перемешивания пахотного слоя почвы в пределах блока-стандарта и сравниваемых с ним образцов).

Если при отборе элитных растений площадь питания должна быть одинакова, то при сравнении различных образцов селекционного питомника между собой это излишне. В последнем случае сравниваются между собой не отдельные растения, а делянки в целом. Одинаковая площадь питания для каждого растения в селекционном питомнике целесообразна разве что для повторного отбора образцов из данного питомника.

Посев «узкой» фракцией семян в селекционном питомнике не удастся осуществить, так как это связано с резким уменьшением количества семян для посева. Кроме того, такой посев означает элиминацию различий в процентном содержании семян разных фракций у различных образцов, а она является наследственным признаком и должна учитываться при испытании.

Чтобы уравнивать площадь питания образцов, посеянных кассетной сеялкой у края и в средней части полосы, можно увеличить межделяночные междурядья.

От взаимовлияния образцов в этом питомнике также невозможно избавиться, опять нужно прибегать к чисто глазомерным поправкам. Впрочем, исследования показали, что посев квадратными делянками уменьшает взаимовлияние, поскольку часть растений находится внутри делянок и с растениями других образцов не контактирует. Но такой посев не обеспечен механизацией.

15.7. ПОСЛЕДУЮЩИЕ ЗВЕНЬЯ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

По мере перехода к более поздним звеньям точность опыта и его достоверность возрастают, что связано с появлением повторности и увеличением площади делянок, которые к тому же становятся многорядковыми. В упомянутых выше исследованиях Колесникова коэффициент корреляции между урожайностью сортов, посеянных в контрольном питомнике и конкурсном сортоиспытании, составил 0,65...0,95.

В конкурсном сортоиспытании опыт наиболее точен и достоверен, но и здесь имеются нежелательные эффекты, связанные с положением крайних рядков делянок: у них нетипичная площадь питания (см. цв. вкл., ил. 14).

В тех же опытах Колесникова коэффициент корреляции урожайности краевых и центральных рядков составил всего 0,01. Краевые рядки при посеве стандартной семярядковой селекционной сеялкой составляют 2/7 площади делянки, а урожай с них — большую часть от общего урожая, так как они имеют большую площадь питания. Это, кстати, говорит в пользу многорядковых делянок. Та же сеялка в десятирядковом варианте (с килевидными сошниками) предпочтительнее.

Радикальной мерой, устраняющей эффект влияния дорожки в сортоиспытании, служит исключение при учете урожая крайних рядков, но такая операция трудоемка. Хотя примеры, когда краевые рядки из учета урожайности исключают, в селекционной практике имеются. Например, в Канаде при испытании сортов пшеницы площадь делянки составила всего 2,3 м², а сама делянка состояла из четырех рядков, из которых крайние в учете урожая не участвовали. Их убирали отдельно, что не так обременительно в связи с малой площадью делянки. Высокая точность опыта была достигнута за счет шестикратной повторности.

Во ВНИИ льна (Россия) также исключают из учета крайние рядки в сортоиспытании льна-долгунца. Здесь они особенно нежелательны, так как растения в них ветвятся, что нетипично для посевов этой культуры.

15.8. РАЦИОНАЛЬНОЕ ПОСТРОЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА — ПУТЬ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ ПОЛЕВОГО ОПЫТА

Уменьшить влияние малой точности и низкой достоверности опыта в селекционном процессе на его эффективность можно, построив рациональную систему оценок, браковок, размеров делянок и числа повторений в разных его звеньях.

Коллекционный питомник занимает в селекционном процессе особое положение. Дефицита семян здесь обычно нет, а малый размер делянки и небольшая повторность диктуются соображениями экономии. Тем не менее учет урожая с приемлемой точностью здесь необходим, и поэтому экономия на числе повторений не всегда оправдана. При испытании коллекционных образцов в течение двух и более лет по результатам первого года может быть проведена браковка большого числа образцов, что делает последующие испытания не столь трудоемкими.

Поскольку в первом испытании потомств элитных растений точность опыта очень мала, а достоверность низка, целесообразно отбраковывать образцы прежде всего по признакам, точная оценка которых не очень важна. Если образец сильно полег или поражен болезнью, никакие его достоинства не могут быть приняты во внимание: он подлежит выбраковке (разве что он представляет интерес в качестве исходного материала, тогда можно продолжить его испытание в коллекционном питомнике или сразу вовлекать в скрещивание).

Во вторую очередь можно провести браковку по признакам, на результаты оценки которых не влияет (или мало влияет) нетипичная площадь питания и взаимовлияние растений, что отмечено выше (табл. 15.1).

Браковка по урожайности должна быть проведена только в отношении образцов, урожайность которых много ниже стандарта. Оптимизация сравнения в этом питомнике указанными выше способами может сделать такую браковку обоснованной. Можно вообще, как это нередко

делается, отказаться от браковки по урожайности, перенести ее в более поздние питомники. В работах селекционеров первой половины прошлого века эта тенденция хорошо прослеживается. Известный селекционер В. Я. Юрьев (СССР), работая с озимой пшеницей, имел в конкурсном сортоиспытании до 300 образцов, т. е. оценку урожайности проводил в заключительном звене.

В современной селекции с ее огромными объемами селекционного питомника доводить значительную часть образцов до конкурсного испытания можно, только существенно уменьшив затраты труда и земельной площади на один образец, т. е. сильно уменьшив площадь делянок. Методика проведения заключительного испытания сортов пшеницы в Канаде, описанная выше, подходит для этого как нельзя лучше. Необходимо при этом исключать из учета крайние рядки и иметь большую повторность. После конкурсного испытания в течение первого года количество образцов для дальнейшего испытания сильно уменьшается и становится не столь обременительным.

15.9.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛЕВОГО ОПЫТА В СЕЛЕКЦИИ

Размещение образцов в повторении и пространственная организация полевого опыта в селекции имеют свою специфику. Из-за очень большого числа вариантов, особенно в ранних звеньях селекционного процесса, их, как правило, объединяют в блоки, каждый из которых включает определенное число изучаемых образцов и стандарт. Эту систему применяют и в конкурсном сортоиспытании, если число испытываемых образцов велико. Можно рекомендовать примерное число образцов в блоке не более 12...15, что соответствует оптимальному числу вариантов в полевом опыте. Однако в ранних звеньях селекционного процесса блоки могут из соображений экономии состоять из значительно большего числа вариантов, в особенности, если не ставится задача браковки по урожайности. В КНИИСХ в селекционном питомнике озимой

пшеницы блоки состоят из 100 образцов. В блок могут быть включены два и более разных стандартов, различающихся по уровню урожайности в разные годы или по своим свойствам (например, урожайный и с отличными хлебопекарными качествами).

15.10. ФАКТОРЫ, ОГРАНИЧИВАЮЩИЕ РАНДОМИЗАЦИЮ

В конкурсном и других сортоиспытаниях применяют случайное (случайное) расположение образцов в повторении как отвечающее наиболее объективной оценке, дающее право на применение дисперсионного анализа, который ведется для каждого блока отдельно.

При небольшом числе испытываемых сортов может быть использован парный метод, когда каждый образец сравнивается с высеянным рядом стандартом. Несмотря на повышение точности сравнения, такой метод мало приемлем при больших объемах опыта, потому что половину площади при этом будет занимать стандарт.

Случайное расположение ставит каждый образец в одинаковое положение. Здесь не может проявиться систематическая ошибка, связанная с взаимовлиянием образцов (при систематическом размещении каждый образец во всех повторениях имеет одних и тех же соседей) и трендом почвенного плодородия. Такой тренд — правильное возрастание плодородия от одного конца участка к другому — при систематическом размещении дает преимущество в урожайности сортам, расположенным ближе к концу или к началу (в зависимости от того, куда обращен тренд) повторения.

Нежелательно размещать рядом сорта, сильно отличающиеся вегетационным периодом. Убранный раньше сорт оставляет после себя незанятую площадь, которая может быть использована соседним образцом в качестве дополнительной площади питания и дополнительной освещенности. Сорта, сильно отличающиеся по вегетационному периоду от основной массы сортов, нужно высевать отдель-

ным блоком. Но обычно вегетационный период испытываемых сортов отличается незначительно, и в этом нет необходимости. Она может возникнуть в том случае, если ведется специальная селекция на сильно различающийся вегетационный период.

Не следует также высевать рядом схожие по морфологии сорта, например сорта пшеницы, относящиеся к одной разновидности. При взаимном засорении таких сортов обнаружить в них примесь на следующий год и удалить ее не представляется возможным. В рандомизацию необходимо внести поправки — исключить соседство похожих сортов. Впрочем, это не всегда возможно: большинство сортов могут принадлежать одной разновидности, что наблюдается довольно часто.

Укажем на целесообразность исключения из учета краевых рядков, которые в наибольшей степени подвержены взаимному сортовому засорению.

В ранних звеньях селекционного процесса рандомизацию применять нецелесообразно. Малые размеры делянок не позволяют в пределах блока существенно проявиться тренду почвенного плодородия. Остается взаимовлияние образцов. Но низкая точность опыта — основной источник ошибок — позволяет им пренебречь, в особенности при широких межделяночных дорожках. Систематическое же размещение имеет то преимущество, что упорядочивает записи в полевых журналах, набор на посев и наблюдения во время вегетации. При огромном числе образцов в ранних звеньях все перечисленное делает работу в питомнике более технологичной. В ранних звеньях не применяется и дисперсионный анализ, поскольку известно, что различия между образцами едва ли удастся доказать с достаточно высокой вероятностью. Ранние питомники не убираются целиком. Убирают только отдельные образцы в блоке вместе со стандартом, остальное будет убрано (у зерновых и ряда других культур — комбайном) как хозяйственная продукция. Сплошная индивидуальная уборка невозможна из-за многочисленности образцов и явно нецелесообразна ввиду явной бесперспективности многих из них.

15.11. ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ УРОЖАЙНОСТИ

Чтобы судить о стабильности урожая сорта, нужно испытать его в контрастных погодных условиях, что также требует продолжительного испытания.

Заключительная оценка перспективных образцов в конкурсном сортоиспытании длится обычно не менее трех лет, но и этого может оказаться недостаточно, если погода в эти годы плохо отражала особенности климата региона, где ведется селекция. Исследования в Тимирязевской академии показали, что судить о стабильности сорта яровой пшеницы в условиях Центрального региона России с высокой степенью вероятности можно после пятилетнего или, по крайней мере, четырехлетнего испытания.

Экологическое испытание позволяет надежнее судить о стабильности сорта и возможности возделывания его в различных регионах.

Испытания, позволяющие дать ответ на эти вопросы, продолжаются и в системе государственного сортоиспытания.

Стабильность урожайности определяют различными методами. Среди них и вариационно-статистические (например, расчет коэффициента вариации), и очень простые, как, например, расчет разности между максимальным и минимальным урожаем образца, отнесенный к среднему между ними. В селекционной практике простейшие методы применяются чаще, чем вариационно-статистические, потому что селекционер располагает данными за небольшое число лет.

15.12. ПОЛЕВЫЕ ОПЫТЫ В ПИТОМНИКАХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР

Все выше изложенное рассматривалось в основном на примере полевых культур сплошного сева. Полевые опыты в питомниках овощных культур, растения в которых выращиваются с большой площадью питания, и

тем более плодовых и ягодных культур, имеют свою специфику. Она состоит главным образом в том, что отрицательные эффекты, описанные выше, здесь ослаблены или вообще отсутствуют. Вместе с тем имеют место другие отрицательные стороны опытов с такими культурами.

Среди овощных культур немало культур сплошного сева (морковь, свекла, редис, петрушка и т. д.), у которых при испытании селекционных образцов возникают те же проблемы, что и у аналогичных полевых. Прореживание ослабляет, но не снимает взаимовлияния отдельных растений в популяции. Очевидно, оно меньше выражено при испытании потомств элитных растений в случае достаточно широких межделяночных дорожек, прежде всего потому, что высота этих растений меньше, чем у многих других, например злаков, а значит, меньше возможностей взаимного затенения.

Влияние дорожки также сказывается на объективности оценок, прореживание его существенно ослабляет. У культур с большой площадью питания и индивидуальным размещением растений на площади (томаты, капуста, тыквенные и др.) указанные выше отрицательные эффекты могут вообще отсутствовать.

Итак, чем больше площадь питания индивидуальных растений овощной культуры, тем меньше выражены взаимовлияние образцов и отдельных растений, соответственно меньше краевой эффект.

Огородная почва более плодородна, чем полевые земли, и это уменьшает модификационное варьирование у овощных культур, что ведет к увеличению точности опыта. В том же направлении действует и полив (если он равномерный).

Это, конечно, не значит, что проблема низкой точности отсутствует, просто она менее острая.

При ведении селекции в закрытом грунте модификация может быть связана с неравномерной освещенностью. Современные теплицы ее устраняют, но не полностью.

15.13. ПОЛЕВЫЕ ОПЫТЫ ПРИ СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ И ЯГОДНЫХ КУЛЬТУР

В селекции плодовых и ягодных культур краевые эффекты и взаимовлияние практически не играют никакой роли (разве что в селекции земляники). Но большие размеры растений и задержка плодоношения, связанная с многолетностью, порождают другие проблемы. В ходе испытания потомств отобранных растений у плодовых культур рассматривают отдельные деревья (это могут быть и испытания элитного растения путем прививок почек или черенков на скелетообразователь — форму, ускоряющую плодоношение). Достаточная точность в данном случае исключается, тем более что пестрота почвенного плодородия связана здесь не только с пахотным слоем, но и с ниже расположенными горизонтами. Мощное распространение корневых систем, возможно, сглаживает различия (остается открытым вопрос о взаимодействии корневых систем разных образцов).

Выращивать сразу несколько потомков отобранного сеянца невозможно из-за трудоемкости.

Учету урожая могут помешать поздние весенние заморозки, от которых гибнут репродуктивные органы. Представление об урожайности того или иного родоначальника может дать урожай достаточно взрослого дерева в течение ряда лет, т. е. испытание затягивается. Повторность у крупногабаритных культур (яблоня, груша и т. д.) может быть по экономическим соображениям введена только на этапе заключительного испытания — в элитном саду. Облегчает ситуацию то обстоятельство, что сильной дифференцировки потомств по урожайности часто не наблюдается, а на первый план выступают другие свойства: зимостойкость, скороплодность, лежкость, вкусовые качества и т. д.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. В чем заключается отличие полевого опыта в селекции растений от других агрономических опытов?
2. В каких звеньях селекционного процесса особенно ярко проявляется специфичность полевого опыта?

3. Что такое точность опыта и в чем удобство применения этого статистического показателя в селекционном процессе?
4. Каковы факторы, влияющие на величину ошибки опыта?
5. Что понимается под достоверностью опыта? На каких принципах опытного дела она основывается?
6. Что такое принцип единственного различия?
7. Раскройте сущность принципа типичности в полевом опыте.
8. Каковы объективные причины, приводящие к нарушению соблюдения принципов опытного дела в первичных звеньях селекционного процесса?
9. Что такое краевой эффект, каковы причины его возникновения?
10. Какие факторы ограничивают использование рандомизированного размещения вариантов опыта в селекционном процессе?
11. В чем отличие методики опытного дела в селекции плодовых культур от культур сплошного сева?

СЕЛЕКЦИОННЫЕ ОЦЕНКИ

16.1. МЕСТО И ВРЕМЯ ПРОВЕДЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННЫХ ОЦЕНОК

Изучение селекционных образцов, а при отборе в популяциях изучение отдельных растений, состоит в оценке их признаков и свойств.

Оценки ведут во всех звеньях селекционного процесса, кроме питомника гибридизации, задача которого — получение гибридных семян — решается скрещиванием уже изученных форм. В виде исключения могут быть приняты во внимание признаки и свойства родительских форм, наблюдаемые в самом питомнике.

Оценки ведутся как на вегетирующих растениях, так и после уборки, на различных фонах. Они проводятся как органолептически, так и с помощью различных приборов, устройств, иногда довольно сложных, охватывают разнообразные признаки и свойства растений. О многообразии способов и видов оценок дает представление их классификация.

Селекционные оценки можно классифицировать по:

- месту их проведения;
- фону, на котором они проводятся;

- способам получения информации;
- средствам, с помощью которых эта информация добывается;
- признакам и свойствам, которые они оценивают.

По месту проведения оценки подразделяются на полевые и лабораторные. **Полевые оценки** проводят в поле, на плантации овощных и ягодных культур, в саду, в теплице, фитотроне, ростовых камерах (см. цв. вкл., ил. 15). Это оценки вегетирующих растений или уже завершивших вегетацию, но еще не убранных. Например, оценка устойчивости к осыпанию у зерновых культур при перестое созревшего посева «на корню». К полевым также относятся:

- оценки длины вегетационного периода и отдельных его частей — межфазных периодов, путем фиксации дат наступления фенофаз;
- часть оценок устойчивости к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам (есть и лабораторные методы таких оценок);
- оценки свойств, обуславливающих технологичность выращивания и уборки (хотя и здесь имеются лабораторные методы).

Лабораторные оценки проводят в помещении (см. рис. 16.1). Как правило, их ведут на «мертвом» материале или находящемся в состоянии покоя (например, на семенах), но иногда это «живой», растущий материал (например, прорастающие семена). К лабораторным относятся оценки урожайности и элементов ее структуры; качества продукции, ради которой выращивается культура, а иногда — некоторых свойств, упомянутых в перечне полевых оценок.

Наконец, имеется группа оценок, которые в равной мере ведутся и в поле, и в лаборатории (**лабораторно-полевые оценки**), речь идет об описании морфологических, а иногда и анатомических особенностей селекционных образцов. Например, у злаков особенности куста (компактный, раскидистый), листовых пластинок (широкие, узкие, опушенные, неопушенные) и другие признаки вегетативных частей описывают в поле, а форму зерна, особенности соцветия — в лаборатории (некоторые особенности соцветия удобно описывать в поле, например степень поникания колосьев).



Рис. 16.1

Оценка селекционного материала в лабораторных условиях

16.2. ФОН ПРОВЕДЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННЫХ ОЦЕНОК

Фон, на котором проводятся оценки, может быть различным. Имеются в виду не столько различия в агротехнике, хотя и они имеют значение (например, испытания на интенсивном и обычном фоне выявляют различия в реакции сортов на улучшение условий возделывания), сколько фоны, резко отрицательно влияющие на жизнедеятельность

растений. На **естественном фоне** выращивания растения часто не складываются условия, позволяющие оценить селекционный материал на устойчивость к вредоносным абиотическим и биотическим факторам. Поэтому специально создаются провокационные и инфекционные фоны.

Провокационные фоны выявляют устойчивость к абиотическим факторам: недостатку или избытку влаги в почве, высокой кислотности почвы, ее засолению, чрезмерно высоким и низким температурам и т. д. (см. цв. вкл., ил. 16).

Приемы создания неблагоприятных абиотических условий — провокационных фонов — многообразны и большей частью связаны с уже существующими в природе условиями, в которые селекционер помещает испытываемые образцы.

Неблагоприятные условия создаются искусственно: промораживают растения или их части в морозильных камерах, помещают их на защищенные от атмосферных осадков участки («засушники»). Чтобы испытать образцы на солеустойчивость, высевают селекционный материал на засоленном участке, на устойчивость к кислой почве — на участке с низким pH.

Иногда искусственно усиливают действия природных факторов, например счищают снег, чтобы испытать образцы озимой пшеницы на устойчивость к морозам. Или, напротив, наращивают снежный покров, чтобы повысить температуру и заставить растения вегетировать в условиях, когда фотосинтез невозможен, трата органического материала невозполнима и растения становятся добычей патогенов, которые в обычных условиях не могут нанести существенного вреда.

Инфекционные фоны связаны с искусственным заражением посева болезнями, приемы заражения чрезвычайно многообразны и зависят от особенностей возбудителей болезней. Для оценки устойчивости к патогену, передающемуся растению через почву, можно просто использовать участок, на котором культура длительно и беспрерывно высевалась, соответственно паразит уже накопился. Такой прием используют в селекции пшеницы, льна, клевера и других культур для оценки устойчивости к корневым гнилям,

в селекции крестоцветных — для оценки устойчивости к киле и т. д.

Инокулюм (заразное начало) также готовят искусственно и применяют различные способы заражения в зависимости от природы патогена:

- опыление посева спорами в смеси с наполнителем (тальком, мукой) — заражение пшеницы бурой ржавчиной;
- опрыскивание суспензией спор — заражение сеянцев яблони мучнистой росой;
- нанесение инфекционного начала на поверхность органа — перемешивание семян пшеницы со спорами твердой головки; то же, но во внутрь органа — спор пыльной головки внутрь цветка ячменя или пшеницы;
- введение инокулюма непосредственно в ткани растения — заражение вирусами путем втирания сока, полученного от больного растения, или передача вирусной инфекции с помощью насекомых — вирусоносителей.

Применяют также посев восприимчивых форм — растений-накопителей инфекции — вместе с испытываемым материалом для более быстрого распространения болезни, например при заражении пшеницы бурой ржавчиной или пшеницы и ячменя — пыльной головней.

Инфекционные фоны могут сочетаться с провокационными, создающими наиболее благоприятные условия для заражения. Например, семена пшеницы, зараженные спорами твердой головки, высевают в возможно ранние сроки и на большую, чем обычно, глубину. Семена при этом прорастают медленно, и паразит успевает внедриться в ткани молодого растения. Снежной плесенью озимые злаки заражают, раскладывая в посеве резку соломы пораженных растений, а зимой искусственно наращивают снеговой покров, чтобы спровоцировать выпревание посевов.

16.3.

ПРЯМЫЕ И КОСВЕННЫЕ ОЦЕНКИ

Прямая оценка — это непосредственная оценка изучаемого признака или свойства. Урожайность определяют взвешиванием, содержание белка — химическими методами (осаждая белок и определяя содержание азота в

осадке по Кьельдалю или прямо определяя содержание азота и пересчитывая его в содержание белка с помощью определенного коэффициента) и т. д.

Косвенная оценка предполагает оценку показателя, связанного с изучаемым свойством корреляционной зависимостью.

Естественно, что прямые оценки объективнее косвенных, а соответствие их в большинстве случаев неполное. Так, коэффициент корреляции между хлебопекарными свойствами сортов, определенными прямым путем (выпечкой хлеба) и косвенным (показателем седиментации — толщиной осадка, полученного после взбалтывания навески муки в растворе молочной кислоты), составляет в среднем 0,70. Иногда прямая и косвенная оценки практически совпадают. Например, оценка содержания крахмала в клубнях картофеля биохимическим путем и путем определения удельной массы клубня (чем больше удельная масса, тем больше содержание крахмала) дают одни и те же результаты. Но это довольно редкие случаи. Поэтому в качестве основного недостатка косвенных оценок нужно признать их недостаточное соответствие прямым.

В то же время косвенные оценки имеют ряд преимуществ, благодаря которым их нередко используют в селекционном процессе вместо прямых. Так, если в данном сезоне отсутствовало повреждение растений неблагоприятными абиотическими факторами и прямая оценка устойчивости к ним оказалась невозможной, можно воспользоваться косвенными оценками. Например, зима была теплой и прямая оценка морозостойкости в поле оказалась невозможной. В этом случае у зерновых культур можно воспользоваться определением процента гибели проростков в чашках Петри после их промораживания в морозильнике, а у плодовых культур — определить электропроводность веток, которая дает представление об их морозостойкости.

Часто селекционер прибегает к косвенным оценкам из-за недостатка материала, необходимого для проведения прямых оценок. Такие случаи относятся почти исключительно к оценке качества продукции. Так, на выпечку

хлеба для оценки хлебопекарных достоинств сорта нужно не менее 1 кг зерна, для анализа описанным выше методом седиментации достаточно 2...5 г. Таким образом, седиментацией можно проводить оценку содержания и качества белка, судить о хлебопекарных свойствах муки уже в ранних звеньях селекционного процесса, где урожай с делянки очень невелик. То же самое можно сказать об оценке хлебопекарных свойств ржи по «числу падения», для определения которого достаточно 2 г размолотого зерна.

Косвенные оценки часто выгодно отличаются от прямых быстротой проведения. Чтобы осуществить прямую оценку хлебопекарных качеств зерна пшеницы, нужно, не считая времени «отлежки» зерна и муки, около четырех часов (помол, замес теста, брожение, подъем теста, «перебивка» его, повторный замес, «расстойка», вторичный подъем, формовка, выпечка и сама оценка). Анализ методом седиментации требует всего несколько минут. Определение содержания масла в семянках подсолнечника биохимически по Сокслету — длительная операция, а косвенный метод, основанный на ядерно-магнитном резонансе, позволяет это сделать за считанные секунды.

Косвенные оценки иногда проще и дешевле в исполнении, чем прямые. Например, куда проще определить удельную массу клубней картофеля (по погружению в растворах соли разной концентрации), чем проводить довольно сложный химический анализ. Это почти то же самое, что и экономия времени и средств.

16.4. ОРГАНОЛЕПТИЧЕСКИЕ И ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫЕ СЕЛЕКЦИОННЫЕ ОЦЕНКИ

Органолептические оценки не требуют никакого оборудования, в них участвуют только органы чувств селекционера. Чаще всего это глазомерные оценки, но есть примеры участия и других органов чувств. При селекции розы масличной, из которой получают масло, применяемое в парфюмерии, применяют «понюхивание»: по интенсивности запаха можно судить о содержании масла. «Качест-

во» и сила запаха важны при оценке многих декоративных культур. При отборе элитных растений тяжесть колоса говорит о его продуктивности.

Особое место занимают дегустационные оценки, основанные на характеристике вкуса, запаха, внешнего вида пищевых продуктов, получаемых из различных селекционных образцов. На разных этапах селекции их может вести отдельный селекционер, а на заключительном этапе это делается, как правило, комиссией. Образцы под номерами без расшифровки предлагаются каждому члену комиссии для дегустации. Здесь, конечно, существует проблема нестандартного вкуса, когда кто-либо из членов комиссии ставит оценки, резко отличающиеся от оценок других членов. Некоторые продукты, требующие особенно квалифицированной оценки (чай, кофе, вина, табак), оценивают специалисты-дегустаторы.

Селекционные оценки классифицируются также по используемому для их выполнения оборудованию.

Ряд селекционных оценок проводится с помощью **инструментальных методов**. Оценки содержания ценных или, наоборот, вредных веществ в селекционных образцах ведут с помощью количественного или качественного химического анализа. Содержание белка определяют по Кьельдалю количественно, как было сказано, содержание алкалоидов в люпине, которые делают его непригодным в качестве корма, каннабиноидных (наркотических) соединений в конопле определяют по интенсивности окрашивания специальными реактивами.

В современной селекции для оценок используются многочисленные приборы и устройства, от простых до очень сложных. Например, прочность соломины как показателя устойчивости к полеганию, можно оценить на простейшем приборе. В основе метода лежит сопротивление соломины на изгиб, которое фиксируется механически указателем на шкале. Подобные приборы существуют и для определения упругости и прочности волокна прядильных культур, твердозерности зерна пшеницы (твердозерность — положительное свойство, связанное с хлебопекарными достоинствами муки).

Существуют достаточно сложные приборы для определения содержания различных веществ как прямым химическим анализом, так и косвенными методами. Выше уже говорилось об использовании ядерно-магнитного резонанса для определения содержания масла в семенах масличных культур — в основу метода положена различная скорость атомов водорода в разных средах. Прибор был создан во Всероссийском институте масличных культур и позволил существенно интенсифицировать селекционный процесс масличного подсолнечника.

Широкое распространение получили приборы, основанные на отраженных спектрах инфракрасного облучения, которые дают возможность оценить содержание белка, жира, клейковины и отдельных химических элементов в зерне благодаря специфичности их спектров. Для аналогичной цели предлагаются методы с использованием спектров наведенной радиации при радиоактивном гамма-облучении и облучении нейтронами. Но эти методы требуют сложной защиты от радиации, дистанционной передачи исследуемого материала и источников радиоактивного излучения, что ограничивает их применение в селекции.

Вместе с тем созданы устройства, позволяющие автоматизировать работу по определению содержания белка классическим методом Кьельдаля, которые нашли широкое применение в селекции, речь идет о системах «Техникон», «Кьельфос» и др.

Значительное место в селекционных оценках занимает оценка кормовых достоинств культур, селективируемых для целей кормопроизводства. Создаются приборы, тестирующие питательную ценность кормов без определения их химического состава. Один такой прибор под названием «искусственный рубец» имитирует процессы, происходящие в этом отделе желудка жвачных. В нем имеется раствор, аналогичный желудочному соку, в который помещают навеску анализируемого корма. По изменению химического состава содержимого прибора после определенной экспозиции судят о переваримости продукции данного селекционного образца.

Для некоторых культур существуют разные приборы, на которых ведется оценка качества продукции с различных сторон. У пшеницы оценивается качество клейковины на приборе ИДК. На шарик клейковины давит груз определенной массы, и фиксируется ее упругость. Слабая клейковина не может дать хорошего хлеба. На фаринографе оцениваются свойства муки при замесе теста. Навеска помещается в камеру, доливается расчетное количество воды и производится замес вращающимися лопастями. Сопротивление при замесе передается на самописец, который вычерчивает фаринограмму. Сначала сопротивление возрастает — происходит замес, затем наблюдается стабилизация (кривая выходит на плато), а потом тесто начинает разжижаться (нисходящая ветвь). Для пшеницы с хорошими хлебопекарными качествами характерно длительное время замеса и позднее разжижение.

Испытание на альвеографе дает представление о способности клейковины удерживать образующийся при брожении углекислый газ, от чего зависит пористость мякиша испеченного хлеба. Принцип работы прибора заключается в том, что под блин из муки испытываемых образцов подводится сжатый воздух. Блин раздувается, пока не лопнет. Самописец вычерчивает альвеограмму, которая показывает газодерживающую способность клейковины. Работа по деформации теста оценивается в джоулях, чем она больше, тем выше качество муки.

Для ряда культур широко применяются селекционные оценки, сделанные с помощью уменьшенных копий оборудования, которое используется в промышленности при переработке первичных продуктов растениеводства: легкость помола зерна оценивают на вальцовых мельницах, прядильные качества волокна — на прядильных станках и т. д.

16.5.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОЦЕНОК

Оценить содержание в белке лизина (незаменимой аминокислоты) можно на аминокислотном анализаторе, сложном и дорогом приборе, или использовать для этой цели культуру молочнокислых бактерий. Количество

накопившейся молочной кислоты определяют титрованием, оно пропорционально содержанию лизина в образце.

Биологический метод позволяет определить питательную ценность корма, скармливая его подопытным животным, т. е. прямым путем. Хотя существуют карликовые свиньи, коровы, лошади (по понятным причинам оценку на животных нормального роста проводить сложно), для анализа, как правило, используют лабораторных крыс и мышей. По окончании эксперимента не только оценивают привес, но и содержание азота (белка), предварительно умертвив подопытных животных. Для того чтобы сделать анализ максимально точным, используют животных одного помета и для опытной, и для контрольной (скармливание продукции стандартного сорта) группы. Оценка скармливанием обходится дорого, и к ней прибегают на самом последнем этапе селекции и только для выдающихся образцов.

16.6.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА

К селекционным оценкам можно отнести и оценку электрофоретических спектров запасных белков семян (у пшеницы это глиадины, у ячменя — гордеины, у кукурузы — зеины и т. д.), и оценку с помощью молекулярных маркеров. В ряде случаев это возможно, так как установлена связь между этими характеристиками и хозяйственно ценными свойствами.

16.7.

КЛАССИФИКАЦИЯ СЕЛЕКЦИОННЫХ ОЦЕНОК ПО ХАРАКТЕРИЗУЕМЫМ СВОЙСТВАМ

Селекционные оценки можно классифицировать по свойствам, которые они должны характеризовать. Это, собственно, те характеристики, которыми должен обладать сорт: урожайность и ее структура, продолжитель-

ность вегетационного периода и его частей, технологичность возделывания и уборки, устойчивость к неблагоприятным абиотическим условиям, устойчивость к болезням, вредителям, растениям-паразитам, качество продукции. К этому нужно добавить оценки морфологических особенностей образцов, а также некоторых индексов.

Морфологические оценки, не связанные с перечисленными свойствами, делаются главным образом на заключительном этапе оценки потомств отобранных растений. Они нужны для идентификации сорта в случае его патентоспособности и для суждения о чистосортности посева, основанной на учете примесей в посеве сорта, которые можно распознать по морфологическим отличиям. Так, для многих культур (пшеницы, ячменя, проса и т. д.) обязательно определение разновидности. Устанавливают также более мелкие, сортовые признаки. Эти оценки необходимы при описании сорта в случае передачи его на государственное сортоиспытание.

16.8. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ИНДЕКСЫ

Индексы представляют собой расчетные оценки и в основном это отношение двух показателей. Часто у зерновых злаков рассчитывают так называемый хозяйственный коэффициент (уборочный индекс) — отношение массы зерна к общей биомассе на момент уборки. Он характеризует выход зерна из общей массы скошенного посева. У короткостебельных сортов этот индекс значительно выше, чем у длинностебельных.

Индексом является соотношение длины и ширины зерна у ячменя как одна из характеристик пивоваренных качеств. Для пивоваренных сортов характерно более широкое зерно, чем для кормовых. Плотность колоса — число члеников колосового стержня, приходящееся на единицу его длины, — также можно причислить к разряду индексов. Отношение высоты и ширины плодов яблони характеризует их форму.

Чаще всего индексы рассчитываются на заключительных этапах испытания, чтобы получить дополнительные

характеристики сорта. Они могут иметь хозяйственное значение (например, уборочный индекс) или давать представление о морфофизиологических особенностях образца, нередко связанных с его хозяйственными свойствами (количество волосков на 1 см² листовой пластинки у пшеницы характеризует устойчивость к красногрудой пьявице — чем оно больше, тем устойчивее образец).

16.9.

ПРАВИЛА ПРОВЕДЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННЫХ ОЦЕНОК

При проведении селекционных оценок нужно придерживаться определенных методик и правил, особенно на заключительных звеньях селекционного процесса. Указывается размер пробных площадок или число растений, служащих для оценки того или иного признака, фаза, в которую следует проводить оценку, части растений, по которой эту оценку ведут. Приведем ряд примеров. Устойчивость к мучнистой росе у пшеницы оценивается в начале выхода в трубку в двух несмежных повторениях, которые берутся потому, что существует больше шансов охватить особенности почвенной пестроты в пределах площади, занятой питомником или сортоиспытанием, чем при оценке в смежных повторениях. У картофеля учет поражения болезнями — ризоктониозом, черной и белой ножкой, раком, вирусами и т. п. — ведут по растению. Поражение клубней во время вегетации учитывают перед уборкой, а перед посадкой анализ повторяют.

Оценки могут быть связаны не с определенной фазой, а с состоянием посева после воздействия на него того или иного повреждающего фактора. Устойчивость к полеганию оценивают после сильного дождя и ветра, вызвавших полегание, устойчивость к злаковой тле — в случае ее массового размножения и т. д. При этом после уже проведенной оценки часто проводятся повторные, например зимостойкости после поздних заморзков, полегания после обильных осадков и сильных ветров.

Какую-либо оценку в пределах питомника или хотя бы в пределах повторения должно проводить одно лицо, чтобы исключить различия в субъективном подходе разных работников.

Оценку питомника желательно проводить в одни и те же часы. Освещение солнцем может создавать эффекты, смещающие результаты, и особенно это относится к определению фенофаз. В течение дня фаза может проявиться, тогда как утром ее еще не было; угол, под которым солнечные лучи падают на растения, может по-разному выявлять фазу, признак.

В ранних звеньях селекционного процесса при нехватке времени могут не производиться даже ежедневные наблюдения за развитием растений: фенофазы проставляются задним числом, при этом ориентируются на состояние растений (вчера, позавчера).

16.10. СТАНДАРТНЫЕ МЕТОДИКИ ОЦЕНОК

Стандартные методики оценок применяют на заключительных этапах селекции. В ранних звеньях селекционного процесса используют упрощенные методы оценок из-за малой площади делянок, отсутствия в некоторых питомниках повторности и многочисленности образцов. Для лабораторных оценок существуют методики, в которых, в частности, указывается аналитическая повторность, т. е. число параллельных анализов одного и того же образца.

16.11. СПОСОБЫ ВЫРАЖЕНИЯ ОЦЕНОК

Оценки выражают по-разному. Это могут быть даты наступления фенофаз, какие-нибудь мерные показатели в системе СИ: длина, масса, объем и т. д.; проценты или миллиграмм-проценты содержания какого-либо вещества или процент погибших в результате плохой перезимовки растений или процент пораженных растений (например,

пыльной головней). Это могут быть условные единицы и баллы, последний вариант особенно употребителен. Так, процент перезимовки растений может быть заменен баллом перезимовки, который определять значительно проще. Полегание оценивается только в баллах. Применить какой-нибудь мерный параметр, например угол наклона растений, очень сложно или даже невозможно. Простейшая оценка — трехбалльная. Она чаще всего выражается словесно: сильно, средне, слабо. Например, «сильное поражение» какой-либо болезнью, «слабая устойчивость» к полеганию. Часто применяется пятибалльная шкала — от самой слабой устойчивости к полеганию до самой сильной.

Балльные градации у разных специалистов, участвующих в селекционной работе, могут не совпадать. Так, в фитопатологии применяют шкалу, в которой нулевой балл означает полную устойчивость к болезни (иммунитет), а балл 5 — полную восприимчивость.

Стремясь к единообразию, ВИР предложил универсальную девятибалльную шкалу, в которой 1 балл означает самую низкую оценку, а 9 — самую высокую. Например, 1 — сильное полегание, 5 — полегание средней степени, 9 — полная устойчивость к полеганию. Применительно к оценке устойчивости к болезни это будут полная восприимчивость, средняя устойчивость, иммунитет.

При оценке устойчивости к болезни можно так характеризовать каждый балл:

1 — очень сильное поражение (полная восприимчивость);

2 — сильное поражение;

3 — поражение между сильным и средним, ближе к сильному;

4 — поражение между средним и сильным, ближе к среднему;

5 — среднее поражение;

6 — поражение между средним и слабым, ближе к среднему;

7 — поражение между слабым и средним, ближе к слабому;

8 — слабое поражение;

9 — отсутствие поражения (иммунитет).

Понятно, что чрезмерная дробность далеко не всегда удобна. Поэтому девятибалльная шкала может быть преобразована в пятибалльную и даже трехбалльную. Для того чтобы эти шкалы были совместимы, для пятибалльной шкалы используют баллы 1, 3, 5, 7, 9, для трехбалльной — 2, 5, 8 (девятибалльная шкала разделена на три части: 1–2–3; 4–5–6; 7–8–9, и из каждой части взят средний балл).

Совместимость шкал позволяет сводить воедино данные, полученные разными учреждениями и селекционерами. В ВИРе по многим культурам изданы классификаторы, в которых универсальная оценка расписана по всем признакам и свойствам, в том числе и по морфологическим признакам.

В странах Западной Европы действует аналогичная шкала Фекаса.

Оценки могут быть чисто описательного характера, когда требуется отметить какой-либо специфический признак или свойство сорта. Например, параметрические (численные) оценки могут быть сделаны с различной точностью, которая зависит от пестроты почвенного плодородия, размера делянки, площадки, пробы, повторности. В меньшей степени — от точности прибора и вообще от разрешающей способности лабораторного анализа. Эти вопросы изложены в специальных руководствах, здесь же укажем на самые общие принципы, необходимые для работы селекционера.

Точность лабораторной оценки должна соответствовать точности полевой оценки. Бесполезно увеличивать точность первой, если вторая низкая.

На основе имеющегося опыта устанавливается, с какой точностью определять тот или иной показатель в том или ином звене селекционного процесса. Ясно, что при взвешивании урожая в конкурсном сортоиспытании нужно использовать более грубые весы, чем при взвешивании материала селекционного питомника (это определяется количеством зерна или иной продукции).

16.12.

СИСТЕМА СЕЛЕКЦИОННЫХ ОЦЕНОК

Все оценки в селекционном процессе составляют определенную систему. Для каждого звена устанавливается набор оценок, их точность, методы, приборы или иное оборудование. При испытании потомств элитных растений от ранних к поздним звеньям растет их число, точность в биометрическом смысле (см. «Полевой опыт в селекции растений»), если это численные параметры, и дробность, если это иные градации. В коллекции тоже желателен достаточно широкий набор растений, а при отборе растений-родоначальников (во всяком случае, у зерновых культур) по необходимости проводятся только единичные и довольно грубые оценки.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что такое селекционные оценки?
2. Как классифицируются селекционные оценки по месту и времени их проведения?
3. Классификация селекционных оценок по применяемому оборудованию.
4. Какие характеристики селекционного материала оценивают исключительно в поле, в лаборатории?
5. Какие характеристики сорта можно оценить в равной мере в поле и в лаборатории?
6. На каких фонах ведут селекционные оценки? Их суть, преимущества и недостатки.
7. Какие агротехнические приемы используют для оценки селекционного материала на устойчивость к полеганию?
8. Что такое инфекционный фон?
9. Каковы приемы заражения селекционного материала болезнями в зависимости от их возбудителей?
10. Что такое прямые и косвенные оценки? В чем их преимущества и недостатки?
11. В чем суть биологических методов оценок? В каких случаях их используют?
12. В каких звеньях селекционного процесса используют упрощенные, а в каких стандартные методики оценок селекционного материала?
13. Каковы основные правила проведения селекционных оценок?
14. В каких единицах выражают результаты селекционных оценок?
15. В чем сущность системы селекционных оценок?

ПОЛУЧЕНИЕ ВАЖНЕЙШИХ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ СВОЙСТВ В ХОДЕ СЕЛЕКЦИИ

Селекция ведется на многие признаки и свойства. Естественно, что все эти признаки и свойства неравноценны. Среди них особо важное значение имеют:

- урожайность;
- продолжительность вегетационного периода;
- технологичность;
- устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам;
- устойчивость к вредным организмам;
- качество продукции.

Селекцию на определенное свойство иногда называют направлением селекции. Однако лучше этот термин сохранить для обозначения селекции на различное использование продукции селектируемой культуры. Так, ячмень может выращиваться на кормовые цели, для использования в качестве крупы, для пивоварения. Горох может быть укосным (зеленая масса на корм), зерно кормовым и продовольственным. Капуста предназначена для квашения или для употребления в свежем виде. Виноград подразделяется на столовые, винные и кишмишные сорта и т. д.

Селекция ведется на весь комплекс признаков и свойств. Но в различных регионах мира для конечного продукта важны определенные признаки и свойства, которые должны стать доминирующими. Так, для Кубани при селекции озимой пшеницы особенное внимание обращается на устойчивость к различным видам ржавчины, которая здесь способна погубить треть и более урожая. Селекция на устойчивость к ржавчине и на хлебопекарные качества зерна характерны для селекции пшеницы в Канаде. Для аридных районов земного шара особое значение имеет селекция на устойчивость к засухе (юго-восток европейской части России, южные регионы Западной и Восточной Сибири, страны Ближнего Востока, обширные территории Северной и Южной Америки, Африки, Австралии). Для районов с кислыми почвами нужны сорта, устойчивые к повышенной кислотности. Этот перечень можно было бы продолжить, так как условия в разных регионах различны и соответственно различны и основные признаки, а также свойства сортов для возделывания в этих условиях.

Особенности селекции на определенное свойство складываются из значения этого свойства для определенной территории, растительных ресурсов, представляющих исходный материал для селекции, генетики свойства, технологии селекции, тесно связанной с исходным материалом и генетикой. Технология включает:

- способы создания популяций для отбора;
- виды скрещивания (гибридизация используется практически во всех случаях);
- способы отбора;
- особенности оценок.

Этой схеме мы будем придерживаться при дальнейшем изложении, выделяя по преимуществу специфические особенности селекции на то или иное свойство.

В сущности, есть только два основных свойства, определяющих ценность сорта, — урожайность и качество продукции. Все остальные оказывают на них влияние и могут рассматриваться как их составляющие. Понятно, что засухоустойчивый сорт в условиях нехватки воды даст

большой урожай, чем сорт, не устойчивый к засухе. То же можно сказать о сорте, устойчивом к болезни в условиях эпифитотии, или о сорте, не устойчивом к какому-либо вредителю в условиях массового заселения посевов этим вредителем. Здесь возможна и значительная потеря качества: пшеница, пораженная ржавчинными и головневыми болезнями, не может дать хорошей муки, а то и вовсе непригодна для хлебопечения. Поражение клопом-черепашкой резко снижает хлебопекарные качества. Яблоня, пораженная паршой, теряет товарный вид плодов. Лен-долгунец не может дать хорошего волокна, если его посевы поражены болезнями. Но урожайность и качество продукции существуют и сами по себе в виде потенциальных характеристик сорта. Указанные отрицательные факторы не дают им реализоваться в полной мере.

Есть еще одно основное свойство при селекции всех культур, которое может рассматриваться как самостоятельное. Это технологичность, определяющая технические условия выращивания и уборки (удобство) и с которой могут быть связаны потери урожая и качества. Самый наглядный пример: полегшая пшеница снижает урожай и проигрывает в качестве.

17.1.

СЕЛЕКЦИЯ НА УРОЖАЙНОСТЬ

Селекция на урожайность присутствует во всех селекционных программах (в селекции декоративных культур — не всегда). Даже если не ставится цель повысить этот показатель, необходимо удерживать его на уже достигнутом уровне — уровне стандарта.

Примеры получения высочайших урожаев в самых благоприятных для выращивания культуры условиях широко известны. Так, в условиях искусственного климата получали урожаи пшеницы до 20 т/га. Это так называемая **потенциальная урожайность**. Понятие это не слишком определенное, потому что всегда есть возможность превзойти ее, в то же время очевидно, что имеется предел, который заведомо превзойти нельзя. Но в условиях сельскохозяйственного производства потенциальная

урожайность не может полностью реализоваться из-за неблагоприятных условий вегетации и недостатков агротехники.

Обычно, чем выше потенциальная урожайность сорта, тем выше и **реальная**. Исключение составляет случай, когда в силу низкой устойчивости к какому-либо отрицательному фактору сорт с большей потенциальной урожайностью уступит конкуренту из-за того, что последний более устойчив. Поэтому селекция на высокую реальную урожайность чаще всего является селекцией и на высокую потенциальную урожайность.

В редких случаях можно пожертвовать частью урожая в пользу качества продукции, поскольку эти свойства большей частью связаны отрицательной корреляцией.

При резко выраженных отрицательных факторах на первое место выдвигается селекция на устойчивость, которая во многом определяет урожай. Существует деление на **интенсивные** и **экстенсивные сорта**. Первые дают высокие урожаи в благоприятных условиях, но часто резко снижают их в условиях различных стрессов. Вторые более устойчивы, но уступают интенсивным, если стрессы отсутствуют. Таким образом, уровень урожайности экстенсивных сортов по годам или в условиях различного агротехнического фона колеблется меньше, чем у интенсивных сортов, это свойство называется **стабильностью**. Селекция на стабильность ведется одновременно с селекцией на урожайность.

Селекцией созданы высокоурожайные формы различных культур, которые могут быть использованы как исходный материал. В то же время высокоурожайные формы, выведенные для одного региона, могут быть малопригодны для использования в качестве ИМ для селекции в других регионах. Например, высокоурожайные пшеницы Англии с ее мягким климатом и достаточным количеством осадков использовать в селекции в засушливых районах ради повышения урожайности не имеет смысла.

Урожайность контролируется множеством генов, именно вследствие этого она связана многочисленными корреляциями плейотропного характера со многими хозяйст-

венно ценными свойствами. Урожайность отрицательно коррелирует со скороспелостью, процентным содержанием многих ценных веществ и со многими видами устойчивости к отрицательным факторам как абиотического, так и биотического характера. Причина этих корреляций в ряде случаев известна. Скороспелые формы не могут конкурировать с позднеспелыми по накоплению биомассы просто потому, что последние располагают для этого большим временем. На создание единицы жира и белка требуется больше сахаров (первичных продуктов фотосинтеза), чем на создание единицы крахмала и других полисахаридов. Поэтому высокобелковые формы уступают в урожайности низкобелковым, у которых соотношение «белок — крахмал» сдвинуто в сторону крахмала. То же самое можно сказать о высокомасличных формах подсолнечника. Еще проще объясняется отрицательная корреляция сахаристости корней сахарной свеклы и их массы. Существуют даже два направления в селекции этой культуры — сахаристое и урожайное. В случае отрицательных корреляций «урожайность — устойчивость» природа их не столь очевидна. Можно полагать, что на создание устойчивости расходуется какое-то количество метаболитов.

Иногда приходится сталкиваться с преобладанием в регионе сортов определенной морфологии (и даже полным отсутствием других морфотипов). Так, для центра европейской части России характерны безостые белоколосые сорта яровой пшеницы разновидности Лютесценс. Такие же сорта высевают в Западной Сибири, в то время как в Восточной Сибири и на Урале преобладают красноколосые, а в южных регионах — остистые формы. Каковы физиологические причины связи окраски колоса и его остистости с уровнем урожайности — неясно. Можно предполагать, что дело здесь в различной адаптивности разновидностей к вредным абиотическим факторам. Во всяком случае остистость связывают с устойчивостью к засухе. Действительно, для Северного Казахстана с его аридным климатом характерны остистые сорта. Таким образом, связь урожайности с разновидностным составом сортов региона не прямая, а проявляется опосредованно, через устойчивость.

Создание высокоурожайных форм растений возможно различными путями. Полигенная наследуемость включает передачу отдельных генов высокой урожайности. Поэтому применяют обычную парную или ступенчатую внутривидовую гибридизацию, практически всегда сопряженную с задачей получения форм, отличающихся другими хозяйственно ценными признаками. Тут как раз и стоит задача ослабления указанных выше отрицательных корреляций. Мутагенез не столь существен в селекции на урожайность, хотя примеры высокоурожайных мутантов имеются. Полиплоидные формы могут быть более урожайными, чем диплоидные, и иметь определенное значение в селекции на урожайность. Выдающаяся роль в селекции на урожайность принадлежит созданию гетерозисных гибридов.

Говоря об отборе на высокую урожайность, повторим еще раз, что при этом контролируются и другие важнейшие характеристики, т. е. урожайность — сложнейшее свойство, результат взаимодействия большого комплекса признаков и свойств сорта. Невозможно вести плодотворную селекцию на повышенную урожайность без учета всех этих признаков и свойств на всех этапах селекционного процесса.

Стоит напомнить, что на ранних этапах селекционного процесса отбор у культур сплошного сева на урожайность невозможен. Он проводится по потомствам элитных растений, когда проявляются ценотические свойства семей, и достаточно надежен только на последних этапах селекции.

Урожайность оценивается прямым методом — взвешиванием продукции с делянок питомника или сортоиспытания. В экстремальных ситуациях возможна оценка методом пробных площадок, когда для определения урожайности берется не вся делянка, а ее часть. Эта часть делянки должна быть одинаковой с другими такими же, выделяемыми на других делянках, по площади, расположению и конфигурации.

Поскольку обычно различные образцы зерновых, крупяных и зернобобовых культур к моменту уборки имеют

различную влажность зерна, это не позволяет сравнивать их урожайность. В момент уборки берутся пробы зерна, по которым определяется содержание абсолютно сухого вещества взвешиванием до и после высушивания в сушильном шкафу. Для проб нужны емкости, исключающие потери влаги до высушивания. Производится пересчет урожайности на абсолютно сухое вещество, по которому и идет сравнение образцов. Естественно, что для плодов и овощей эта операция исключается.

Еще более простой способ заключается в том, что собранную продукцию оставляют в помещении на 3...4 недели, пока она не приобретет влажность, равновесную с воздухом, а затем взвешивают. В этом случае определяется воздушно-сухая масса, но сравнению образцов это не мешает. Различиями в гигроскопичности, связанной с различиями в химическом составе, пренебрегают, так как они очень малы.

Для кормовых трав при определении урожайности сена применяется метод пробного снопа. Делянка скашивается, и взвешивается зеленая масса. Из этой массы набирается сноп, взвешивается и подвешивается под крышей до достижения воздушно-сухой массы, после чего вновь взвешивается. Затем пересчитывают зеленую массу с делянки на воздушно-сухую массу.

17.2.

СЕЛЕКЦИЯ НА ОПТИМАЛЬНЫЙ ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД

Во всех селекционных программах присутствует селекция на оптимальную продолжительность вегетационного периода.

Продолжительность (длина) вегетационного периода зависит от климата местности, где ведется селекция, от культуры и от потребностей народного хозяйства. Вегетационный период яровых однолетних культур должен укладываться в промежуток от прекращения весенних заморозков, способных нанести существенный вред посеву или даже вызвать его гибель, до наступления первых осенних заморозков, прекращающих вегетацию и тем самым

вызывающих потери урожая и качества продукции. Для разных климатических условий этот период имеет различную продолжительность, но зависит также и от особенностей культуры. Пшеница способна переносить ранневесенние заморозки порядка -2°C , кукуруза при такой температуре погибает. Напротив, капустные (крестоцветные) могут переносить более низкие температуры, чем пшеница. Они и осенью могут продолжить вегетацию, когда для яровой пшеницы она невозможна.

Естественно, что в климатических условиях, не имеющих отрицательных весенних и осенних температур, они не могут ограничивать вегетационный период. Там возможны другие ограничения, например, наступление сухого сезона, когда вегетация прекращается из-за отсутствия доступной влаги. Наконец, климат может допускать вегетацию круглый год, и оптимальный вегетационный период определяется возможностью «втиснуть» в годичный цикл (он определяется сезонными явлениями, не позволяющими выходить с выращиванием культуры за его пределы) получение 2...3 урожаев однолетней культуры.

В умеренных широтах вегетационный период тоже не всегда ограничивается низкими температурами. Он может быть ограничен, как в Нижнем Поволжье, летней засухой, попадая в которую позднеспелые сорта зерновых культур дают низкий урожай шуплого зерна.

Необходимость создания скороспелых сортов для условий, когда более позднеспелые и более урожайные сорта вполне могли бы вызревать, обусловлена получением более ранней продукции. Особенно это относится к овощным культурам, но важно и для кормовых трав. Такие сорта необходимы и для того, чтобы в хозяйствах был выбор по скороспелости. Наличие таких сортов позволяет более длительное время использовать зеленый корм при кормлении животных, а также растянуть уборку и тем самым снять напряжение уборочной страды. Последнее относится больше всего к полевым культурам, высеваемым на больших площадях при большом насыщении ими севооборотов, но имеет значение и для овощных культур.

Для однолетних озимых культур наиболее существенным является весенне-летний период вегетации. Для овощных культур, выращиваемых через рассаду, наиболее важна часть вегетационного периода, которая протекает в открытом грунте. Оптимальный вегетационный период для сортов закрытого грунта определяется продолжительностью светового дня и соответственно необходимостью досвечивания. Что касается двулетних культур, то, помимо оптимального периода вегетации первого года, когда получают товарную продукцию, важно, чтобы на втором году вегетационный период обеспечивал высокий урожай высококачественных семян.

Относительно многолетних плодовых и ягодных культур применимо все, что сказано выше (зависимость оптимального вегетационного периода от климата, культуры, хозяйственных потребностей), но есть и существенные особенности: важно не столько начало весенней вегетации, сколько время цветения. Позднее цветение часто выгодно, так как снижает риск полной потери урожая из-за гибели очень чувствительных к низкой температуре репродуктивных органов, однако следствием такого цветения может стать позднее созревание плодов. Важно время потребительской спелости плодов. Оно должно обеспечить раннее созревание и своеобразный «конвейер», способствующий непрерывному поступлению свежих фруктов к потребителю. Речь идет о системе поступления на рынок всей плодоовощной продукции различных плодовых и ягодных культур в соответствии с особенностями времени созревания разных культур и разных сортов внутри культуры (летние, осенние и зимние сорта яблони и груши).

Для плодовых и ягодных культур важное значение имеет скороплодность — время вступления в плодоношение. Здесь также просматривается положительная связь между этим свойством и скороспелостью, по крайней мере, для плодовых культур.

У яблони и груши проявляется корреляция между сроками завершения вегетации и возможностями хранения в осенне-зимний, а также весенний период следующего

года: чем позднее завершается вегетация, сбрасывается листва, тем длиннее период послеуборочного хранения.

Время прекращения вегетации для плодовых и ягодных культур важно для вызревания древесины до наступления сильных морозов.

Иногда имеет значение соотношение отдельных частей вегетационного периода. Например, для яровой пшеницы, выращиваемой в Западной Сибири, нужны сорта, которые имеют продолжительный период кущения, который там совпадает с весенней засухой. Такие сорта «пережидают» ее в состоянии, когда ростовые процессы выражены слабо. Выход в трубку, означающий резкое усиление процессов роста, приходится на время летних дождей. Пшеницы Нижнего Поволжья, напротив, должны как можно скорее достичь фазы выхода в трубку, чтобы успеть завершить в основном налив зерна до наступления летней засухи, обычной в этом регионе.

Исходный материал для селекции на оптимальную длину вегетационного периода может быть привлечен из местности, для которой этот период является оптимальным, поскольку он формировался соответствующими климатическими условиями через народную селекцию, а в настоящее время — профессиональную.

Длина вегетационного периода — полигенное свойство, но есть отдельные гены, которые способны оказывать на нее сильное влияние. У пшеницы известны гены (Vrn1...Vrn4), которые обуславливают озимый или яровой тип развития. Озимый тип развития наблюдается тогда, когда все четыре локуса представлены гомозиготными рецессивами. Достаточно, чтобы в генотипе присутствовал хотя бы один доминантный аллель (пусть даже в составе гетерозиготы), чтобы форма оказалась яровой, т. е. способной колоситься при весеннем посеве. Чем больше таких аллелей окажется в генотипе, тем более скороспелым будет образец. Все это, конечно, проявляется на фоне полигенной системы, влияющей на длину вегетационного периода.

Ген Rpd, обуславливающий реакцию растений пшеницы на продолжительность светового дня, представлен дву-

мя локусами. Доминантные аллели делают пшеницу — длиннодневное растение — нечувствительной к действию короткого дня: вегетационный период ее на коротком дне не увеличивается. Такие фотонейтральные сорта нужны для возделывания культуры в районах, близких к экватору. Подобные гены есть и у ячменя. Считается также, что в генотипе злаков имеются и другие гены, вызывающие существенное изменение длины вегетационного периода.

Основной способ создания популяций для отбора на продолжительность вегетационного периода — внутривидовая гибридизация. Чаще всего пытаются добиться сочетания высокой урожайности и скороспелости, что, как отмечено выше, очень трудно сделать из-за обратной корреляции этих свойств. В случае олигогенной наследуемости могут быть применены насыщающие скрещивания сортов мутантного происхождения. Известны и позднеспелые мутантные сорта. Тетраплоиды обычно имеют более длинный вегетационный период, чем диплоиды. Отбор на скороспелость или, наоборот, на позднеспелость каких-либо особенностей не имеет, но нужно отметить высокую наследуемость этих свойств: модификационная изменчивость в отношении длины вегетационного периода и его частей невелика.

17.3.

СЕЛЕКЦИЯ НА ТЕХНОЛОГИЧНОСТЬ

Селекция на технологичность снижает затраты на выращивание и уборку сельскохозяйственных культур. В известной мере это самая интенсивно развивающаяся область современной селекции.

Технологичность обеспечивается различными признаками и свойствами. Так, многие полевые культуры склонны к полеганию. У злаков полегание может быть прикорневым, когда из-за слабого развития придаточной корневой системы растения под действием дождя и ветра выворачиваются с корнем, а также стеблевым, когда стебель перегибается у основания (см. цв. вкл., ил. 17). Полегание затрудняет механизированную уборку, что ведет

к потерям урожая. Кроме того, в полегшем посеве падает продуктивность фотосинтеза и, возможно, страдает перемещение метаболитов к органам запаса, ради которых выделяется культура. Разные культуры в разной степени страдают от полегания, что зависит от природы культуры и успехов селекции на технологичность. К примеру, сильно полегают лен-долгунец, рожь, ячмень, горох, который вообще имеет выющийся стебель, требующий опоры. Так называемые штамбовые формы, обладающие фасцированным утолщенным стеблем, обычно не подвержены стеблевому полеганию.

Потери урожая могут происходить вследствие осыпания. Сильно осыпаются овес, люпин, просо, горох. Осыпание также имеет различный характер: может осыпаться зерно злаков, если оно плохо удерживается цветковыми чешуями, зерно зернобобовых культур при растрескивании бобов и семена льна при растрескивании коробочек, у ячменя обламываются колосья.

У ряда культур потеря урожая и снижение качества продукции происходят из-за неравномерности созревания плодов и семян. Это связано с сильным ветвлением (гречиха, люпин, хлопчатник) и ярусностью (горох, бобы), что влечет за собой большой разрыв во времени цветения цветков разных порядков ветвления и разных ярусов. Так, у гороха нижние бобы начинают осыпаться в то время, когда верхние еще не созрели. С неравномерностью созревания связано и осыпание у гречихи. Особый случай представляет неравномерность наступления технической спелости у конопли (фазы, когда стебли дают наивысший урожай волокна наилучшего качества). Конопля — двудомное растение, мужские экземпляры (посконь) созревают раньше женских (матерка) на 30...50 дней, и по созревании их приходится выбирать ручную из посева.

Особенности архитектоники растений многих культур требуют уделить особое внимание селекции на технологичность. У ячменя это может быть сильное поникание колоса, верхушка которого может попасть в режущий аппарат комбайна, у кукурузы — слишком низкое прикрепление початков, у подсолнечника — слишком большие

различия по высоте растений в посеве, у картофеля — разбросанное гнездо клубней, у кормовой свеклы — разное погружение корня в почву, у капусты — различная длина кочерыг, у плодовых культур — слишком высокая крона. Все перечисленное затрудняет уборку и ведет к потерям урожая. У ряда ягодных культур (смородина, облепиха, жимолость) наблюдается «мокрый» отрыв от плодоножки, что снижает качество продукции.

Особенности архитектоники сказываются также на удобстве и трудоемкости ухода за посевами и посадками. Развалистый куст картофеля повреждается при окучивании, обильное ветвление у томатов требует больших затрат труда на пасынкование. Голенастые ветви у яблони требуют обрезки на укорачивание, а слишком острые углы между скелетными ветвями и стволом ведут к обламыванию (раздиру) ветвей под тяжестью урожая.

Сказанным не исчерпываются «технологические дефекты», которые могут быть присущи той или иной культуре.

Среди признаков, которые способны обеспечить технологичность многим культурам, выделяются два — **низкостебельность** и **детерминантность**. Низкостебельность (короткостебельность) у зерновых и крупяных культур увеличивает устойчивость к полеганию, уменьшая плечо от колоса (метелки) до корневой шейки. Требуется больше усилий, чтобы согнуть стебель у основания таких форм. К тому же вследствие ростовых корреляций увеличиваются диаметр и толщина стенок соломины. Однако те же ростовые корреляции снижают мощность корневой системы, что может способствовать прикорневому полеганию, не говоря уже об ухудшении минерального питания и водоснабжения. Так, выведенный в НИИСХ ЦРНЗ сорт ячменя Факел, несмотря на высокую урожайность, не пошел в производство именно по этой причине. Селекция способна ликвидировать указанную корреляцию, что доказали успешные работы по созданию низкостебельных сортов озимой пшеницы с мощной корневой системой в ВСГИ.

Признак низкостебельности, хотя и иной генетической природы, обеспечивает технологичность, но уже с позиции удобства сбора урожая и у плодовых культур.

Не для всех культур приемлемы низкостебельные формы. Они совершенно исключены для лубяных культур: льна-долгунца, конопли и других, у которых большая техническая длина стебля обеспечивает большой урожай волокна. Здесь устойчивости к полеганию приходится добиваться за счет прочности и гибкости стебля. Эти же качества способны обеспечить устойчивость к полеганию и у зерновых без снижения высоты стебля. Сорт яровой пшеницы Ленинградка имеет высокий стебель, но устойчив к полеганию за счет гибкости соломины.

Детерминантность заключается в прекращении предельного роста главного побега и ограничении роста боковых побегов, вплоть до полного их подавления. В ТСХА выведен сорт узколистного люпина Ладный, вовсе не имеющий бокового ветвления. Получены интересные фасциированные формы, отличающиеся толстым стеблем и верхушечным соцветием. Известны детерминантные сорта гороха (Флагман 5, Флагман 7, Батрак), гречихи (см. цв. вкл., ил. 19). Детерминантные сорта и гибриды томатов позволяют исключить пасынкование. Детерминантный хлопчатник (так называемый хлопчатник с нулевым ветвлением) позволяет проводить уборку урожая в один прием. У плодовых культур аналогичные формы имеют короткие утолщенные побеги (у яблони — спуры). Предельная детерминантность обнаружена у яблони в виде колонновидных форм, не имеющих скелетных ветвей, а только центральный ствол и обрастающие плодовые веточки.

Детерминантность обеспечивает и низкостебельность, но иной природы, чем низкостебельность у растений с терминальным (верхушечным) соцветием (злаки), которые от природы детерминантны.

Короткостебельность и детерминантность сопряжены со скороспелостью (но не у плодовых, там эти признаки имеют другую природу вследствие многолетности).

Можно обнаружить аналогию короткостебельности и у сортов картофеля с компактным гнездом клубней, поскольку столоны — это видоизмененные стебли.

Устойчивость к осыпанию у разных культур достигается различными путями. Но можно выделить два основ-

ных признака — плотное заключение семян в плоде или плодов в околоцветнике и прочное сочленение семяножки или плодоножки с семенем или плодом. Примером первого может служить нерастрескиваемость бобов (сорта люпина, сои, бобов с нерастрескивающимися плодами), коробочек льна, конопли и клещевины, плотный охват цветковыми чешуями зерновок пшеницы и ржи. Пример второго — признак «тенакс» у гороха (утолщенная семяножка, предохраняющая семена от осыпания, даже при растрескавшихся бобах), прочные плодоножки у проса, овса, плодовых.

Другие признаки, обуславливающие технологичность, например, сухой отрыв плодов у ягодников, устойчивость к гербицидам, прочность кроны у плодовых культур имеют не всегда достаточно изученную анатомическую и физиолого-биохимическую природу. Как особый случай стоит отметить устранение двудомности у конопли — выведение однодомных сортов, у которых все растения в посеве созревают одновременно.

Иногда требования к технологичности противоречивы. Так, прочная солома предохраняет от полегания, но одновременно увеличивает нагрузку на режущий аппарат комбайна. Плотное заключение зерна в чешуях колоса обуславливает и устойчивость к осыпанию, и плохой обмолот. Прочность прикрепления плодоножки у томатов, у ряда ягодных культур не позволяет применить машинную уборку, основанную на вибрации побегов. В этих случаях приходится идти на разумный компромисс или использовать альтернативные пути, например обеспечивать устойчивость к полеганию за счет низкостебельности и большого диаметра соломины у основания. Наконец, можно принести одно свойство в жертву другому, если технология возделывания или уборки это позволяет. Например, при коротких сроках уборки осыпание существенной роли не играет.

Из перечисленного выше видно, что селекция на технологичность по признакам, на которые она ведется, очень многообразна. Соответственно очень различен и используемый исходный материал. Им не могут служить старые

крестьянские сорта, поскольку крестьянская технология основывалась на ручном труде, а площади под посевами крестьянской семьи были невелики. Склонность к полеганию не была явным пороком при уборке зерновых культур серпом, а льна-долгунца — тереблением. Можно было смириться и с высокорослостью плодовых деревьев в небольших приусадебных садах.

Исходный материал при селекции на технологичность поставляют мутагенез (как спонтанный, так и искусственный), а также селекция, основанная на гибридизации при поэтапном изменении архитектоники и других признаков растений. При этом отдаленная гибридизация роли не играет. При селекции на технологичность использовались различные мутантные формы. Это и низкостебельная пшеница Норин 10, обнаруженная в Японии, и другие низкостебельные естественные мутанты этой культуры, и спонтанный короткостебельный мутант риса (Филиппины), мутант гороха с признаком «тенакс», и колонновидная яблоня, и искусственные мутанты низкостебельности и детерминантности у ячменя, люпина, гороха и других культур.

Признаки, обуславливающие технологичность, могут быть полигенными и олигогенными. Короткостебельность у пшеницы, ведущая свое начало от Норин 10, обусловлена двумя рецессивными генами *Rht1...Rht2*. Известны трехгенные короткостебельные формы пшеницы. Естественный короткостебельный мутант риса содержит ген короткостебельности. Короткостебельная рожь болгарского образца имеет один доминантный ген, отвечающий за этот признак. Признак неосыпаемости у гороха — моногенный. Вместе с тем низкостебельные пшеницы могут быть и полигенной природы, например российский сорт озимой пшеницы Безостая 1, сорта ржи Восход 1 и Восход 2. Правда, короткостебельность выражена здесь менее, чем в приведенных выше примерах олигогенного наследования. Более того, из сорта Безостая 1 получена мутантная форма Краснодарский карлик 1 с моногенным наследованием короткостебельности (*Rht11*) на фоне полигенного. Многие признаки технологичности полигенны: прочность

и гибкость соломины у злаков, сухой отрыв ягод, компактное гнездо клубней у картофеля.

Для выведения технологичных сортов используют как внутривидовую гибридизацию, так и мутагенез, что видно уже из приведенных выше примеров. Если признак наследуется моногенно или, в крайнем случае, дигенно, могут быть применены насыщающие скрещивания. Естественно, применение их оправдано тогда, когда в целом удачному сорту нужно придать признак технологичности, наследуемый моно- или дигенно. Когда такой признак введен в хороший по другим показателям сорт, этот сорт может быть использован в обычных или ступенчатых скрещиваниях с другими сортами и с другими целями: в гибридной популяции растения с указанным признаком будут встречаться с большой частотой и легко обнаруживаться.

Биотехнологические методы также применяются в селекции на технологичность. Благодаря генной инженерии созданы сорта сои, сахарной свеклы, рапса, устойчивые к гербицидам. Такие сорта позволяют успешно бороться с сорной растительностью с помощью гербицидов, которые на растения этого сорта не действуют.

Чтобы в посеве подсолнечника все корзинки располагались в один ярус, кочерыги у растений капусты были одинаковой длины, погружение корнеплодов в почву было одинаковым, растения не отличались по времени созревания, чтобы посев был достаточно однороден, желательно создавать не сорта, а гетерозисные гибриды. Здесь речь идет о перекрестноопыляющихся культурах, сорта которых всегда популятивны, а следовательно, неоднородны, в том числе и по признакам технологичности. В F_1 , полученном от скрещивания практически гомозиготных самоопыленных линий, растения выровнены. Таким образом, селекция на гетерозис ведется не только на высокую урожайность, но, в известной мере, и на технологичность.

Каких-либо особенностей отбор на технологичность не имеет.

Оценки при селекции на технологичность многообразны и зависят от проявления признаков, от которых зависит технологичность. Они даются, как правило, в балльной

системе или в словесном виде (например, сухой или мокрый отрыв). Так, оценка полегания зерновых культур по девятибалльной шкале, модифицированной в пятибалльную, выглядит следующим образом: отсутствие полегания — 9, полегание в наиболее сильной степени — 1, наклон стеблестоя примерно в 45° к поверхности почвы — 5, меньший наклон — 7, больший — 3.

Как правило, оценки на технологичность прямые, но для некоторых показателей иногда применяют и косвенные. Например, устойчивость к полеганию у злаков определяют на приборе ПМС по сопротивлению соломы на излом, растрескиваемость коробочек льна — выдерживанием его соцветий в течение суток в термостате при 40°C .

При селекции на устойчивость к полеганию и осыпанию возможно использование провокационных фонов: большие дозы азотных удобрений, увеличенные нормы высева, перестой на корню.

17.4.

СЕЛЕКЦИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Селекция на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам (селекция на адаптивность) присутствует во всех селекционных программах, но особенно важную роль играет для регионов с рискованным земледелием. В России на обширных территориях наблюдается действие неблагоприятных условий, связанных с особенностями климата и почв. Это регионы, где культура озимых зерновых невозможна или сильно ограничена: Дальний Восток, Сибирь, юго-восток и север европейской части страны. Южные районы Западной Сибири имеют много засоленных почв. Нечерноземная зона России — массив подзолистых почв со слишком кислой реакцией. Районы Северо-Запада переувлажнены. При более детальном рассмотрении те или иные неблагоприятные климатические и почвенные (эдафические) факторы обнаруживаются на всей территории страны, вопрос только в частоте и силе их проявления. Так, в Центральном регионе, где, как

считается, достаточное количество осадков, периодически встречаются засушливые годы, когда урожай сильно снижается.

Среди климатических факторов, которые могут оказать негативное влияние на рост и развитие растений, ведущее место занимают температура воздуха и количество осадков. Имеют значение и другие климатические факторы, например влажность воздуха, сила ветра. Среди факторов эдафических — кислотность почвы, ее засоленность и механический состав.

Засуха может быть почвенной и воздушной, а также комбинированной (см. цв. вкл., ил. 18). Она может сопровождаться суховеем — значительной силы ветром при низкой относительной влажности воздуха и высокой температуре воздуха. Засуха отличается по времени наступления. Она бывает весенней, как в Западной Сибири, и летней, как в Нижнем Поволжье. Из этой классификации видно, что засуха — явление сложное и складывается из разных факторов. К тому же нужно учесть и эдафический фактор: один вариант — отсутствие осадков в течение трех недель в регионе с почвами, обладающими слабой вододерживающей способностью (например, слабо гумусированные дерново-подзолистые почвы), другой — в регионе с почвами с большой вододерживающей способностью (например, мощные предкавказские черноземы).

Еще более сложное явление — неблагоприятные условия перезимовки для озимых культур. Растения могут погибать от низких температур на уровне узла кущения (вымерзание). К тому же результату приводит выпревание — длительное пребывание под толстым слоем снега при относительно высокой температуре. Здесь воздействие комплексное: повышенный расход запасных веществ на дыхание без притока их извне плюс болезни (обычно — снежная плесень). Зимующие растения могут также погибнуть от:

- выпирания (верхний слой почвы увеличивается в объеме — объем льда больше объема воды — и рвет корневую систему);
- ледяной корки — нехватка кислорода;

- вымокания при застое воды весной;
- зимней засухи, которая может наблюдаться в бесснежных районах с теплой зимой (например, в Средней Азии).

К сказанному нужно добавить, что имеет значение время, когда проявляется повреждающий фактор. Сильный мороз в середине зимы при условии хорошей закалки растений с осени менее страшен, чем даже менее значительный весенний, когда запас сахаров израсходован и осенняя закалка больше не действует.

Трудность селекции на устойчивость к неблагоприятным условиям перезимовки состоит еще и в том, что нужна устойчивость к прямо противоположным по своему действию факторам: чрезмерно низким и чрезмерно высоким температурам. С засухой дело обстоит проще: и низкая влажность, и высокая температура действуют примерно в одном направлении, хотя и здесь есть особенности — засуха может развиваться при разных температурах воздуха. Выход состоит в том, чтобы вести селекцию на устойчивость к тем факторам, которые преобладают в данной местности, или искать компромиссы. В частности, возможно выведение сортов, которые хорошо восстанавливают стеблестой, изреженный за время зимне-ранневесеннего периода, за счет кущения.

Зимостойкость деревьев и кустарников зависит в основном от морозостойкости. Здесь важно, насколько низко опускается температура в разные периоды зимовки:

- при наступлении первых морозов;
- в середине зимы (в это время растения особенно морозостойки);
- в предвесенний и ранневесенний период, когда морозостойкость сильно ослаблена из-за потери закалки.

Естественно, что уровень морозостойкости у разных культур сильно отличается: пшеница значительно превосходит в этом отношении ячмень, а ирга — яблоню.

К отрицательным факторам относится и переувлажнение как следствие большого количества осадков, невысокой температуры воздуха и высокой влагоемкости почвы.

Неблагоприятными факторами среды являются слишком низкие температуры вегетационного периода, вызы-

вающие необходимость селекции на холодостойкость яровых культур, и, напротив, чрезмерно высокие температуры даже при достаточной влажности почвы.

В условиях затяжных дождей, совпадающих с периодом уборки, часто происходит прорастание зерна на корню у зерновых и зернобобовых культур.

Неблагоприятные эдафические факторы, отмеченные выше, для определенной местности постоянны в целом для местности, при этом условия на разных полях могут существенно отличаться и действуют в течение всего вегетационного периода. Разные культуры, естественно, обладают к ним разной чувствительностью: например, ячмень в целом (есть большие сортовые различия) меньше страдает от засоления почвы, чем пшеница.

Помимо высокой кислотности и засоленности почвы, следует отметить также ее **механический состав и оструктуренность**. На тяжелых, заплывающих почвах полевая всхожесть бывает очень низкой. Меньше страдают те сорта злаков, которые имеют длинный coleoptиль, способный пробиться сквозь почвенную корку. Механический состав для многих культур имеет очень существенное значение, и селекции приходится выводить сорта, приспособленные к неблагоприятным для культуры почвам, если они преобладают в регионе. Примером могут служить сорта картофеля, предназначенные для посадок на тяжелых почвах, в то время как культура картофеля — это культура легких и средних по механическому составу почв.

В селекции на адаптивность есть и специфические локальные задачи для возделывания:

- на осушенных торфяниках, представляющих собой органический, но быстро минерализующийся субстрат;
- на землях с поливом морской водой;
- на почве, зараженной нуклидами (либо в направлении минимального их количества в продукции, либо, напротив, максимального для очистки почвы с помощью растений).

Исходным материалом для селекции на адаптивность служили крестьянские сорта, которые прошли длительную народную селекцию в определенных географических

районах со своим климатом и почвами. Их свойства адаптивности переданы в селекционные сорта и дополнены новыми ценными хозяйственными качествами. Теперь эти сорта выступают как ИМ для селекции на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам.

Некоторую роль играют и представители дикой флоры, а также другие культуры. Так пшенично-пырейные гибриды оказались более устойчивыми к выпреванию, нежели сорта, полученные от внутривидовых скрещиваний.

В селекции плодовых культур часто привлекаются в скрещивание другие виды. Примером могут служить работы Мичурина, Бербанка. В Сибири широко распространились сорта яблони, полученные скрещиванием сортов из европейской части России *Malus domestica* с сибирской ягодной яблоней *Malus baccata* как донором морозостойкости.

Есть попытки применить биотехнологические методы, создавая селективные среды в культуре клеток и тканей. Так, отбирают живые клетки в среде, где концентрация осмотика критическая. Есть основания думать, что регенерировавшие из них растения будут обладать повышенной засухоустойчивостью, кислотоустойчивостью, устойчивостью к высоким концентрациям отдельных веществ. Однако следует иметь в виду, что засухоустойчивость и другие свойства определяются не только особенностями клетки, а зависят и от органов растения, от целостного растения.

Генетика адаптивности разработана плохо, что объясняется сложным полигенным наследованием ее характеристик. Некоторые успехи достигнуты применением электрофоретического анализа и молекулярных маркеров, которые в настоящее время широко развиваются.

Основным методом создания популяций для отбора при селекции на адаптивность является внутривидовая гибридизация. Имеет значение и отдаленная гибридизация. Мутагенез в селекции на адаптивность развития не получил, скорее всего из-за трудности выделения устойчивых мутантов.

Самым характерным для успеха отбора на адаптивность является **отбор на фоне факторов, устойчивость к которым хотят получить в новом сорте**. Это может быть год, когда неблагоприятные условия отчетливо проявляются или существует специальный провокационный фон. Широко применяется эволюционная селекция: популяции пересеваются в течение ряда лет, если для местности характерна устойчивая тенденция к погоде определенного типа. Так, в Самарском НИИСХ селекцию озимой пшеницы ведут путем пересева гибридных популяций в течение 3...5 лет на Безенчукской станции в условиях малоснежных холодных зим и лишь потом проводят заключительный отбор.

Некоторые селекционеры склонны считать, что адаптивный сорт должен состоять из нескольких биотипов, взаимно компенсирующих недостаточную адаптивность каждого в условиях конкретного года, что может быть достигнуто индивидуальным отбором гетерозигот из ранних поколений, массовым отбором или последующим смешением чистых линий. Другие связывают широкую адаптивность с изоферментными системами, действующими внутри чистой линии.

В селекции на адаптивность испытание семей (так же как и отборов из популяций) часто ведется на провокационных фонах. При селекции на зимостойкость это может быть очистка участка испытания от снега, чтобы поставить растения в условия низких температур, посев с этой же целью на южных склонах, где снеговой покров быстрее сходит ранней весной, наращивание снегового покрова при селекции на устойчивость к выпреванию, искусственное создание ледяной корки путем полива. Распространение получил посев на стеллажах, представляющих собой длинные бетонные емкости, в которые засыпают почву; они подняты над землей на опорах, так что всю зиму их можно держать свободными от снега (см. цв. вкл., ил. 20). Это модификация старого «ящичного» метода В. Я. Юрьева, который высевал пшеницу в ящики, набитые почвой, и помещал их под крышу в неотапливаемом помещении.

При селекции на засухоустойчивость также применяют стеллажный метод, натягивая при начале дождя пленку над

стеллажами, чтобы исключить увлажнение почвы. Применяют и метод «сухого поля» или «засушника»: растения высевают в поле, закрывая в случае необходимости участок пленкой. В отличие от стеллажного метода, здесь не прерывается снабжение влагой из глубоких слоев почвы.

Все перечисленные методы имеют один общий недостаток: влажность воздуха не контролируется, а она может существенно снизить вред от засухи. Такой контроль возможен в **фитотронах** — сооружениях, в которых можно имитировать широкий спектр погодных условий вплоть до засухея. В меньшем объеме это делается в **ростовых (климатических) камерах**. Но это оборудование и сооружения дороги (особенно фитотроны), и емкость их мала, так что испытанию целесообразно подвергать только наиболее перспективные образцы. В СНГ фитотроны имеются в Краснодарском НИИСХ (рис. 17.1) и в СГИ (Одесса).

Гораздо проще обстоит дело с провокационными фонами для эдафических факторов: подбирается подходящий по характеристикам почвы участок с кислой или засоленной почвой, с большим содержанием нуклидов и т. д., и на нем организуется испытание. Широко это используется, например, в Северо-Восточном НИИСХ при испытании клевера и ячменя на кислотоустойчивость, во ВНИИ кор-



Рис. 17.1

*Селекционная работа в лаборатории искусственного климата
НИИСХ ЦРНЗ*

мов при испытании клевера и люцерны на кислотоустойчивость (рис. 17.2).

Оценки адаптивности почти всегда прямые — урожайность в процентах к стандарту в условиях действия засухи, кислой почвы и т. д. или полученная урожайность одного образца в сравнении с урожайностью в год, когда повреждающий фактор отсутствовал, или на участке, где его не было.

Зимостойкость определяют в баллах по степени изреженности растений на делянке после зимы или подсчитывают общее число растений и число погибших растений на пробных площадках и рассчитывают процент гибели. Это точнее, чем балльная оценка, потому что степень изреживания зависит не только от условий зимы, но и от осенней вегетации. У плодовых культур степень повреждения оценивают после начала весенней вегетации, в том числе и повреждение цветочных почек, которое часто выражается в гибели репродуктивных органов при внешне неповрежденном околоцветнике.

Морозостойкость определяют и в динамике. Во ВНИИ селекции плодовых культур в течение зимы срезают ветки и анализируют повреждения древесины и почек. Если зима мягкая, ветки предварительно промораживают в морозильнике при определенных режимах, соответствующих периодам зимнего сезона. Полевые озимые культуры высевают в ящики и в контрольные сроки вносят в теплое помещение, чтобы после отрастания подсчитать процент гибели растений, или промораживают в определенном режиме до того, как поставить на отрастание. Схожий метод — метод монолитов. Растения вырубают из мерзлой почвы с корнями, а далее поступают с ними так же, как



Рис. 17.2
*Провокационный фон оценки
клевера на кислотоустойчивость
во ВНИИ кормов*

при использовании ящиков. В монолит берется два смежных рядка. Операция трудоемкая, поэтому практикуется только для перспективных образцов в сортоиспытании. Возможна механизация: монолит выкапывается с помощью кольцевой фрезы.

Внешний вид растения много говорит о степени его устойчивости к тому или иному повреждающему фактору. Так, потеря тургора, пожелтение свидетельствуют о водном голодании. Степень его может быть примерно определена по этим признакам, однако соответствие между потерями урожая и внешними признаками депрессии может быть далеко не полным. Темно-красный цвет зерна у пшеницы связан с длительным периодом послеуборочного дозревания, который препятствует прорастанию зерна на корню. Впрочем, недавно стали известны такие же белозерные формы.

Косвенные методы оценок не распространены. Например, о морозостойкости озимых можно судить по накоплению сахаров перед зимовкой, по развитию конуса нарастания, о засухоустойчивости — по прорастанию в осмотиках.

17.5.

СЕЛЕКЦИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К БОЛЕЗНЯМ И ВРЕДИТЕЛЯМ

Сельское хозяйство несет большие потери от болезней и вредителей сельскохозяйственных культур. Считается, что они составляют примерно четверть от валового сбора продукции, который мог бы быть получен в отсутствие этих факторов. Заметно страдает и качество продукции. Зерно из посевов пшеницы, в сильной степени пораженных твердой головней или фузариозом колоса, не пригодно для потребления; три поврежденных клопом-черепашкой зерна на 100 зерен делают муку непригодной для хлебопечения, так как в эндосперм попадает слюна вредителя, содержащая ферменты, разжижающие тесто. Болезни и вредители плодов и ягод сильно снижают товарные качества продукции, а то и вовсе делают ее несъедобной. Иногда развитие болезней и вредителей ставит под угрозу само

существование культуры, например филлоксера у винограда, коккомикоз у вишни, антракноз у люпина.

Сельскохозяйственные культуры поражаются грибными, бактериальными, вирусными, микоплазменными и виroidными болезнями. Их повреждают вредные насекомые, клещи, нематоды. Количество болезней и вредителей очень велико. Так, пшеницу способны поражать примерно 280 только грибных болезней и повреждать более 100 видов насекомых и клещей. Но селекция ведется на устойчивость к ограниченному числу болезней и вредителей, способных нанести экономически существенный ущерб культуре. Например, в Нечерноземной зоне России селекция пшеницы ведется на устойчивость к 8...10 болезням, в частности на устойчивость к бурой (листовой) ржавчине (см. цв. вкл., ил. 21).

Селекция на устойчивость к болезням и вредителям имеет важное значение и присутствует во всех селекционных программах. Она выделяется среди других направлений селекции своей специфичностью, поскольку селекционер имеет здесь дело не только с селектируемой культурой, но и с патогеном или вредителем этой культуры. Последние эволюционируют по своим законам, в том числе и в результате деятельности селекционера. Возникают новые варианты (расы у грибов, паразитических растений, а иногда и у насекомых, биотипы — у насекомых, патотипы — у нематод, штаммы — у бактерий и вирусов), способные поражать сорта, прежде отличавшиеся устойчивостью. Отсюда необходимость мониторинга (отслеживания) расового (биотипического и т. д.) состава, который в идеале должен охватывать большие территории, в том числе и территории разных стран, поскольку несколько вредных организмов способны перемещаться на большие расстояния. В настоящее время Ug 99 (раса стеблевой ржавчины), обнаруженная впервые в Уганде в 1999 г., широко распространяется по всему миру, дойдя за 10 лет уже до границ СНГ. Данная раса вирулентна ко многим генам устойчивости: Sr5, Sr6, Sr7b, Sr8a, Sr8b, Sr9a, Sr9b, Sr9d, Sr9e, Sr9g, Sr11, Sr15, Sr17, Sr21, Sr30, Sr31, Sr38. Можно сказать, что селекция на устойчивость к болезням

и вредителям среди других направлений селекции носит наиболее интернациональный характер.

Технология селекции на устойчивость к болезням и вредителям зависит от вида устойчивости, тесно связанного с генетикой этого свойства, от среды обитания и от подвижности возбудителей болезней и вредителей.

Представления о видах устойчивости наиболее хорошо разработаны для устойчивости к грибным болезням. На этих примерах их удобнее всего описать, обращаясь к другим патогенам и вредителям. В терминах, предложенных известным американским фитопатологом Я. Вандерпланком, различают вертикальную и горизонтальную устойчивость.

Вертикальная устойчивость олигогенна, часто моногенна, имеет высокий уровень вплоть до иммунитета (абсолютная устойчивость), расоспецифична, т. е. защищает от одних рас, но преодолевается другими (говорят о том, что гены вирулентности этих рас преодолевают ген устойчивости растения-хозяина), и потому недолговечна — утрачивается с появлением в популяции новых рас в результате эволюции патогена. Свойство расы преодолевать гены устойчивости различных сортов носит название вирулентности, а степень распространения и тяжесть поражения — агрессивности (у вирусов термин «агрессивность» употребляется в значении «вирулентность»). Механизмом защиты от патогена при вертикальной устойчивости у многих растений является сверхчувствительность, т. е. быстрая гибель клеток с внедрившимся мицелием паразита, который таким образом лишается питания и погибает. Взаимодействие патогена и растения хозяина при вертикальной устойчивости характеризуется принципом «ген на ген», сформулированным американским генетиком Х. Х. Флором: каждому гену устойчивости может быть противопоставлен ген вирулентности, который преодолевает его, и растение поражается. На биохимическом уровне это значит, что существует комплементарность — тонкая «пригнанность» ферментов растения-хозяина и патогена, которая и обуславливает патогенез. Другая раса с другим геном вирулентности поразить данный сорт расте-

ния-хозяина не может. Эти отношения возникли в результате совместной эволюции культуры и патогена, когда устойчивая форма растения-хозяина в результате эволюции патогена начинала поражаться новой расой. Понятно, что абсолютный перевес той или другой стороны привел бы к исчезновению данного вида растения или данного вида патогена. Совместная эволюция этого не допускает. Вмешательство человека здесь ничего не изменило: селекция создает устойчивый сорт, эволюция патогена — новую вирулентную расу, и устойчивость сорта ликвидируется.

Срок сохранения устойчивости сорта в Средней полосе России к таким болезням, как ржавчинные грибы, мучнистая роса, составляет 7...10 лет. Срок зависит от интенсивности размножения патогена (чем многочисленнее потомство, тем больше шансов появления новой расы и тем быстрее идет ее размножение). В тропиках, где размножение патогена идет интенсивнее, сорт сохраняет устойчивость к ржавчинным болезням 4...5 лет. По той же причине для головневых болезней, которые в течение сезона дают только одну генерацию, он составляет 15...20 лет.

Горизонтальная устойчивость полигенна, нерасспецифична (вирулентность к целой системе генов устойчивости возникнуть не может), никогда не достигает высокого уровня, но зато существует неопределенно долго. Ее малые гены, в отличие от больших генов вертикальной устойчивости, не могут обеспечить стабильность этого свойства, и оно способно значительно модифицироваться под влиянием условий погоды и даже в зависимости от инфекционной нагрузки.

Вертикальная устойчивость противостоит облигатным патогенам, т. е. тем, которые не могут существовать в сапрофитной среде, только на растении-хозяине. Это упомянутые ржавчинные, мучнисто-росные, головневые и некоторые другие болезни. Близкая к ним группа — факультативные сапротрофы, для которых паразитизм — обычный способ питания, но не исключается и сапрофитная среда. Типичный представитель их — фитофтора, к которой также существует вертикальная устойчивость. Факультативным паразитам, для которых характерно существование

в сапрофитной среде, но возможен и паразитизм, отношения комплементарности не свойственны, вертикальной устойчивости к ним нет. Горизонтальная устойчивость возможна ко всем трем описанным группам.

Вертикальная устойчивость существует не только по отношению к грибным, но и к бактериальным и вирусным болезням. Она отмечена по отношению к нематодам, растениям-паразитам (заразихе), насекомым (речь идет о насекомых-вредителях с внекишечным пищеварением, имеющим колюще-сосущий ротовой аппарат — гессенской мухе, тлям, — с его помощью в ткани растения вводятся ферменты, которые осуществляют их переваривание до потребления вредителем). Здесь также существуют отношения комплементарности.

Однако против повреждения насекомыми существуют и другие механизмы устойчивости. Речь идет о **пассивной устойчивости**, которая отличается от **активной** (например, сверхчувствительности) тем, что существует до внедрения патогена или нападения вредителя в виде анатомических или биохимических особенностей растения. Так, у подсолнечника это панцирный слой в коже семян, который не могут прогрызть гусеницы подсолнечниковой огневки. Восковой налет на листьях растений, толстая кутикула, опушение листьев и стеблей также являются преградой для ряда насекомых. Безалкалоидные формы люпина не повреждаются вредителями, приспособленными эволюцией к питанию растениями с высоким содержанием алкалоидов. По отношению к болезням растений тоже существует пассивная устойчивость, но она менее выражена. Высокая кислотность клеточного сока — защита от болезнетворных бактерий, а высокое осмотическое давление — фактор устойчивости против некоторых патогенных грибов.

Различают два вида устойчивости к вредным насекомым — антиксеноз и антибиоз. **Антиксеноз** (непредпочтение) заключается в том, что насекомое избегает защищенной части растения. Например, шведская муха не откладывает яйца на густо опушенную листовую пластинку пшеницы. **Антибиоз** вызывает ослабление вредителя, а в отдельных случаях и его гибель. Например, самка-бабочка

хлебного пилильщика откладывает яйцо на внутреннюю поверхность соломины, прокалывая стебель яйцекладом. Отродившаяся личинка спускается к основанию стебля, прогрызая его узлы. Если стебель заполнен паренхимой, как у специально выведенных для защиты от пилильщика сортов пшеницы, личинка может оказаться не в состоянии проделать весь путь и погибнуть или дойти до корневой системы, где она окукливается, в сильно ослабленном виде.

Исходный материал для селекции на устойчивость к болезням и вредителям черпается прежде всего из уже существующих сортов, которые уже обладают устойчивостью. Большую роль имеют растения дикой флоры, а также другие культуры. Методами хромосомной инженерии созданы эффективные доноры, например сорт пшеницы Трансфер, обладающий геном устойчивости к бурой ржавчине Lr 9. Очень ценные формы дает генетическая инженерия.

Селекционер должен контролировать и «исходный материал» патогена: появление и накопление новых рас, которые могут быстро распространяться и относятся к обязательным паразитам. Организован мониторинг ржавчинных болезней в виде сети питомников-ловушек, где высевается набор сортов-дифференциаторов и широкий генотипный исходного материала. Сорто-дифференциаторы обладают различными генами устойчивости, что позволяет отслеживать расовый состав популяций патогена благодаря тому, что каждая раса способна поражать только определенные сорта. С их помощью можно выявить и появление новых рас. Реакция ИМ на расовый состав популяции патогена позволяет выявить эффективные источники и доноры.

В селекции на устойчивость к болезням, вызываемым облигатными паразитами и факультативными сапротрофами, отчетливо прослеживаются две тенденции. Первая — это использование генов вертикальной устойчивости с одновременным поиском путей, препятствующих преодолению этих генов новыми расами патогена; вторая — работа с горизонтальной устойчивостью.

Работать с олигогенной устойчивостью (а тем более с моногенной) относительно просто: гены устойчивости

могут быть введены в генотипы существующих сортов насыщающими скрещиваниями. Но, даже если это обычные парные или ступенчатые скрещивания, растения, содержащие эти гены, легко идентифицируются на инфекционном фоне.

Поддерживать устойчивость длительное время достаточно сложно. Это можно сделать в конвергентных, многолинейных сортах или при объединении вертикальной и горизонтальной устойчивости. Сохранение устойчивости длительное время у конвергентных сортов достигается присутствием в генотипе более одного гена устойчивости. Чтобы такая устойчивость была преодолена, необходимо появление сложной расы, содержащей все комплементарные к генам устойчивости сорта гены вирулентности. С течением времени такие расы появляются, и устойчивость теряется. Многолинейный (мультилинейный) сорт отличается от конвергентного тем, что гены устойчивости не собраны в одном генотипе, а каждым из них обладает отдельная линия. Сорт же представляет собой смесь этих линий. Часть линий может быть поражена расами, имеющими гены вирулентности, комплементарные генам устойчивости этих линий. Но инфекционная нагрузка на растения такого сорта невелика: на каждое отдельное растение может попасть много спор, но заражение осуществят только комплементарные. Кроме того, линии, которые начнут сильно поражаться, можно заменить. С другой стороны, как считают, не может появиться сложная раса, преодолевающая все гены устойчивости такого сорта, потому что нет такого растения, на котором она могла бы отселектироваться — все гены устойчивости «рассыпаны» по растениям популяции. Сложная раса на любом из них будет иметь «безработные» гены вирулентности, так как для преодоления устойчивости этого растения нужен только один ген. Эта «избыточная вирулентность», по Я. Вандерпланку, делает сложную расу менее конкурентоспособной, и она вытесняется из популяции. Таким образом, преодоление устойчивости сорта в целом невозможно.

Селекция конвергентных и многолинейных сортов имеет тот недостаток, что она слишком длительна и слож-

на. При одном поколении в год требуется примерно 14 лет для создания конвергентного сорта и 12 — для многолинейного. Ее можно проводить, если имеется возможность получать 2...3 поколения в год в закрытом грунте. Многолинейные сорта неоднородны, поскольку в рекуррентный сорт при насыщающих скрещиваниях вместе с генами устойчивости вследствие сцепления на хромосоме вводятся и другие гены. В частности, многолинейные сорта пшеницы оказались слишком «пестрыми» по размерам зерна и хлебопекарных качеств линий. Семеноводство таких сортов осложнено тем, что приходится вести его по каждой линии, а затем смешивать их. И конвергентные, и многолинейные сорта целесообразно создавать только для регионов с частыми и сильными эпифитотиями.

Если проходит много времени, прежде чем сорт потеряет устойчивость в силу особенностей болезни, то можно прибегнуть к введению одного гена устойчивости насыщающими скрещиваниями или даже отселектировать формы с этим геном при обычных скрещиваниях. Для ржавчинных болезней встречаются ассоциации генов, обуславливающие длительную устойчивость, это тоже конвергентные сорта, но созданные в обычных скрещиваниях. Для вирусных болезней оказалось, что большие гены устойчивости способны к длительной защите сорта. Насыщающие скрещивания можно ограничивать 3...4 беккроссами, отбирая в их потомстве удачные рекомбинанты, как это делается при парных или ступенчатых скрещиваниях.

Работать с горизонтальной устойчивостью сложно из-за ее полигенного характера, принцип работы здесь — накопление малых генов устойчивости в одном генотипе путем скрещивания и отборов. С этой целью можно использовать ступенчатые скрещивания с отбором на инфекционном фоне. Для перекрестников эффективно применение рекуррентного отбора или даже многократного массового отбора, опять-таки с использованием инфекционного фона. Хорошие результаты дает эволюционная селекция при длительном выращивании гибридных популяций методом пересева на инфекционном фоне с заключительным отбором.

Особенно сложна селекция на устойчивость к факультативным паразитам, потому что они имеют слабую специализацию. Так, вертициллиозный вилт хлопчатника способен поражать свыше 800 видов растений. Понятно, что отселектировать форму данной культуры на устойчивость к этому заболеванию очень сложно. Если патоген преодолевает межвидовые барьеры, то различия внутри вида для него несущественны. Между тем эта группа патогенов вызывает большое число болезней, среди них распространённые и вызывающие большие потери урожая всевозможные гнили: корневые, стеблевые, гнили корзинок подсолнечника, початков кукурузы и др. При селекции на устойчивость к ним делаются попытки вести селекцию на устойчивость к отдельным фазам развития патогенеза. Можно надеяться, что эффективной окажется генная инженерия. Вместе с тем устойчивость к факультативным паразитам — как раз тот случай, где агротехнические меры должны дополнять усилия селекционеров. Например, от гнилей корзинок подсолнечника может защитить севооборот, в котором культура возвращалась на одно и то же поле не ранее, чем через 8...10 лет.

При селекции на горизонтальную устойчивость существует ещё одна специфическая трудность. Если в селекционном материале имеются эффективные гены вертикальной устойчивости, то контролировать присутствие горизонтальной устойчивости невозможно: оно маскируется устойчивостью вертикальной. Возникает задача элиминации вертикальной устойчивости, и существует ряд методов, которые сводятся к удалению из популяции растений с высокой устойчивостью на инфекционном фоне и отбором растений с умеренной устойчивостью.

Хорошую защиту от облигатных паразитов представляет комбинация в одном сорте вертикальной и горизонтальной устойчивости, которые взаимно усиливают друг друга. Вертикальная устойчивость защищает растения от эпифитотии, пока не накопится в достаточном количестве инокулюм комплементарной расы. Горизонтальная удерживает этот процесс, поскольку вообще замедляет развитие патогенеза, в частности появление спороношения. Есть

сведения, что горизонтальная устойчивость даже предохраняет гены вертикальной устойчивости от утраты эффективности (препятствует появлению в результате эволюции комплементарных рас).

При селекции на устойчивость к вредителям эффективно использовать пассивную устойчивость, подбирая для скрещивания обладающих ею родителей. Это относится к созданию панцирных сортов и гибридов подсолнечника, сортов пшеницы с выполненной соломиной и с густым опушением листовой пластинки (защита от красной грудой пядицы) и другим подобным программам.

В селекции на устойчивость к болезням и, в несколько меньшей степени, к вредителям выдающаяся роль принадлежит отдаленной гибридизации. Так, гены устойчивости к фитофторе, нематоде, картофельному раку взяты в селекцию картофеля из диких видов этого рода.

Мутагенез в этом направлении селекции особого развития не получил, хотя примеры устойчивых сортов-мутантов имеются. Исключение — хромосомная инженерия у пшеницы и некоторых других культур. Зато биотехнологические методы сыграли здесь исключительную роль, речь идет об отборах из культуры клеток на селективном фоне с включением токсинов факультативных паразитов. И это значительный успех генетической инженерии: перенос генов устойчивости из далеких в систематическом отношении организмов в геном селектируемых культур.

Отборы и испытания при селекции на устойчивость к болезням и вредителям лучше всего вести на инфекционном фоне (для вредителей применяют термин «инвазионный» фон, но часто обходятся и общей терминологией). Инфекционные фоны разнообразны и зависят от природы патогена и вредителя. Для почвенных патогенов (например, корневых гнилей) достаточно использовать участок из-под многолетнего ежегодного посева данной культуры, инфекция накапливается там естественным путем. Более эффективно выращивание культуры патогена в лаборатории на искусственной среде с последующим внесением ее в почву. Аэрогенную инфекцию распространяют с помощью опрыскивания (суспензия спор в воде или в легких минеральных

маслах) или опыливания (с добавлением наполнителя в виде талька или муки). Выбор способа внесения зависит от природы патогена. Так, спорами бурой ржавчины опыливают, а спорами пыльной головни — опрыскивают. Споры твердой головни вносят на поверхность семян, перемешивая семена и инокулюм в пробирке. Инфекцию пыльной головни пшеницы вносят в цветок, используя для этого специальный прибор. Заражение вирусами ведут, втирая сок, содержащий вирусы, в ткани растения.

Создание инвазионных фонов также разнообразно. Пилильщиком заражают, внося в почву «пеньки» — верхние части стерни пшеницы, в которых имеются куколки насекомого. Выращивают личинки и вносят их на растения в раструб листьев (кукурузный мотылек), на пластинку листа (пьявица).

При создании инфекционного фона необходимо обеспечить оптимальные условия для развития болезни. Так, для заражения пшеницы бурой ржавчиной необходимы температура воздуха 15...25°C и высокая его влажность, которую создают, поливая деланки и покрывая их пленкой.

Оценку устойчивости ведут обычно в балльной системе для болезней, имеющих вид пятнистости. Баллы представляют, сравнивая картину поражения со специальными шкалами. Балл характеризует поверхность листа или другого органа, занятую пустулами. Применяются различные системы балльной оценки, чаще всего пятибалльные. Возможно применение девятибалльной шкалы ВИР. Отмечается также тип поражения — характер пустул (большие порошащие, малые, имеющие вид некрозов, и т. д.). Сравнение опять-таки ведется со специальными шкалами. Если болезнь имеет системный характер (поражает все растение), то подсчитывается число пораженных растений и вычисляется их процент.

Оценка устойчивости к вредителям идет по тому же принципу: распространение поражения — процент пораженных растений и степень поражения — балл, характеризующий повреждение в пределах растения. Применяют также оценку заселенности посева: число вредителей в расчете на площадь посева или на одно растение или его орган.

Толерантность определяют, сравнивая урожайность на инфекционном фоне (или продуктивность растения, или даже массу 1000 зерен) с аналогичными показателями на контрольном фоне, защищенном от патогена пестицидом.

17.6. СЕЛЕКЦИЯ НА КАЧЕСТВО ПРОДУКЦИИ

Для разных культур существует свой набор показателей высокого качества. Более того, для одной и той же культуры в соответствии с направлением селекции на использование ее продукции эти показатели будут различными. Так, для продовольственного ячменя требуются хорошие качества крупы (разваримость, привар, вкусовые качества, питательная ценность, в частности высокое содержание белка и лизина в белке), а пивоваренные сорта этой культуры требуют высокой способности к прорастанию, хорошей экстрактивности солода, низкой пленчатости и низкого содержания белка. Из перечисленного видно, что требования к качеству могут быть даже противоположны (содержание белка).

Значение данного вида селекции очень велико. Низкое качество способно обесценить даже очень высокий урожай. Не пользуются спросом высокоурожайные, технологичные и устойчивые к всевозможным повреждающим факторам, но обладающие посредственным вкусом сорта овощных и плодовых культур — например, сорт яблони Шаропай (урожайный, зимостойкий, с прочным сочленением скелетных веток со стволом).

Качество может быть принесено в жертву только в случае необходимости резко увеличить производство какого-нибудь растительного продукта (например, в условиях резкого недостатка продуктов питания в некоторых развивающихся странах и отчасти в районах с экстремальными условиями климата, где прежде всего важна селекция на адаптивность, а также если остро встает вопрос технологичности). Так, для местностей с холодным климатом выведена серия сортов томата, устойчивых к низким температурам, но с невысокими вкусовыми качествами. Большой

популярностью пользовался сорт льна-долгунца Л1120, который был первым в России сортом, относительно устойчивым к полеганию, но в то же время он отличался невысоким качеством волокна. С помощью генетической инженерии созданы сорта томатов с плотной кожурой плодов, обеспечивающей их высокую транспортабельность, но ухудшающие вкусовые качества.

Известны примеры создания сортов высокого качества, хотя и с несколько пониженной урожайностью в силу отрицательной корреляции между этими свойствами. Это оправдано, так как более высокая потребительская ценность и рыночная стоимость продукции таких сортов компенсирует уменьшение массы продукции. Особенно это относится к плодовым культурам, где любительские сорта с оригинальными вкусовыми качествами, безусловно, имеют право на существование. Можно даже говорить о двух направлениях селекции. Одно призвано создавать сорта и гибриды плодовых и овощных культур для массового потребления, высокоурожайные, с продукцией, отличающейся высокой транспортабельностью и стойкостью в хранении; для другого принципиальны деликатесные свойства. В селекции декоративных культур вопросы качества и внешнего вида абсолютно доминируют (цвет, форма цветка, запах).

Качественные показатели включают поведение продукции сорта в процессе переработки первичного продукта в конечный (зерна в хлеб, соломы льна в пряжу и т. д.) и качество конечного продукта, который является непосредственно объектом потребления. Процессы переработки разных продуктов многообразны: консервирование плодов и овощей, получение соков, варка варенья, квашение и соление, получение муки и крупы, приготовление всевозможных напитков, изготовление парфюмерной и лекарственной продукции и т. д. Процесс переработки часто бывает ступенчатым, так что можно говорить о качестве применительно к каждой ступени. Зерно пшеницы нужно смолоть, и здесь ценится легкость помола и высокий выход муки. При приготовлении теста имеет значение легкость замеса и стойкость теста (отсутствие разжижения).

При пивоварении важна способность зерна к дружному и быстрому прорастанию, экстрактивность солода (пророщенного и высушенного зерна), т. е. способность передавать в раствор накопленные в результате осоложивания растворимые углеводы. При получении пряжи важен выход трепаного волокна из тресты (соломы льна после мочки и высушивания), выход чесаного волокна после обработки на чесальной машине, поведение волокна в процессе прядения (число обрывов на 100 веретен в час).

Требования к качеству конечного продукта также очень многообразны в соответствии с конкретной культурой и назначением использования. Это и дегустационные характеристики продуктов питания, и их питательная ценность (калорийность), и содержание в них ценных для здоровья веществ. Это и содержание, а в ряде случаев — и качество веществ, извлекаемых из продукции культуры заводским путем, чтобы стать продуктом питания, лекарственным или техническим средством (сахар, растительные жиры, крахмал, некоторые алкалоиды и т. д.), технические характеристики продукции легкой промышленности и пр. (рис. 17.3).



Рис. 17.3
Оценка качества хлеба

У некоторых культур выделяются группы сортов, объединенных качеством продукции с определенными характеристиками. У мягкой пшеницы это сильные и ценные пшеницы, обладающие высокими хлебопекарными свойствами. Сильная пшеница должна иметь не менее 15% белка в зерне, 26% клейковины высокого качества, определенные характеристики теста. Мука их не только имеет высокую хлебопекарную ценность, но и позволяет при подмешивании ее в муку слабых пшениц (с плохой хлебопекарной способностью) получить из такой смеси хороший хлеб. Ценные пшеницы таким свойством не обладают, но сами дают хороший хлеб. У ячменя выделяется группа пивоваренных, у люпина — безалкалоидных, у рапса — безэруковых сортов.

Исходным материалом при селекции на качество продукции служат лучшие по качеству селекционные сорта, которые, в свою очередь, получили эти свойства от сортов народной селекции. Старорусские сорта пшениц (яровые Гирка, Белая косматка, Усатка, Белоярка, Юрьев-Польская и озимые Сандомирка местная, Глебовская местная, Мильтурум перерод, Вязниковская местная и др.) давали хлеб очень высокого качества. Известны знаменитые саратовские калачи, которые выпекали из муки таких сортов. У многолетних культур, где селекция ведется медленными темпами, в производстве сохранились старые крестьянские сорта, высокое качество продукции которых селекцией превзойти не удалось. Так, сорт яблони Антоновка имеет плоды оригинального вкуса. Лучшее варенье получают из старого сорта яблони Коричное полосатое. Но и у других культур сохранились в современном сортименте выдающиеся по качеству сорта: репа Петровская 1, брюква Красносельская, лук Мячковский 300, Стригуновский и др.

Признаки качества, как правило, наследуются полигенно, но есть примеры и олигогенного наследования. К ним относится наследование высокого содержания лизина. Например, формы ячменя, полученные от эфиопского сорта Хайпроли, с геном *lys* имеют содержание лизина до 4,6% при 2,2...2,5% у обычных сортов. Ген *o2* обеспе-

чивает повышение содержания лизина в зерне кукурузы в 1,5...1,8 раза. При этом такой вид наследования не является для данного признака единственным: в другом материале наследование может быть полигенным.

Как уже отмечалось, высокое качество часто связано отрицательно с урожайностью, а иногда (это касается питательной ценности) и с устойчивостью к болезням и вредителям.

Популяции для отбора на высокое качество создаются, как правило, внутривидовой гибридизацией, но большую роль играет и мутагенез. С его помощью созданы уникальные по качественным показателям формы: высоколизиновые мутанты ячменя серии Ризо, полученные в Дании, безалкалоидный люпин (естественный мутант), мутант вики с низким содержанием ингибиторов пищеварительных ферментов в зерне, мутант подсолнечника Первенец с высоким содержанием олеиновой кислоты в составе масла и т. д.

Отбор элитных растений по показателям качества представляет большие трудности, поскольку определение качественных показателей инструментальным путем сопряжено с уничтожением семян, а органолептически они не определяются или определяются очень ненадежно. Приходится его переносить в питомники испытания потомств отобранных растений, и он проводится в виде браковки семей с низким качеством продукции. Встречаются случаи, когда и при отборе элит оцениваются показатели качества, в особенности если они касаются не семян, а других частей растения. При отборе у льна-долгунца определяют содержание волокна в стебле и даже такие его качества, как гибкость и крепость. У сахарной свеклы определяют процент сахара в корнях с помощью поляриметра. У конопля контролируется низкий уровень наркотических веществ (каннабиноидов). У подсолнечника, у которого семян в корзинке много, а для посева требуется только часть их, определяют процент масла в семянках методом ядерно-магнитного резонанса. Это тот случай, когда можно применить отбор методом половинок. У плодовых культур отбор на качество плодов у гибридных сеянцев, естественно, невозможен. Приходится ждать начала плодоношения.

Оценки на качество продукции являются лабораторными, а по числу применяемых методов превосходят все другие направления селекции. Применяются органолептические оценки, главным образом вкуса, цвета, запаха конечной продукции, технологические оценки на производственном оборудовании, определение содержания различных ценных веществ химическими или другими методами, биологические методы при оценке кормовой ценности. При этом для оценок часто используются различные приборы.

Там, где нужно провести оценку на каждом этапе переработки продукта, а также провести многостороннюю оценку, применяют их цепь. У пшеницы при селекции на хорошие хлебопекарные качества на этапе оценки качества муки используется первоначальная косвенная оценка методом седиментации, далее определяется количество и качество клейковины, затем — качество теста с помощью прибора — фаринографа, сила муки на альвеографе, а потом уже ведется выпечка. Подобную ступенчатую оценку проводят и при селекции пивоваренного ячменя, и при определении прядильной способности волокна прядильных культур, и в других случаях.

Ни одно направление селекции не использует так широко косвенные оценки, как **селекция на качество**. Это связано с малым количеством материала на ранних этапах селекции, недостаточным для прямого метода, сложностью и трудоемкостью прямых оценок. Речь идет об оценке содержания крахмала в клубнях картофеля по их удельной массе, методе седиментации для оценки хлебопекарных качеств и др.

Показатели качества отражают в абсолютных величинах (масса 1000 зерен, натура зерна), баллах (в особенности при дегустационных оценках), процентах или миллиграмм-процентах (содержание ценных веществ).

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что понимают под направлением селекции?
2. Какие факторы определяют выбор приоритетного направления селекции сельскохозяйственной культуры?
3. Какие элементы включает понятие «технология селекции»?

4. Назовите два основных свойства, определяющих ценность сорта.
5. Укажите основную характеристику, которую рассматривают как самостоятельную при селекции у всех культур.
6. Что такое экстенсивный и интенсивный сорт? Какой из них более стабилен по урожайности?
7. Каков генетический контроль урожайности сорта?
8. Каковы величина и направление корреляционной связи между урожайностью и другими важнейшими свойствами сорта?
9. Назовите основные методы селекции на урожайность.
10. Каковы основные методы учета урожайности у различных культур в зависимости от их целевого использования?
11. От чего зависит оптимальная продолжительность вегетационного периода?
12. Что такое скороплодность у плодовых культур и какова ее связь со скороспелостью?
13. В чем состоит особенность подбора исходного материала при селекции на продолжительность вегетационного периода?
14. Назовите гены, контролирующие образ жизни у пшеницы (яровой, озимый), укажите характер их наследования.
15. Каким способом создают популяции для отбора на вегетационный период?
16. Перечислите основные признаки и свойства, обеспечивающие высокую технологичность выращивания и уборки. Приведите примеры у различных культур.
17. Что такое детерминантный и индетерминантный тип роста главного побега?
18. Назовите основные причины неосыпаемости семян у различных культур.
19. Приведите пример, когда требования к высокой технологичности противоречивы.
20. Каков генетический контроль признаков и свойств, используемых при селекции на высокую технологичность у различных культур?
21. Приведите пример использования провокационного фона для оценки сортов на высокую технологичность.
22. Что такое биотические, абиотические и эдафические факторы, негативно влияющие на рост и развитие растений?
23. Назовите основные виды засухи, охарактеризуйте их негативное влияние на селекционный материал.
24. В чем заключаются преимущества крестьянских сортов для селекции на адаптивность?
25. Перечислите основные составляющие зимостойкости, особенности их негативного влияния на селекционный материал.
26. Охарактеризуйте основные методы создания популяций для отбора при селекции на адаптивность.

27. Назовите основные методы оценки селекционного материала на адаптивность.
28. В чем причина сложности селекции на устойчивость к факультативным паразитам?
29. Что такое конвергентные и мультилинейные сорта и в чем их принципиальное различие?
30. Что такое вертикальная и горизонтальная устойчивость и каков их генетический контроль?
31. В каких случаях целесообразно создавать конвергентные и мультилинейные сорта, учитывая сложность их селекции?
32. Каковы методы создания сортов с вертикальной и горизонтальной устойчивостью?
33. В чем заключается основная сложность селекции сортов на устойчивость к болезням и вредителям?
34. Что такое пассивная и активная устойчивость сортов к болезням и вредителям?
35. В чем преимущество биотехнологических методов в селекции на устойчивость к болезням в сравнении с традиционными?
36. Каковы методы создания инфекционного фона при селекции на устойчивость к почвенным и аэрогенным патогенам?
37. Что такое толерантность сортов, каковы методы ее оценки?
38. В каких единицах выражают результаты оценки на устойчивость к болезням и вредителям?
39. Охарактеризуйте ступенчатость процесса переработки продукции сорта и ее качество применительно к каждой ступени.
40. Что понимается под оценкой качества конечной продукции сорта в зависимости от культуры?
41. Каковы требования к качеству конечного продукта в связи с конкретной культурой и назначением использования?
42. Перечислите гены высокого содержания лизина у ячменя и кукурузы, укажите характер их наследования.
43. Какова связь между качеством продукции сорта и урожайностью, а также между устойчивостью к болезням и вредителям?
44. Назовите основные методы селекции сортов на качество конечной продукции.
45. Как ведут оценку качества конечной продукции у сортообразцов в различных звеньях селекционного процесса (от ранних к поздним)?
46. В чем особенности оценки качества конечной продукции у многолетних культур?
47. Какие методы оценки качества продукции применяют в селекционной практике в зависимости от культуры?
48. Укажите причины широкого применения косвенных оценок при селекции на качество.
49. В чем выражают результаты оценок качества конечной продукции сортообразцов?

СОЗДАНИЕ
ГЕТЕРОЗИСНЫХ
ГИБРИДОВ

Гетерозис, как известно из курса генетики, представляет собой увеличение продуктивности растений в результате гетерозиготности. Увеличивается не только продуктивность, но и адаптивность, устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды. Все это ведет к росту урожайности, что и составляет ценность этого явления для селекции. Идея использования гетерозиса у растений для увеличения урожая возникла свыше 250 лет назад. Ее высказал еще в 1760 г. немецкий ботаник Й. Г. Кельрейтер — адъюнкт Петербургской академии наук. Он проводил опыты по скрещиванию различных видов табака и обнаружил, что по размерам вегетативных органов (стеблей и листьев) гибриды намного превосходят родительские формы. На основании этих опытов ученый разработал схему получения высокоурожайных межвидовых гибридов первого поколения табака для одноразового использования в производстве. Однако только по прошествии 200 лет эта идея была реализована первоначально на кукурузе американскими исследователями

(Д. Билл, Г. Шелл, Д. Джонс), а затем и на других культурах во многих странах.

В настоящее время для объяснения явления гетерозисного эффекта гибридов F_1 рассматриваются следующие теории:

- теория сверхдоминирования, объясняющая проявление гетерозиса гетерозиготным состоянием генов у гибридов ($AA < Aa > aa$);
- теория доминирования, предусматривающая возникновение гетерозиса объединением большого количества доминантных аллелей в одном организме, а не просто их гетерозиготным состоянием;
- теория генетического баланса, которая основана на ядерно-плазматическом взаимодействии у гибридов, обуславливающим физиологическую сбалансированность процессов обмена веществ.

По мнению многих исследователей, все предложенные теории, объясняющие гетерозис, не являются взаимоисключающими, поэтому нет оснований полагать, что такое сложное явление обуславливается каким-то одним типом взаимодействия.

18.1. ПРЕИМУЩЕСТВА ГЕТЕРОЗИСНЫХ ГИБРИДОВ F_1

У самоопыляющихся культур гетерозис в наибольшей степени проявляется в первом гибридном поколении, где все растения гетерозиготны. В последующих поколениях уровень гетерозиса снижается вследствие расщепления и появления гомозигот по локусам, которые в F_1 были гетерозиготными.

У перекрестноопыляющихся культур преимущество первого гибридного поколения перед родительскими формами обычно выражено в меньшей степени, чем у самоопылителей, поскольку родители гетерозиготны. Селекция, тем не менее, нашла способ увеличить гетерозис первого поколения и у перекрестников, используя для этого линии, полученные путем многократного принудительного самоопыления и отбора.

Использование гетерозиса F_1 ввело в практику возделывания сельскохозяйственных культур, помимо сортов, гетерозисные гибриды. Семена их для товарных посевов приходится каждый раз получать заново, что означает дополнительные затраты в этом своеобразном семеноводстве по сравнению с семеноводством обычных сортов, которые при определенных условиях с лихвой окупаются стоимостью дополнительной продукции. Здесь есть и другие плюсы. Гетерозисные гибриды перекрестноопыляющихся культур, поскольку это F_1 , полученные от практически гомозиготных линий, значительно более выровнены по признакам и свойствам, чем сорта, что делает их технологичнее при возделывании и уборке. Они позволяют легко объединять хозяйственно ценные свойства родительских форм (в рамках особенностей их наследования), поскольку при использовании только первого поколения расщепления не наблюдается. В предыдущей главе было показано, что таким образом можно сочетать вертикальную и горизонтальную устойчивость к болезням.

Родительские формы, которые необходимы для получения гибрида, находятся у селекционера, поэтому без его ведома никто семена гибрида получить не может. Отпадает необходимость в защите этого селекционного достижения от незаконного использования, которая вынуждает владельцев сортов получать на них патенты и заключать лицензионные договоры с семеноводческими хозяйствами на предмет получения денежного вознаграждения (роялти) за использование сорта. В случае гибридов стоимость их входит в стоимость семян.

Селекция использует гетерозис в ряде случаев и в обычных селекционных программах по созданию сортов. Так, сорта вегетативно размножаемых культур могут быть гетерозиготны, и в известной мере урожайность их основывается на гетерозисе. Это картофель, топинамбур, сахарный тростник, плодовые и ягодные культуры. При получении новых генераций посадкой клубней, размножении отводками или путем прививок уровень гетерозиса сохраняется, поскольку расщепление отсутствует. Урожайность сортов перекрестноопыляющихся культур, размножающихся

семенами, также зависит от гетерозиса, поскольку они популятивны и гетерозиготны. Но здесь примерно постоянный уровень гетерозиса поддерживается за счет панмиксии, все время «поставляющей» в популяцию гетерозиготы.

Хотя в разобранных случаях селекция тоже создает определенный гетерозисный эффект, но под понятием «селекция на гетерозис», или «гетерозисная селекция», понимаются только выведение гибридов F_1 , семена которых для новой генерации нужно получать каждый раз заново.

18.2. СПОСОБЫ РАСЧЕТА ЭФФЕКТА ГЕТЕРОЗИСА

Существуют разные способы расчета эффекта гетерозиса. Для целей селекции больше всего подходит урожайность гибрида, выраженная в процентах от урожайности наиболее урожайного родителя:

$$\frac{F_1 - ЛР}{ЛР} \times 100\%, \quad (1)$$

где F_1 — среднее арифметическое показателя урожайности первого поколения (F_1) гибридов; ЛР — среднее арифметическое показателя урожайности лучшей родительской формы.

При малочисленности образцов прибегают и к сравнению продуктивности растений в предположении, что ценометрические показатели мало отличаются (у культур, имеющих большую площадь питания, заведомо не отличаются) от продуктивности отдельного растения.

Величину гетерозиса часто определяют как отношение разницы между урожайностью гибрида F_1 со средней урожайностью обеих родительских форм:

$$\frac{F_1 - СР}{СР} \times 100\%, \quad (2)$$

где СР — среднее арифметическое показателей урожайности обеих родительских форм.

Указанный показатель не всегда удовлетворяет селекционера. Лучший родитель может уступать лучшим со-

временным сортам региона, в частности сорту-стандарту, а в случае, если речь идет о межлинейных гибридах перекрестноопыляющихся культур, разрыв очень велик, поскольку самоопыленные линии — продукты инбридинга — депрессивны. Поэтому введено понятие конкурсного гетерозиса — это превышение по урожайности стандарта и других сортов у гибридов в конкурсном сортоиспытании в абсолютных величинах или в процентах:

$$\frac{F_1 - st}{st} \times 100\%, \quad (3)$$

где st — среднее арифметическое показателя урожайности стандарта.

Данный показатель, естественно, зависит не только от уровня гетерозиса, и потому не отражает точно гетерозисного эффекта, однако отвечает селекционной задаче — создать гибрид, который бы превышал по урожайности существующие сорта и гибриды. Это определяется на заключительном этапе селекции, в конкурсном сортоиспытании. На более же ранних этапах сравнение ведется сопоставлением со всеми образцами питомника, среди которых может быть и стандарт с использованием специальных методов, о которых будет сказано далее.

18.3. ПЕРЕВОД КУЛЬТУРЫ НА ГИБРИДНУЮ ОСНОВУ. УСЛОВИЯ ТАКОГО ПЕРЕВОДА

Замену сортов гетерозисными гибридами принято называть переводом культуры на гибридную основу. Чтобы он был успешным, требуется выполнение ряда условий. Нужны эффективные и нетрудоемкие методы эмаскуляции (элиминации мужских генеративных органов) у материнской формы гибрида. Отцовская форма должна иметь достаточно большую пыльцевую продуктивность, в особенности если гибридизация проводится методом свободного опыления. У культур, в плодах которых после опыления формируется большое число семян, бывает принудительное опыление (томаты, табак и др.). Цветки материнской

формы должны хорошо опыляться и иметь высокий процент завязывания гибридных семян. Материнские и отцовские формы — совпадать по времени цветения. Необходим достаточно высокий и стабильный уровень гетерозиса, последнее условие особенно важно для культур сплошного сева, так как в густом посеве гетерозис проявляется слабее. В результате затраты на получение гибридных семян не только окупятся, но и принесут прибыль.

То, что названные условия далеко не всегда удается удовлетворить, показывают многочисленные примеры. У многих культур проблема массового получения гибридных семян не решена по различным причинам, чаще всего из-за отсутствия эффективных методов эмаскуляции. Ясно, что ручная кастрация у культур с обоеполыми цветками, в плодах которых формируется только одно семя (пшеница, ячмень, овес, просо и др.), для этой цели абсолютно не подходит, а другие способы в настоящее время либо не найдены, либо ненадежны.

При попытке создать гибридный лен на основе цитоплазматической мужской стерильности селекционеры столкнулись с эффектом изменения в морфологии цветка (трубчатость, мелкоцветковость), которые мешают энтомофильному опылению. Материнские линии ячменя с таким же типом стерильности оказались слишком позднеспелыми по сравнению с раноцветущими отцовскими формами. Пшеница и рожь дают в сомкнутом посеве гораздо меньший гетерозис, чем при посеве ширококормном (впрочем, экономически приемлемом). Трудности перевода многих культур на гетерозисную основу не являются фатальными: селекция ищет пути их преодоления и знает примеры, когда это удалось сделать (например, у риса и ржи).

18.4. ТИПЫ ГИБРИДОВ

В производстве в настоящее время используют различные типы гибридов. Это зависит от особенностей культуры: биологии опыления, коэффициентов размножения, норм высева, хотя разные типы могут быть свойственны одной и той же культуре вследствие приуроченности к раз-

ным регионам возделывания и просто потому, что гибрид того или иного типа оказался наиболее удачным.

Если обозначить линии буквами A, B, C и т. д., а сорта — S , то формулы гибридов записывают следующим образом:

Тип гибрида	Формула
Простой межлинейный	$A \times B$
При использовании в гибридизации сестринских линий (A_1, B_1 и т. д.) получают модифицированные гибриды	
Простой модифицированный	$(A \times A_1) \times (B \times B_1)$
Трехлинейный	$(A \times B) \times C$
Трехлинейный модифицированный	$(A \times B) \times (C \times C_1)$
Двойной межлинейный	$(A \times B) \times (C \times D)$
Сортолинейный	$S \times A$ или $S \times (A \times B)$
Линейно-сортной	$(A \times B) \times S$
Сложный пятилинейный	$[(A \times B) \times C] \times (D \times E)$
Сложный шестилинейный	$[(A \times B) \times C] \times [(D \times E) \times F]$
Сложный семилинейный	$\{[(A \times B) \times C] \times G\} \times [(D \times E) \times F]$
Сложный линейно-сортной	$[(A \times B) \times S] \times [(D \times E) \times F]$

Межсортные гибриды используют у самоопыляющихся культур, поскольку сорта, как правило, гомозиготны и могут быть относительно чистыми. У перекрестников использование их обычно экономически неоправданно: слишком мала прибавка от гетерозиса. Хотя именно с межсортных гибридов кукурузы началась селекция на гетерозис. Такие гибриды получил американский селекционер Д. Билл в 1878 г. Выбор объекта был не случайным: кукуруза — важная продовольственная и кормовая культура США, а получение гибридных семян у нее относительно простое, достаточно в совместном посеве материнской и отцовской форм удалить у первой метелки до цветения.

Попытка ввести в производство межсортные гибриды кукурузы оказалась неудачной по экономическим причинам. У этих гибридов гетерозис едва достигал 10...12% и не покрывал расходы на их получение.

Межлинейные гибриды дают у перекрестников более высокий гетерозис. Прибавка в урожай составляет 30...40% по сравнению с сортами (или другими популяциями), из которых получены линии. Их используют и у самоопылителей, склонных к факультативному перекресту, вследствие чего сорта оказываются генетически неоднородными (сорго), и в других случаях, когда сорта популятивны по другим причинам. Использовать самоопыленные линии для получения гибридов (у кукурузы) предложил американский исследователь Г. Шелл еще в 1909 г. (он же является автором термина «гетерозис»). Их получают путем многократного принудительного самоопыления и отбора лучших растений. При самоопылении у перекрестников наблюдается инбредная депрессия (рис. 18.1), в результате которой продуктивность самоопыленных линий в 2...3 раза ниже, чем популяций, из которых они получены.

Однако их генотип освобожден от летальных и полуметальных рецессивных аллелей и просто аллелей, снижающих продуктивность, которые в популяциях присутствуют под прикрытием доминантов. При самоопылении происходит их гомозиготизация и они выпадают из популяции вследствие гибели или потому, что не попадают в отбор для дальнейшего самоопыления. Возможно, этим и объясняется, что при скрещивании линий урожайность гибридов не только превосходит урожайность линий, что

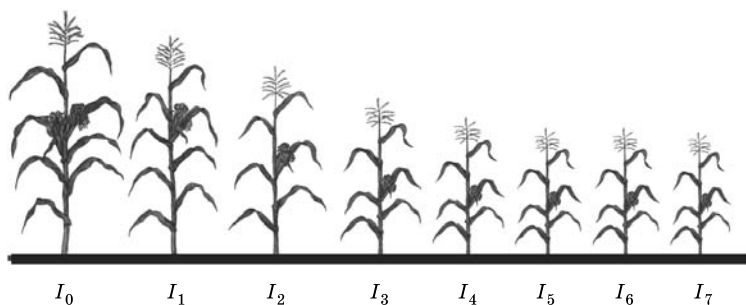


Рис. 18.1
Инбредная депрессия у кукурузы:

крайнее левое растение — исходный перекрестноопыляемый сорт, далее слева направо показаны растения соответственно 1...7-го поколений, получаемые путем принудительного самоопыления.

было бы неудивительно, но и значительно превосходит урожайность исходной популяции.

Попытка возделывания простых, полученных скрещиванием двух линий гибридов кукурузы во времена Шелла успеха не имела. Слишком велик был недобор урожая на участках размножения линий и на участках гибридизации, где высевались те же низкоурожайные линии в качестве материнского компонента для получения гибридных семян. Кроме того, на участках размножения и выращивания гибридных семян 25...35% площади поля занято опылителями, урожай с которых не используется в качестве семян. Эти потери плюс стоимость работ по гибридизации плохо компенсировались высоким урожаем первого поколения в производственных посевах. Только в 1950-е гг. удалось найти пути получения более урожайных линий, и простые межлинейные гибриды кукурузы получили распространение. Но у культур-самоопылителей, линии которых высокоурожайны, они были распространены изначально (просо, рис, сорго и др.).

Проблему рентабельности гибридной кукурузы первоначально удалось решить Д. Джонсу (США), который в 1918 г. предложил получать двойные межлинейные гибриды, т. е. скрещивать между собой два простых гибрида. Схема несколько усложнилась, зато на участке гибридизации простых гибридов, благодаря их высокой урожайности, был достигнут очень высокий коэффициент размножения. Это позволило для получения такого же количества семян, как и в случае использования простого гибрида, резко сократить площадь посева на участке гибридизации линий, а значит, и участки их размножения. Причем урожайность двойных гибридов при удачном подборе линий незначительно уступала урожайности простых гибридов, хотя расщепление имеет место (ведь это уже второе поколение простых гибридов), однако возникают и новые гибридные локусы.

Опыт возделывания простых и двойных межлинейных гибридов показал, что первые особенно успешны в комфортных условиях возделывания, вторые имеют преимущество адаптивности за счет более богатой генетической

основы и некоторой популятивности. Продолжая ту же тенденцию, Ю. К. Кобелев (ВСГИ, Одесса) предложил создавать еще более сложные гибриды — пяти-, шести- и даже семилинейные. Это позволяет еще больше сэкономить на участках гибридизации простых гибридов и участках размножения линий, но удлиняет время получения конечной партии семян для использования в товарных посевах и несколько снижает урожайность. Впрочем, последнее удастся компенсировать за счет широкой адаптивности, если гибрид предназначен для посева на территории с неблагоприятными абиотическими условиями.

В других типах гибридов кукурузы (сортолинейных, линейносортовых) в качестве материнской формы берется форма с большим коэффициентом размножения — сорт, простой гибрид, — поскольку на участке гибридизации на один рядок отцовского компонента приходится обыкновенно три рядка материнского (пыльцы хватает), и значит, семян материнских форм требуется больше. Какой гибрид предлагать производству, зависит и от условий возделывания, и от ценности конкретного гибрида, который удалось получить. В США в настоящее время возделываются преимущественно простые гибриды. В России, с ее менее благоприятным климатом, доля трехлинейных и двойных межлинейных составляет 45%, остальное — простые гибриды.

У кукурузы тоже практикуется создание сложных гибридных популяций путем смешения семян гибридов. Такие популяции позволяют пересевать их ряд лет, имея не слишком большое снижение урожайности: гетерозис поддерживается за счет богатого генетического состава и панмиксии.

Выше уже было сказано, что у самоопылителей используют простые межсортовые или (если необходимо довести сорт до чистоты) межлинейные гибриды (например, у склонного к перекресту самоопылителя сорго). Несмотря на невысокий коэффициент размножения, у культур сплошного сева используют простые гибриды еще и потому, что коэффициент размножения удастся очень сильно повысить в широкорядных посевах (рис, рожь и др.). Наконец, простые гибриды широко используют у

овощных культур частично из-за небольшой потребности в семенах (томат, огурец, перец и др.), частично из-за высокого коэффициента размножения, свойственного культуре (капуста, морковь).

18.5.

СОЗДАНИЕ САМООПЫЛЕННЫХ ЛИНИЙ

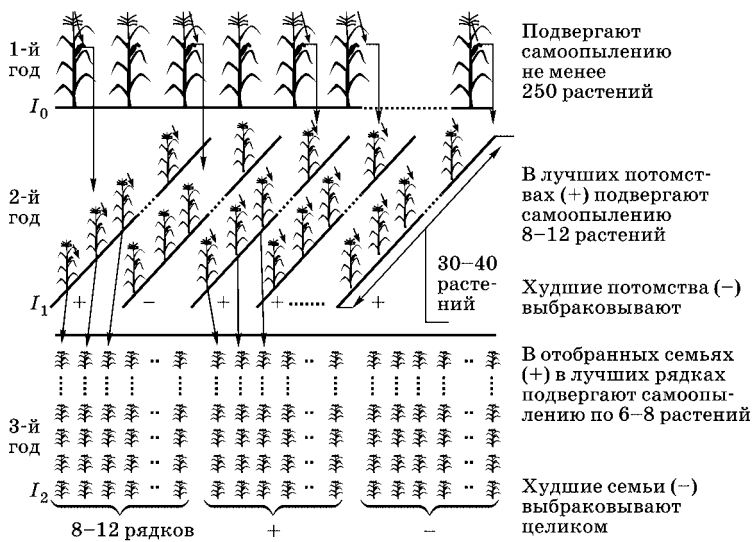
Самоопыленные линии у перекрестноопыляющихся культур получают в результате многократного самоопыления и отбора (см. рис. 18.2).

Другой способ — использование гаплоидов. Он значительно ускоряет создание гомозиготных линий, но не обеспечивает столь широкий рекомбинагогенез, как классический способ.

Дело в том, что известные на сегодняшний день методы получения гаплоидов не обеспечивают выход их в большом, достаточном для практических целей, количестве. Например, у кукурузы выход матроклиных гаплоидов составляет только 0,5...1,3% от общего количества получаемых особей. Между тем ценные самоопыленные линии возникают очень редко — по литературным данным, один на тысячу. Не случайно выдающиеся линии используют во многих гибридах. Так, для успеха работы нужно, чтобы популяция, из которой намечено получить линии (сорт, гетерозисный гибрид), обладала высокой урожайностью и другими ценными хозяйственными свойствами, установленными в результате предварительного испытания. По этой же причине необходимо также большое число растений, которые первоначально подвергаются самоопылению.

У кукурузы самоопыляют ежегодно 250 початков исходного образца. Заранее изолируют початок и метелку (чтобы не попала чужая пыльца), а затем при достижении готовности рылец к восприятию пыльцы срезают метелку и подставляют ее в изолятор с початком. В некоторых селекционных учреждениях используют метод «рукавов», который заключается в совместной изоляции обоих соцветий, что значительно сокращает объем работы (см. рис. 18.3). Таким образом, применяется та же техника, что и при получении гибридов для выведения сортов.

Питомник отбора



Семена с каждого самоопыленного початка I_3 делят пополам и высевают:

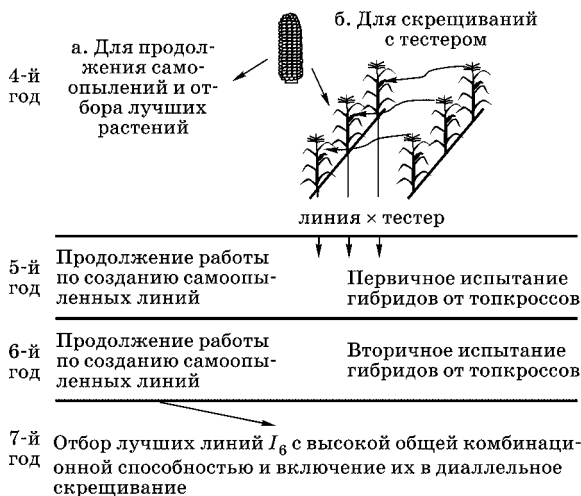


Рис. 18.2

Схема получения самоопыленных линий путем многократного принудительного самоопыления [9]

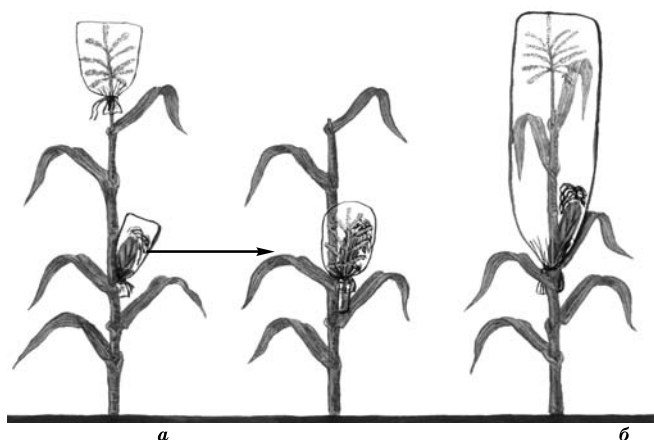


Рис. 18.3
Техника самоопыления у кукурузы:

а — с предварительной изоляцией метелки и початка и последующим подставлением срезанной метелки под общий изолятор; *б* — молдавский метод «рукава».

У кукурузы самоопыление удается хорошо. Но есть культуры, у которых семена от самоопыления по разным причинам не завязываются (например, пыльца не прорастает на рыльцах пестика вследствие наличия механизмов гаметофитной или спорофитной самонесовместимости), поэтому применяют различные приемы, чтобы ее снять. Например, сахарную свеклу выращивают при низкой температуре порядка 10...12°C, подбирая местности с такой температурой (предгорья). У капусты применяют гейтеноемное опыление недозрелых рылец пестиков в бутонах нормальной пылью, взятой с раскрывшихся цветков этого же соцветия.

Для получения практически однородной и гомозиготной линии требуется 5...6 поколений. В каждом инбредном или инцухт-поколении, которые обозначают буквой *I* (generation of inbred) или *S* (generation of selfing) с номером в индексе, указывающим на поколение инбридинга ($I_1, I_2...I_n$) ведут браковку инбредных семей целиком, а из других отбирают лучшие растения, у кукурузы — початки. Потомство их высевает на следующий год, и операция повторяется. Постепенно происходит выравнивание

растений в пределах семьи вместе с падением общей продуктивности из-за инбредной депрессии. Поэтому в ранних инбредных поколениях отбирают в семье больше растений (у кукурузы — початков), чем в поздних. У кукурузы отбирают из удачных семей в I_1 поколении 10...12 лучших растений для повторного опыления, а в последних инцухт-поколениях отбор может быть сокращен до 4...5, при том что численность растений в семье поддерживают на стандартном уровне, высевая 25...30 семян.

К $I_5...I_6$ линии выравниваются и достигают инбредного минимума, после чего при продолжении самоопыления их жизнеспособность и продуктивность стабилизируются.

18.6. ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ

Следующий этап — определение комбинационной способности линий. Различают общую (ОКС) и специфическую комбинационную способность (СКС). Общая комбинационная способность определяется в отдельности для каждой линии, специфическая — для каждой пары линий, которая в случае высокой СКС может получить статус простого межлинейного гибрида. Высокая ОКС означает, что линия способна давать достаточно высокий гетерозис в скрещивании с любой линией. Но наилучшую комбинацию может указать только высокая СКС. Поэтому сначала нужно протестировать все линии на ОКС, а затем лучшие — на СКС в гибридных парах. Это можно сделать и за один прием в так называемых диаллельных скрещиваниях, т. е. скрещиваниях во всех возможных комбинациях — каждая линия скрещивается со всеми изучаемыми линиями. Далее проводится диаллельный анализ, математический аппарат которого рассматривается в курсах биометрии, позволяющий рассчитать ОКС и СКС. Этот анализ неудобен тем, что число комбинаций слишком велико. Оно выражается формулой $n \times (n - 1)$, где n — число линий. Если имеется 100 линий, а это еще не самое большое число для крупного селекционного учреждения, то число комбинаций —

прямых и обратных — составит 9900. Если оставить только прямые скрещивания, то и это составит внушительный объем $n \times (n - 1)/2$ (4950 комбинаций). Поэтому прибегают к топкроссам или тестерному методу.

Метод был предложен Дэвисом и заключается в том, что весь набор линий скрещивают с одним образцом — тестером, который представляет собой популяцию со средней комбинационной способностью (высокая не давала бы возможность дифференцировать линии по ОКС). Именно популятивность тестера дает возможность выявить ОКС, так как каждый образец скрещивается как бы с несколькими линиями. Далее определяют среднюю величину (т. е. \bar{x}) ОКС как прибавку (в %) к урожайности исходных сортов-популяций по всем скрещиваниям. Выбирают линии, показавшие ОКС выше средней, и скрещивают их между собой по полной диаллельной схеме с целью определения СКС.

Не принципиально, будут ли испытуемые на ОКС линии при скрещивании с тестером взяты в качестве материнской или отцовской формы. Но второй вариант имеет то преимущество, что гибридные семена по крупности будут однородны, от чего во многом зависят начальные темпы роста всходов. Это будет способствовать более объективной интерпретации эффектов комбинационной способности. Недостаток данного варианта — необходимость ручного опыления.

В случае использования тестера в качестве отцовской формы каждую линию, испытываемую на ОКС, высевают в один рядок. Далее каждые три рядка линий чередуют с рядом тестера. Для большей надежности совмещения фаз цветения линий и тестера последний высевают в разные сроки. Перед началом цветения на материнских линиях обрывают метелки. Также необходимо обеспечить данное поле надежной пространственной изоляцией от других цветущих посевов данной культуры, а линии будут опыляться исключительно пылью тестера. Этот вариант исключает ручное опыление (т. е. парное скрещивание) и значительно сокращает объем работы. Однако в результате гибридные семена будут неоднородны по крупности.

Использование двух и более тестеров повышает надежность оценки, но увеличивает трудоемкость.

Определение ОКС можно начинать, когда создание линий еще не завершено. Можно оценивать ОКС, начиная с третьего инцухт-поколения, когда инбредные семьи достигли некоторой однородности, не прерывая самоопыления (рис. 18.2). Скрещивают с тестером лучшие растения, которые продолжают самоопылять. Можно скрещивать с тестером не все отобранные растения, а только часть или даже одно, по которому и судить о свойственной семье ОКС. Гибриды от скрещивания с тестером высевают на следующий год для определения ОКС. Каждый раз новые отборы будут оставлены для дальнейшей работы, если по результатам топкроссов семья окажется с высокой ОКС, или исключены из дальнейшей работы при противоположных результатах. Может быть проведено и повторное тестирование.

После выделения линий с высокой ОКС необходимо провести испытание их на специфическую комбинационную способность по полной диаллельной схеме (как было указано выше). При определении СКС целесообразно испытывать гибриды F_1 в различных почвенно-климатических условиях и в разные годы, поскольку специфическая комбинационная способность намного сильнее, чем ОКС, подвержена влиянию взаимодействий генотипа со средой.

С выявлением комбинации с высокой СКС, собственно селекционный процесс заканчивается, если конечной целью является создание простых межлинейных гибридов. Однако во многих странах мира по экономическим причинам весьма значительна доля двойных межлинейных гибридов. Известно, что не от каждой комбинации простых гибридов можно получить высокоурожайный и экологически пластичный двойной межлинейный гибрид. Из этого следует, что для достижения нужных результатов требуется провести диаллельные скрещивания большого количества простых гибридов и их испытания на комбинационную способность. Например, из 10 линий можно составить 45 простых и 630 двойных гибридов (без реципрокных). Выполнить эту работу не под силу даже крупному селекцентру.

Формула, позволяющая рассчитать все возможные комбинации двойных межлинейных гибридов:

$$K = \frac{n(n-1)(n-2)(n-3)}{8},$$

где n — число линий.

М. Дженкинс (М. Т. Jenkins, 1934) исследовал четыре метода, с помощью которых по продуктивности простых гибридов можно предсказать урожайность двойных межлинейных гибридов.

1. Определение средних показателей для всех шести комбинаций простых гибридов, в которых можно скрестить четыре линии: $A \times B$, $A \times C$, $A \times D$, $B \times C$, $B \times D$ и $C \times D$ (без реципрочных).

2. Определение средних показателей четырех гибридов из шести, которые не участвовали в двойном межлинейном гибриде. Для гибрида $(A \times B) \times (C \times D)$ — это комбинации $A \times C$, $A \times D$, $B \times D$ и $B \times C$.

3. Определение средних показателей для всех возможных простых гибридов. В нашем примере это $4 \times (4 - 1) = 12$: $A \times B$, $B \times A$, $A \times C$, $C \times A$ и т. д.

4. Определение средних показателей для четырех гибридов, в которых материнской формой является линия, а отцовской — тестер.

При проверке соответствия указанных методов с фактическими результатами Дженкинс получил следующие коэффициенты корреляции: для метода 1 — 0,75; 2 — 0,76; 3 — 0,73 и 4 — 0,61. На основании полученных данных он предложил метод 2, где фактическая урожайность двойного гибрида наиболее тесно коррелирует со средней урожайностью четырех простых гибридов, составленных из тех же линий в комбинациях, не входящих в данный двойной межлинейный гибрид. Таким образом, урожайность двойного гибрида можно довольно точно рассчитать по формуле

$$(A \times B) \times (C \times D) = \frac{(A \times C) + (A \times D) + (B \times C) + (B \times D)}{4},$$

где A , B , C , D — линии, составляющие двойной межлинейный гибрид.

Исходя из полученных данных, Дженкинс высказал мнение, что если средний урожай обоих простых гибридов $A \times B$ и $C \times D$ будет выше урожая двойного гибрида $(A \times B) \times (C \times D)$, то порядок сочетания линий выбран неправильно, иное их расположение дало бы более урожайный гибрид.

На основании урожайности, установленной для простых гибридов, можно также определять теоретический урожай трехлинейных гибридов по формуле

$$(A \times B) \times C = \frac{(A \times C) + (B \times C)}{2},$$

где A, B, C — линии, составляющие трехлинейный гибрид.

Формула, позволяющая рассчитать все возможные комбинации трехлинейных гибридов:

$$K = \frac{n(n-1)(n-2)}{2},$$

где n — число линий.

В случае если имеем 10 линий, можно получить 360 сочетаний трехлинейных гибридов (для простых гибридов в этом случае получим только 45).

Однако следует иметь в виду, что математически определенная урожайность гипотетических двойных гибридов не всегда соответствует реальности. Всевозможные эпистатические эффекты, и особенно взаимодействие генотипа со средой, могут вызвать отклонения от реальной урожайности. Теоретические расчеты ценности двойных межлинейных гибридов дают возможность исключить из дальнейшей работы явно неперспективные комбинации. А оставшееся небольшое количество лучших сочетаний самоопыленных линий следует подвергнуть дальнейшей оценке в поле.

От представленной выше схемы в практической селекции могут быть большие отклонения. Так, вместо тестера — популяции может быть применена перспективная линия, уже зарекомендовавшая себя в других гибридах. Таким образом, будет сразу определена специфическая комбинационная способность и предложены перспективные простые межлинейные гибриды.

18.7. УЛУЧШЕНИЕ САМООПЫЛЕННЫХ ЛИНИЙ

Параллельно с испытанием на комбинационную способность можно вести работу по улучшению линий, вводить в них гены, контролирующие важные хозяйственные свойства (например, ген высокого содержания лизина), скрещивать сестринские линии с последующим самоопылением, что позволяет повысить их продуктивность (медленный инбридинг). Сестринские линии, отобранные из одной семьи на заключительном этапе самоопыления, иногда используют, чтобы повысить продуктивность родительских форм простых гибридов, скрещивая их между собой. Поскольку они генетически близки, гибрид по однородности приближается к обычной линии и рассматривается как таковая. Вместе с тем значительно снижается инбредная депрессия и указанные гибриды довольно урожайны. Скрещивание таких линий-гибридов рассматривается как простой гибрид $[(A \times A_1) \times (B \times B_1)]$. Он однороден (в отличие от двойных гибридов, у которых при скрещивании простых гибридов наблюдается расщепление) и высокоурожаен.

Рекуррентный отбор на комбинационную способность, параллельный созданию самоопыленных линий, позволяет с самого начала контролировать ОКС и проводить браковку по этому признаку. Он заключается в том, что в исходной популяции лучшие растения самоопыляют. Одновременно часть пыльцы от каждого растения используют для получения гибридов с тестером. На следующий год высевают потомство самоопыленных растений и потомство топкроссов. Анализ последнего покажет, какие первоначально взятые в самоопыление растения в перспективе дадут линии с высокой ОКС, потомство остальных подлежит браковке. Но результаты такого анализа будут получены, когда культура уже созрела. Чтобы не терять год, для получения нового инбредного поколения лучшие растения в каждой семье продолжают самоопылять, как и при определении ОКС в процессе получения самоопыленных линий (описанного выше), хотя семена их в семьях,

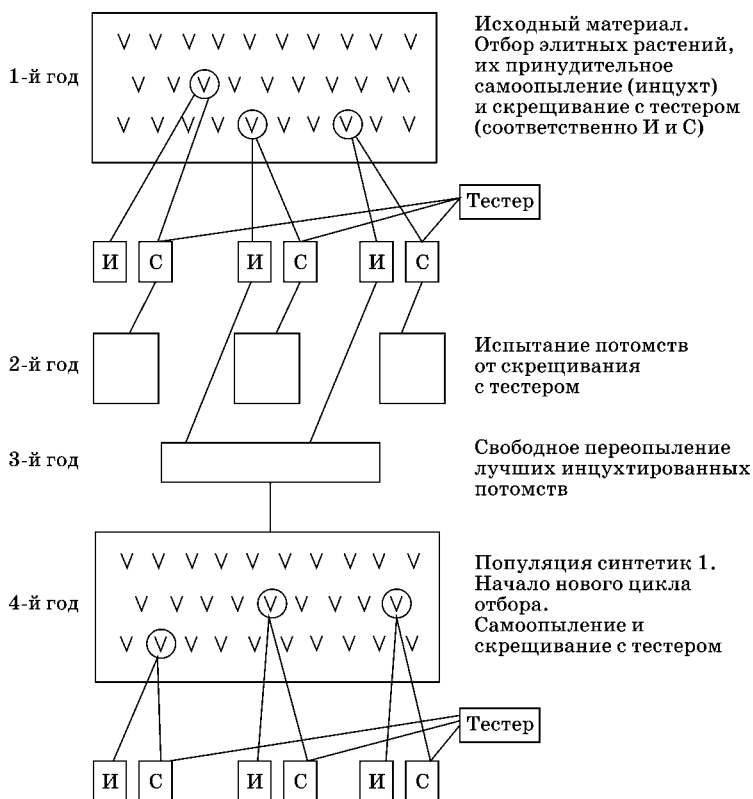


Рис. 18.4
Схема рекуррентного отбора на ОКС

забракованных по результатам топкроссов, будут исключены из дальнейшего посева. Семена всех отобранных линий смешивают в новую популяцию, генофонд которой имеет больше шансов на получение относительно более урожайных линий с высокой ОКС. Первый цикл рекуррентного отбора завершен (рис. 18.4).

Подобным же образом может быть получен второй и последующие циклы. Но более двух циклов обыкновенно не проводят, а переходят к обычной процедуре получения самоопыленных линий. При использовании рекуррентного отбора получают более урожайные линии, чем обычно

за счет линий с высокой ОКС, переопыление которых дает продуктивные генотипы. Это еще один способ повысить продуктивность линий, необходимую для создания простых гибридов (выше уже указаны такие способы, как медленный инбридинг и скрещивание сестринских линий для создания линий-гибридов).

Рекуррентный отбор может быть реципрокным (рис. 18.5). В таком отборе участвуют две исходных популяции, каждая из которых является тестером для другой (для опыления собирают пыльцу со многих растений). Популяции подбирают по принципу генетической дивергенции (возможно, менее родственные по их генофонду). Это увеличивает шансы на обнаружение пар с высокой СКС на заключительном этапе селекции, когда будут получены самоопыленные линии из обеих популяций.

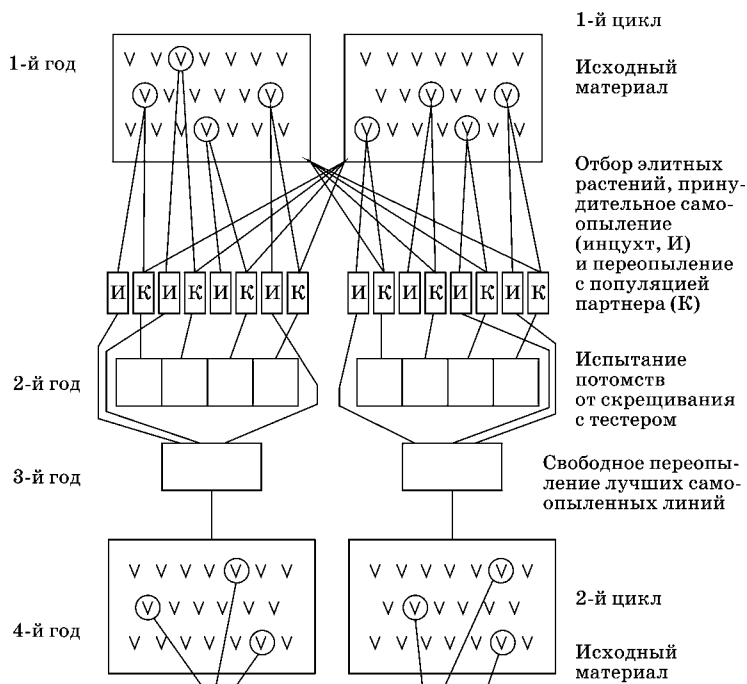


Рис. 18.5

Схема реципрокного рекуррентного отбора на ОКС и СКС

18.8. СПОСОБЫ ПОЛУЧЕНИЯ ГИБРИДНЫХ СЕМЯН В ПРОМЫШЛЕННОМ ОБЪЕМЕ У РАЗЛИЧНЫХ КУЛЬТУР. ТЕХНОЛОГИЯ ИХ РЕАЛИЗАЦИИ

Гибридные семена у разных культур можно получить различными способами. Для этого используют:

- удаление мужских элементов (у двудомных — мужских экземпляров в рядках материнской формы) вручную;
- ЦМС — цитоплазматическую мужскую стерильность;
- ЯЦМС — ядерно-цитоплазматическую мужскую стерильность;
- ГМС или ЯМС — генную или ядерную мужскую стерильность;
- ФМС — функциональную мужскую стерильность;
- самонесовместимость и маркерные гены;
- женские линии у однодомных, раздельнополых культур;
- лонгостилию и протерогинию;
- гаметоциды.

У некоторых культур получение гибридных семян делается вручную. Уже было отмечено, что у кукурузы в начале просто обрывали метелки у материнской формы до цветения. Затем стали использовать ядерно-цитоплазматическую мужскую стерильность. Массовое поражение гибридов кукурузы со стерильной цитоплазмой техасского типа, который использовали в США, заставило вновь вернуться к ручному обрыванию метелок.

У культур с обоеполами цветками, у которых в плодах завязывается большое число семян, а нормы высева невелики, ручная кастрация до сих пор применяется широко (мак масличный, табак и др.). В Индии таким способом получают гибридные семена хлопчатника, в Болгарии применяют ручную кастрацию у томатов. Удаляют мужские цветки у однодомных раздельнополых овощных культур из семейства тыквенных. У двудомных культур (конопля, шпинат) из рядков, в которых посеяна материнская форма, удаляют до цветения мужские экземпляры.

Гетеростилия — это один из типов самонесовместимости у растений, обеспечивающий естественное перекрест-

ное опыление внутри популяции. У гречихи имеется сложный ген, обозначаемый S , который состоит из пяти субгенов, каждый из которых контролирует свой признак (G — длину столбика, I^s — реакцию несовместимости столбика, I^p — реакцию несовместимости пыльцы, P — размер пыльцевых зерен, A — длину тычинок). Каждый субген имеет рецессивные и доминантные аллели. Поскольку субгены сцеплены в блок генов, то их обычно не выделяют отдельно, а пишут Ss — короткостолбчатый генотип, ss — длинностолбчатый генотип. При их естественном переопылении в потомстве всегда будет одинаковое количество растений с исходными сочетаниями аллелей гена несовместимости.

Из сказанного следует, что явление гетеростилии может быть использовано для получения гибридных семян без ручной кастрации. Для этого нужно удалить из рядков материнской формы растения с одним из этих типов (либо длинностолбчатые, либо короткостолбчатые).

Как уже было отмечено выше, при опылении между растениями одного типа семена не завязываются. Поэтому опыление материнского компонента происходит исключительно за счет пыльцы отцовского. Наиболее важной культурой, у которой возможен такой способ получения гибридных семян, является гречиха. Однако применения он не получил из-за того, что гетеростильные типы не так просто отличить, а коэффициент размножения у гречихи невелик.

Иногда ручной способ получения гибридных семян не требует эмаскуляции. У некоторых форм томатов обнаружено явление лонгостилии — столбик пестика удлиннен и рыльца значительно выше тычинок. Это можно использовать для ручного опыления без кастрации цветков материнской формы. В селекции способ пока применения не нашел, потому что такие формы не обладают достаточно высокой комбинационной способностью. То же самое нужно сказать и о протерогинии (более раннем созревании рылец по сравнению с пыльцой), которое наблюдается у некоторых культур (рапс).

Для культур с обоеполыми цветками, у которых в плоде образуется только одно семя (все зерновые, подсолнечник

и др.) способ элиминации мужских элементов вручную в достаточно большом масштабе неприемлем. Кастрация слишком трудоемка, и необходимого количества семян таким путем получить нельзя. Для этого используют другие способы. Один из самых эффективных — применение мужской стерильности. Она, как отмечено выше, бывает четырех видов.

ЯЦМС у кукурузы обнаружили почти одновременно С. Родс (США) и М. И. Хаджинов (СССР). Позднее она была выявлена у сорго, сахарной свеклы, подсолнечника, риса, капусты и ряда других культур. У некоторых культур (пшеница, ячмень, лен) ЯЦМС найти не удалось, но она была получена в насыщающих межвидовых скрещиваниях (у льна скрещиванием подвидов), когда ядро перечисленных видов объединили с цитоплазмой других видов. Для этого провели серию беккроссов, используя в первом скрещивании другой вид в качестве материнского компонента, а в последующих в том же качестве — потомков очередного беккросса. Так, у мягкой пшеницы для получения ЯЦМС в США использовали пшеницу Тимофеева, а в Японии — один из видов эгилопса. Этот вид стерильности зависит от дефектов митохондрий и передается только через цитоплазму. Внешне он проявляется в виде деградации пыльников или утраты пылью оплодотворяющей способности. Фертильность в линиях с ЯЦМС восстанавливается ядерными генами — восстановителями фертильности. Восстановление фертильности совершенно необходимо, потому что гибрид F_1 , получив от материнской формы стерильную цитоплазму, не завязывает семян, если отцовская форма не обладает геном (генами) восстановления фертильности.

В пределах одной культуры могут быть разные типы ЯЦМС. У кукурузы в настоящее время насчитывается более восьми типов, из которых используют только четыре: молдавский (*М*-тип), техасский (*Т*-тип), бразильский (*С*-тип) и боливийский (*В*-тип). Они отличаются и фенотипически (молдавский, например, вызывает меньшую деградацию пыльников, чем техасский), и функционально (боливийский тип не отличается достаточной стабильностью

и в определенной степени зависит от условий погоды). Но наиболее существенное для технологии селекции их отличие заключается в количестве генов-восстановителей, необходимых для восстановления фертильности и экологической устойчивости. Так, для молдавского типа достаточен один ген (Rf3-), для тexasского — два комплементарных гена (Rf1-, Rf2-), для бразильского — три гена (Rf4-, Rf5-, Rf6-). Восстановление фертильности осуществляют доминантные аллели, если их более одного — по типу комплементарности; необходимо присутствие всех доминантных аллелей, хотя бы по одному в локусе.

У кукурузы в настоящее время используются молдавский и бразильский типы ЯЦМС. Использование тexasского типа ограничено районами, где нет угрозы эпифитотии. Боливийский тип начали использовать совсем недавно.

У различных культур установлено разное число генов-восстановителей фертильности. Например, у кукурузы — 1...3 гена, у свеклы — 2, у сорго — 1.

Важна также экологическая устойчивость восстановителей фертильности. У ряда культур (пшеница, ячмень) ЯЦМС не удастся использовать, поскольку экспрессия генов-восстановителей сильно зависит от погодных условий.

Самоопыленные линии свойством ЦМС не обладают (иначе, как бы удалось их получать). Его приходится передавать от доноров, обладающих ЯЦМС (цит^Srfrf), которые называют источниками стерильности. Они размножаются и поддерживаются благодаря опылению пылью линий с таким же генотипом, но нормальной цитоплазмой (цит^Nrfrf). Такие линии называются **закрепителями стерильности**.

Линию, участвующую в гибриде в качестве матери, переводят на стерильную основу путем насыщающего скрещивания. Скрещивают ее с донором стерильности, взяв последний в качестве матери. Гибрид будет иметь стерильную цитоплазму. Далее его многократно беккроссируют с линией, которую переводят на стерильную основу, каждый раз беря гибрид как материнскую форму. В результате ядерный материал линии восстанавливается,

а цитоплазма обеспечивает ЯЦМС (схема 1). Размножают такую линию скрещиванием с фертильным аналогом (закрепителем стерильности), как сказано выше. Это возможно в том случае, если линия, выступающая в качестве материнской формы у гибрида, оказалась закрепителем стерильности (генотип $\text{цит}^N\text{rfrf}$). В других случаях (возможные генотипы линии — $\text{цит}^{N/S}\text{Rfrf}$ и $\text{цит}^{N/S}\text{RfRf}$) параллельно с созданием стерильного аналога необходимо будет создавать закрепители стерильности также беккроссированием.

Схема 1. Создание стерильного аналога линии А.

	Соотношение ядерного материала И/А
1-й год: $\text{И}^* \times \text{А} \quad \text{♀} \text{И-цит}^S\text{rfrf} \times \text{♂} \text{А-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow \text{F}_1\text{цит}^S\text{rfrf}$	50/50
2-й год: $(\text{И} \times \text{А}) \times \text{А} \quad \text{♀} \text{F}_1\text{-цит}^S\text{rfrf} \times \text{♂} \text{А-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow \text{Fb}_1\text{цит}^S\text{rfrf}$	25/75
3-й год: $(\text{И} \times \text{А}^2) \times \text{А} \quad \text{♀} \text{Fb}_1\text{-цит}^S\text{rfrf} \times \text{♂} \text{А-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow \text{Fb}_2\text{цит}^S\text{rfrf}$	12,5/87,5
4-й год: $(\text{И} \times \text{А}^3) \times \text{А} \quad \text{♀} \text{Fb}_2\text{-цит}^S\text{rfrf} \times \text{♂} \text{А-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow \text{Fb}_3\text{цит}^S\text{rfrf}$	6,25/93,75
5-й год: $(\text{И} \times \text{А}^4) \times \text{А} \quad \text{♀} \text{Fb}_3\text{-цит}^S\text{rfrf} \times \text{♂} \text{А-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow \text{Fb}_4\text{цит}^S\text{rfrf}$	3,125/96,875
6-й год: $(\text{И} \times \text{А}^5) \times \text{А} \quad \text{♀} \text{Fb}_4\text{-цит}^S\text{rfrf} \times \text{♂} \text{А-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow \text{Fb}_5\text{цит}^S\text{rfrf}$	1,5625/98,4375

* И — линия-донор стерильной цитоплазмы, А — линия, которой нужно передать ЯЦМС.

С помощью насыщающих скрещиваний придают отцовским линиям и восстановительную способность, используя донор генов восстановления, или донор фертильности ($\text{цит}^{N/S}\text{RfRf}$). Но здесь возникают трудности, связанные с идентификацией растений, несущих гены восстановления. Первый беккросс (второе скрещивание, первое беккроссом не является) такой идентификации не требует: ген (гены) восстановления находится у гибрида в гетерозиготном состоянии — доминантные аллели восстановления присутствуют ($\text{цит}^N\text{Rfrf}$). Но в продуктах расщепления потомства этого беккросса встречаются растения и с генами восстановления, и без них ($\text{цит}^{N/S}\text{Rfrf}$ и

цит^Nrfrf). Последние в новое скрещивание вовлекать нельзя — гены восстановления отсутствуют. Различить растения по фенотипу с аллелями восстановления и без них невозможно.

Однако существуют методы, позволяющие это сделать. Один из них — получение линий восстановителей на стерильной цитоплазме (схема 2). Метод заключается в том, что используется донор генов восстановления фертильности на стерильной цитоплазме (цит^SRfRf). В первом скрещивании этот донор используется в качестве материнской формы, в беккроссах в качестве матери всегда используется гибрид (цит^SRfrf), который имеет стерильную цитоплазму. Благодаря этому в продуктах расщепления всегда можно идентифицировать растения, несущие аллели восстановления: они будут фертильны, в отличие от растений без таких аллелей (цит^SRfRf и цит^Srfrf). Метод относительно прост, но стерильная цитоплазма у отцовской формы гетерозисного гибрида со временем теряет восстановительную способность.

Схема 2. Создание аналога восстановителя фертильности линии В на стерильной основе.

1-й год: $A \times B \rightarrow \text{♀} A \text{ цит}^S\text{RfRf} \times \text{♂} B\text{-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow F_1\text{цит}^S\text{Rfrf};$

2-й год: $(A \times B) \times B \rightarrow \text{♀} F_1\text{цит}^S\text{Rfrf} \times \text{♂} B\text{-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow Fb_1\text{цит}^S\text{Rfrf} + \text{цит}^S\text{rfrf};$

3-й год: $(A \times B^2) \times B \rightarrow \text{♀} Fb_1\text{цит}^S\text{Rfrf} \times \text{♂} B\text{-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow Fb_2\text{цит}^S\text{Rfrf} + \text{цит}^S\text{rfrf};$

4-й год: $(A \times B^3) \times B \rightarrow \text{♀} Fb_2\text{цит}^S\text{Rfrf} \times \text{♂} B\text{-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow Fb_3\text{цит}^S\text{Rfrf} + \text{цит}^S\text{rfrf};$

5-й год: $(A \times B^4) \times B \rightarrow \text{♀} Fb_3\text{цит}^S\text{Rfrf} \times \text{♂} B\text{-цит}^N\text{rfrf} \rightarrow Fb_4\text{цит}^S\text{Rfrf} + \text{цит}^S\text{rfrf},$

где А (цит^SRfRf) — донор генов восстановления фертильности на стерильной цитоплазме; В (цит^Nrfrf) — линия, которой надо придать восстановительную способность.

Можно обойтись и без стерильной цитоплазмы, создавая аналоги линий на фертильной основе (схема 3). Однако тогда для идентификации растений с аллелями восстановления в поколениях беккроссов приходится использовать тестер — линию со стерильной цитоплазмой, это тот

же способ, что и при оценке на ОКС в процессе создания линий или при рекуррентном отборе на высокую ОКС, описанный выше. Тестировать потомства беккроссов на присутствие аллелей восстановления, не прерывая беккроссирования, возможно только на следующий после скрещивания со стерильным тестером год, когда выяснится, какие потомства от скрещивания с тестером окажутся фертильными, а какие — стерильными. По результатам тестирования часть продуктов нового беккросса, у которой отсутствуют гены восстановления фертильности, будет исключена из дальнейшей работы. Этот метод гораздо сложнее, чем получение линий-восстановителей на стерильной основе, поскольку перед каждым насыщением приходится тестировать потомство на наличие гена восстановления фертильности.

Схема 3. Создание аналога восстановителя фертильности линии В на фертильной основе.

1-й год: ♀ A цит^NRfRf × ♂ В-цит^Nrfrf → F₁цит^NRfrf;

2-й год: ♀ (A × В F₁цит^NRfrf) × ♂ В-цит^Nrfrf → → Fb₁цит^NRfrf + цит^Nrfrf;

3-й год: ♀ (A × В² Fb₁цит^NRfrf) × В × ♂ В-цит^Nrfrf → → Fb₂цит^NRfrf + цит^Nrfrf;

4-й год и т. д.: до 6...7-го поколения насыщения, где А (цит^NRfRf) — донор фертильности на фертильной цитоплазме; В (цит^Nrfrf) — линия, которой надо придать восстановительную способность.

М. И. Хаджиновым и Э. И. Вахрушевой предложена комбинированная схема, использующая достоинства схем 2 и 3. Насыщение первоначально ведут на стерильной цитоплазме (цит^SRfRf) 6...7 лет. Потом получают аналог исходной линии с геном восстановления и стерильной цитоплазмой (цит^SRfrf). Чтобы избавиться от стерильной цитоплазмы, необходимо провести скрещивание полученного аналога с исходной линией, взяв последнюю в качестве материнской формы (цит^Nrfrf × цит^SRfrf = цит^Nrfrf + цит^NRfrf). Поскольку оба полученных генотипа имеют фертильную цитоплазму и не различаются по фенотипу (оба фертильны), их следует скрестить со стерильным тестером для выявления формы с геном восстановления фертильности.

Комбинированная схема создания аналога восстановителя фертильности линии В.

1-й год: $A \times B \rightarrow + A_{\text{цит}^S RfRf} \times > B_{\text{цит}^N rfrf} \rightarrow F_{1\text{цит}^S RfRf}$;

2-й год: $(A \times B) \times B \rightarrow + F_{1\text{цит}^S RfRf} \times > B_{\text{цит}^N rfrf} \rightarrow Fb_{1\text{цит}^S RfRf} + \text{цит}^S rfrf$;

3-й год: $(A \times B^2) \times B \rightarrow + Fb_{1\text{цит}^S RfRf} \times > B_{\text{цит}^N rfrf} \rightarrow Fb_{2\text{цит}^S RfRf} + \text{цит}^S rfrf$;

продолжаем насыщение до 6...7-го поколения;

8-й год: $B \times (A \times B^7) \rightarrow + B_{\text{цит}^N rfrf} \times > Fb_{7\text{цит}^S RfRf} \rightarrow Fb_{8\text{цит}^N RfRf} + \text{цит}^N rfrf$;

9-й год: $+ \text{цит}^S rfrf \times > \text{цит}^N rfrf \rightarrow \text{цит}^S rfrf + \text{цит}^S rfrf$ (потомство стерильно) $+ \text{цит}^S rfrf \times > \text{цит}^N RfRf \rightarrow \text{цит}^S RfRf + \text{цит}^S rfrf$ (расщепление 1:1);

10-й год: $Fb_{8\text{цит}^N RfRf} \rightarrow \text{самоопыление} \rightarrow \text{цит}^N RfRf + 2\text{цит}^N RfRf + \text{цит}^N rfrf$;

11-й год: тестирование потомств, отбор гомозигот $\text{цит}^N RfRf$,

где $A (\text{цит}^S RfRf)$ — донор генов восстановления фертильности на стерильной цитоплазме; $B (\text{цит}^N rfrf)$ — линия, которой надо придать восстановительную способность.

Естественно, что для получения гомозигот по генам восстановления требуется самоопыление и новое скрещивание потомств со стерильным тестером. Полученная линия-восстановитель — аналог восстановителя фертильности исходной линии.

Если генов восстановления больше одного и контроль свойства восстановления идет по типу комплементарности, введение этих генов в отцовскую линию усложняется, поскольку в расщеплении поколений беккроссов доля генотипов с полным набором аллелей восстановления сильно уменьшается. Но в принципе технология получения линии-восстановителя остается той же. Описанной процедуры удастся избежать, если отселектированная самоопыленная линия уже обладает свойством восстановления (генотип $\text{цит}^N RfRf$) и является восстановителем фертильности. Для кукурузы это редкий случай (5...10%). Как правило, вновь созданные линии свойством восстановления не обладают (генотип $\text{цит}^N rfrf$). Их принято

называть закрепителями стерильности. Однако у других культур дело может обстоять иначе. У капусты, например, линии-восстановители обычны, у ржи и свеклы в популяции преобладают растения с генами восстановления фертильности. Восстановители фертильности не нужны у культур, которые возделываются ради каких-либо вегетативных органов растения: свекла, капуста, морковь, лук и др.

При получении семян двойных гибридов для производственных посевов на основе ЯЦМС возникают трудности. Что касается материнского простого гибрида, то его получают на основе стерильной цитоплазмы в отсутствие генов восстановления. При посеве на участке гибридизации двойного гибрида простой материнский гибрид оказывается мужски стерильным. Отцовский простой гибрид должен быть фертильным. Этого можно добиться, если

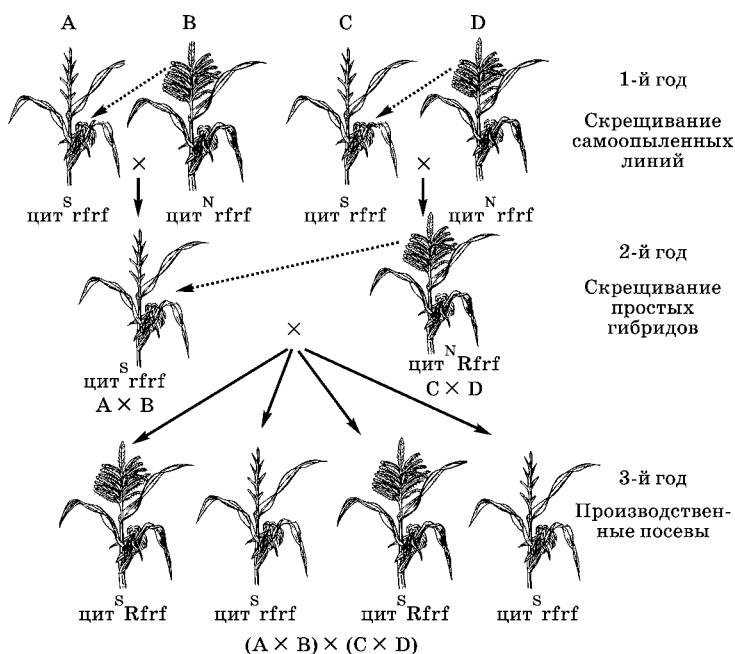


Рис. 18.6

Схема неполного восстановления фертильности при получении семян двойных межлинейных гибридов кукурузы

отцовская линия простого гибрида имеет гены, восстанавливающие фертильность. Если материнская линия имеет стерильную цитоплазму, а гены-восстановители у нее отсутствуют, то простой гибрид можно получить, не прибегая к обрыванию метелок. Но тогда двойной гибрид будет гетерозиготен по гену восстановления и в производственном посеве вследствие расщепления половина растений окажется мужски стерильными. Пыльцы другой половины у кукурузы достаточно, чтобы все растения завязали зерно. Это так называемая схема неполного восстановления (рис. 18.6).

Если при получении простого отцовского гибрида материнская линия также обладает генами восстановления фертильности, то двойной гибрид будет гомозиготен по этому гену и в производственных посевах все растения

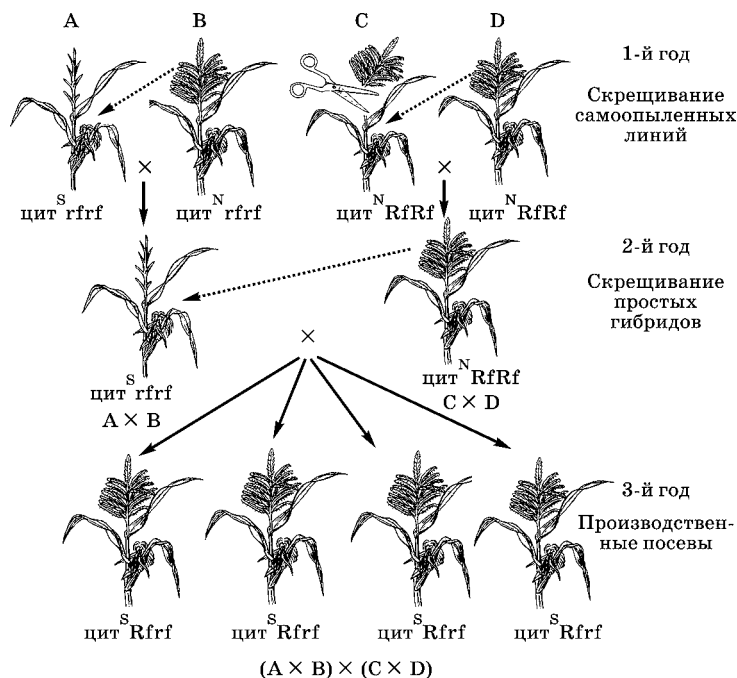


Рис. 18.7

Схема полного восстановления фертильности при получении семян двойных межлинейных гибридов кукурузы

окажутся фертильными. Тогда при получении простого отцовского гибрида приходится обрывать метелки у материнской линии, что не слишком обременительно, поскольку участки гибридизации, где получают простой гибрид, невелики. Эта схема называется схемой полного восстановления (см. рис. 18.7).

В случае отсутствия линий с генами восстановления фертильности используют схему смешения (рис. 18.8).

Простой материнский гибрид получают в двух вариантах: с использованием стерильной цитоплазмы и без нее (на основе фертильного аналога материнской линии). Во втором варианте метелки приходится обрывать.

На участке гибридизации двойного гибрида в качестве материнского простого гибрида сеют оба варианта отдельными рядками и у второго варианта обрывают метелки. Из семян от опыления растений первого варианта в производственном посеве вырастают мужски стерильные растения, от второго — фертильные. Семян первого варианта производят в два раза больше, чем второго. Это позволяет уменьшить объем работы по обрыванию метелок.

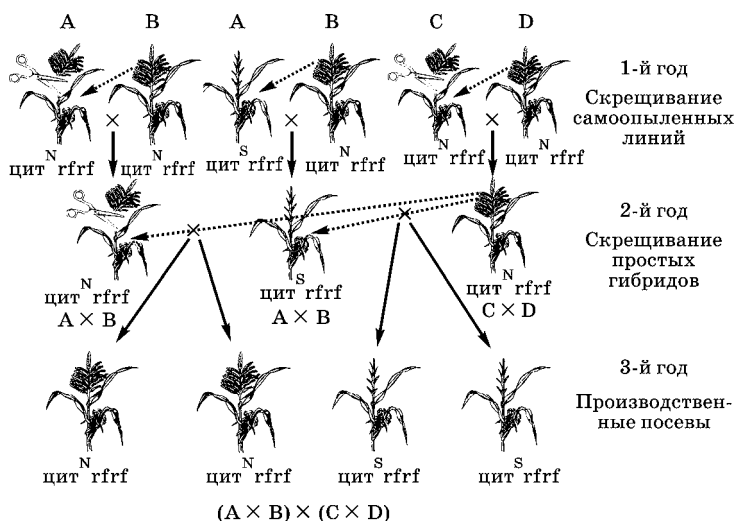


Рис. 18.8

Схема смешения при получении семян двойных межлинейных гибридов кукурузы

Такая же экономия получается и при производстве простого отцовского гибрида, поскольку на участке гибридизации его сеют в три раза меньше, чем материнского. Имеющихся в производственном посеве растений с нормальной пыльцой (треть растений) хватает и для опыления мужски стерильных экземпляров.

При насыщающих скрещиваниях с целью передать свойства мужской стерильности и восстановления фертильности (при использовании донора со стерильной цитоплазмой) стараются брать линии-доноры с хорошими хозяйственными признаками, в частности с высокой урожайностью, поскольку они могут зависеть от цитоплазмы. В поколениях беккроссов также ведут отбор по признакам рекуррентной линии, что позволяет сократить число возвратных скрещиваний.

Гибриды с ЯЦМС получены у риса, сорго, ржи, сахарной свеклы, капусты, перца и некоторых других культур. С ней связывают надежды на получение гибридной пшеницы.

Генная мужская стерильность контролируется ядерными генами *Ms* в рецессивном состоянии. Факторы стерильности цитоплазмы отсутствуют, и проблема восстановления отпадает. Зато возникает другая, более сложная проблема размножения стерильной формы. Линия с генотипом *msms* семян не дает. Приходится скрещивать ее с аналогом, имеющим генотип *Msms*. Гибрид расщепляется на стерильную рецессивную гомозиготу, которую можно использовать на участке гибридизации в качестве материнской формы, и фертильную гетерозиготу, применяемую в таком же скрещивании для получения новых семян. Как различить семена стерильной и фертильной формы? Это можно было бы сделать с помощью маркерных генов, тесно сцепленных с генами *msms*. Однако такие эффективные маркеры пока не найдены.

Ядерная мужская стерильность обнаружена у ряда культур: ячменя, сахарной свеклы и др.

При создании двойного гибрида возможна комбинация простых гибридов с ЯЦМС и ЯМС, как это делается у сахарной свеклы: на основе ЯЦМС получают материнский

гибрид, а на основе ЯМС — отцовский. Материнская линия отцовского гибрида стерильна благодаря гомозиготности по рецессивным аллелям мужской стерильности, а отцовская имеет в гомозиготе доминантные аллели, обуславливающие фертильность. Простой гибрид будет иметь гетерозиготу по этому гену, что достаточно, чтобы обеспечить нормальную пыльцевую продуктивность при получении двойного гибрида.

Функциональная мужская стерильность определяется аномалией мужских органов цветка при полностью фертильной пыльце. Она обнаружена у томатов и имеет различные морфологические формы (в частности срастание пыльников с лепестками, в результате чего пыльники не вскрываются). Размножение таких линий не сложно: чтобы получить семена, достаточно вскрыть пыльники вручную. Но таких линий немного, и они не обладают достаточно хорошей комбинационной способностью.

У ряда перекрестноопыляющихся культур для получения в больших масштабах гибридных семян используется явление самонесовместимости, контролируемой серией множественных аллелей гена *S*. Этот способ получил распространение главным образом для различных культур капусты (кочанной, цветной и др.). Если растения имеют в генотипе одинаковый аллель *S* (S_1 , S_2 и т. д., их у капусты более 30), неважно, в гомо- или гетерозиготном состоянии, то пыльца каждого из них не прорастает на рыльце пестика другого растения, даже если в самой пыльце этот аллель отсутствует (спорофитная несовместимость). Для того чтобы получить гибридные семена, достаточно высадить рядом линии, имеющие разные гены несовместимости. Гибриды будут получены в обоих случаях. При создании таких линий необходимо контролировать самонесовместимость.

При самоопылении цветков семена не должны завязываться. Сама возможность самоопыления достигается опылением незрелых рылец в бутонах нормальной пыльцой из других раскрывшихся цветков того же растения. На этой основе можно получать простые, трехлинейные и двойные гибриды, необходимо только, чтобы аллельный

состав линий был различен. Селекция гетерозисных гибридов на этой основе трудна, потому что сложно достичь однородности линий по аллелям несовместимости и потому что приходится попарно тестировать линии на совместимость.

Можно использовать линии, частично несовместимые или даже совместимые, если в их генотипе присутствуют маркерные гены. Доминантный аллель такого гена должен быть у отцовской формы. При посеве рядом материнской и отцовской формы семена на первой завязываются как от самоопыления, так и от опыления растениями отца. Растения из гибридных семян имеют маркерный признак. Не имеющие его должны быть удалены. Удобно применять этот способ на культурах, выращиваемых через рассаду (например, на капусте, здесь маркерный признак — антоциановая окраска). Негибридные растения удаляют при пикировке. Но возможно применять его и в случае прямого посева в поле, если культура имеет большую площадь питания растений и сами растения отличаются значительными размерами. Так, гибридные арбузы получают, высевая 5...6 семян в лунку, а затем по всходам выпалывая растения, не несущие маркерного признака. В этом случае рецессивный признак — нерассеченные листья — должна иметь женская форма, а маркерный доминантный — обычные листья — мужская.

У тыквенных (огурец, кабачок, дыня) обнаружены сорта с преимущественно женскими цветками. Из них получены женские самоопыленные линии, которые имеют только женские цветки. Но при обработке растений некоторыми веществами можно вызвать появление и мужских, поэтому такие линии можно размножать. У огурца для этой цели используют гиббереллин, у дыни — азотнокислое серебро. Указанные линии и сорта используют для получения гибридных семян.

У огурца есть и формы с преимущественно мужскими цветками, которые удобно использовать в качестве опылителей.

Еще один способ массового получения гибридных семян основан на разной чувствительности мужских и женских

гамет к воздействию гаметоцидов — веществ, убивающих гаметы. Женские гаметы лучше защищены, чем мужские, от действия гаметоцидов. Применение последних в определенной дозе и в определенную фазу может устранить мужские гаметы, почти не повреждая женские. У пшеницы для этой цели пытались применить этрел, у подсолнечника — гиббереллин. В дальнейшем работы в этом направлении были развернуты в некоторых странах (Россия, Франция, Великобритания и др.). Были созданы технологии, рекомендованы вещества, время обработки и т. д. Недостатки данного способа: трудно точно выбрать фазу для обработки и концентрацию гаметоцида, потому что они зависят от погодных условий. Кроме того, способ экологически небезопасен. Хотя имеются посевы гибридной пшеницы во Франции, США, семена F_1 которых получены с помощью гаметоцидов.

Таким образом, способы получения гибридных семян многообразны. Часть из них нашла широкое применение, часть по разным причинам (недостаточная селекционная проработка, экономические причины и т. д.) не используется.

18.9. СОСТОЯНИЕ ПЕРЕВОДА РАЗНЫХ КУЛЬТУР НА ГИБРИДНУЮ ОСНОВУ

В настоящее время осуществлен перевод многих культур на гибридную основу (это не надо понимать так, что сортов не сеют, просто гибридами заняты большие площади). Из важнейших полевых культур — это кукуруза и рис. В США, Франции, Италии, Германии, Румынии сеют только гибриды кукурузы. Китай возделывает гибридный рис на площади свыше 9 млн га. На гибридную основу в Германии переведена рожь. Успешно ведется эта работа и в России. На гибридную основу переведено сорго (в США целиком, в России — частично), на значительных площадях — хлопчатник в Индии, сахарная свекла. Очень многие овощные культуры (капусту, томат, огурец, баклажан, морковь, лук и др.) сеют гибридными семенами. В США,

Японии, западноевропейских странах гибридами занято 85...100% открытого грунта овощных культур. Нет сомнений, что перевод на гибридную основу сельскохозяйственных культур будет продолжен.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что такое гетерозис, каковы причины его возникновения?
2. Как измеряют величину гетерозиса у гибридов?
3. Каковы условия для перевода культуры на гибридную основу?
4. Назовите основные типы гибридов и дайте их характеристику.
5. Как ведется подбор пар при создании двойных межлинейных и трехлинейных гибридов?
6. Каковы основные методы получения константных гомозиготных линий?
7. Что такое общая комбинационная способность, каковы методы ее определения?
8. Что такое специфическая комбинационная способность и каков метод ее определения?
9. Охарактеризуйте методы улучшения самоопыленных линий.
10. Какова причина снижения гетерозиса во втором и последующих поколениях гибридов?
11. У каких культур и почему можно получить гибридные семена в промышленном объеме с помощью ручной кастрации?
12. Что такое закрепитель стерильности и для чего он нужен?
13. Охарактеризуйте донор стерильности, его значение при производстве гетерозисных гибридов.
14. Приведите примеры культур, у которых доноры мужской стерильности найдены в естественных популяциях.
15. Для чего нужны восстановители фертильности?
16. Что представляет собой схема создания стерильных аналогов фертильных линий?
17. Охарактеризуйте схемы создания линий — аналогов восстановителей фертильности.
18. Каковы способы получения гибридных семян у двойных межлинейных гибридов кукурузы в промышленном масштабе?
19. Какие биологические особенности культур возможно использовать для получения гибридных семян в промышленном масштабе без применения ручной кастрации?

ГОДИЧНЫЙ ЦИКЛ СЕЛЕКЦИОННЫХ РАБОТ

19.1. ЭТАПЫ ГОДИЧНОГО ЦИКЛА СЕЛЕКЦИОННОЙ РАБОТЫ

Текущая селекционная работа состоит из нескольких этапов, образующих годичный цикл или цикл оборота культуры в закрытом грунте. В общем, и тот и другой примерно одинаковы, различия связаны с одно-, двух-, многолетностью культуры.

У однолетних яровых культур годичный цикл работ состоит из следующих этапов:

- формирование питомников, сортоиспытаний и размножений в лабораторных условиях;
- составление плана посева этих звеньев селекционного процесса в поле;
- составление плана гибридизации (или/и других способов создания популяций для отбора);
- разбивка поля под посев питомников, сортоиспытаний и размножений;
- посев питомников, сортоиспытаний и размножений;
- послеवсходовое оформление посевов;
- наблюдения за развитием и состоянием посевов;
- предуборочные работы;
- уборка;
- послеуборочная обработка селекционных образцов и размножений;

- изучение селекционных материалов путем лабораторных оценок;
- расчетные работы.

Сюда не вошли создание популяций для отбора, работы по созданию инфекционных фонов, браковки из-за своей специфичности, а также некоторые работы, не носящие регулярного характера (например, передача сорта в госсортоиспытание).

Популяции для отбора создаются в разное время, в зависимости от того, какой метод для создания используется и какие возможности для этого имеются. Если речь идет о гибридизации, то ее проводят летом в поле, когда идут работы по наблюдению за развитием и состоянием посевов, а при наличии теплицы это можно сделать зимой или весной. Мутагенами обрабатывают семена непосредственно перед посевом. Браковки проводят в период наблюдений за посевами, перед уборкой и во время нее, при послеуборочной обработке селекционных материалов, а также при расчетах результатов испытаний селекционных образцов. Инфекционные фоны создаются в зависимости от биологии возбудителя и связанного с ней способа заражения. Так, пшеницу заражают твердой головней перед посевом (смешивают семена со спорами), а бурой ржавчиной — во время вегетации растений.

Новый годичный цикл селекционной работы начинается с формирования питомников, сортоиспытаний и размножений. К этому времени получены все данные испытания селекционных образцов и имеются их семена. Сначала определяют, какие именно образцы составят то или иное звено на основе оценок прошедшего сезона в предыдущем или в том же самом звене. Последнее означает, что образец остается на повторное изучение, если передача его в следующее звено, равно как и выбраковка, вызывают сомнения. Для конкурсного сортоиспытания — конечно-го звена селекционного процесса, поскольку оно ведется обычно три года (если, конечно, образец не бракуется раньше), речь всегда идет о повторном изучении, даже если образец передается в госсортоиспытание.

Далее определяют число образцов в повторении или число образцов в блоке и протяженность ярусов или полос в соот-

ветствии с размерами поля. Ширина полосы при селекции большинства зерновых культур — около 1 м, ярус значительно шире. В ярусах обычно сеют сортоиспытания, на полосах — питомники. В ярусах делянки располагаются поперек, на полосах — как поперек, так и вдоль. Поперечное расположение практикуется при ручном посеве или с помощью ручных сеялок, продольное — при посеве кассетными сеялками, т. е. сеялка идет поперек яруса, но вдоль полос.

Протяженность полос и ярусов определяется числом образцов, которое будет посеяно в ярусе или на полосе. Естественно, нужно при этом знать размеры делянок и предусмотреть межделянчные, междолосные и межъярусные дорожки. Между ярусами в случае комбайновой уборки предусматриваются дороги, ширина которых позволяла бы развернуться комбайну. Ни повторение, ни блок нельзя разрывать, перенося часть образцов на другую полосу или в ярус.

Посадку (посев) крупногабаритных культур (например, плодовых) производят в рядах, которые можно рассматривать как полосы.

Составляется план размещения селекционных посевов, на котором показываются границы питомников, сортоиспытаний и размножений. На плане нужно предусмотреть различные виды защитных посевов (защиток), цель которых — уберечь селекционные посевы от потрав, разграничить различные звенья и обеспечить крайним деланкам в ярусах или на полосах такие же условия, как и другим. Защитки бывают окаймляющими, боковыми и концевыми. Окаймляющими защитками обсевают все поле, боковые сеют на концах полос или ярусов. Ими также разделяют различные питомники, если они оказались на одной полосе или в ярусе, а иногда и повторности в сортоиспытаниях. Что касается концевых, то их специально не сеют, а просто отделяют часть делянки на ее концах под защитки, прорубая по всходам полосу на ширину мотыги. Выделение концевых защиток, помимо функции защиты от потрав, мотивировалось неравномерностью высева сеялками с катушечными высевальными аппаратами, так как при начале движения сеялки она высевает больше семян, чем потом. Защитки позволяют исключить

нетипичную часть делянки из учета урожая. С появлением селекционных сеялок центрального высева, обеспечивающих непрерывный посев поперек всех ярусов, концевые защиты перестали выделять.

План гибридизации, если она будет проводиться в поле летом, тоже составляется, когда проводится комплектация селекционных посевов. Намечают гибридные комбинации, которые предстоит осуществить. В соответствии с этим комплектуют гибридный питомник родительскими формами.

Весной, после предпосевной обработки почвы, разбивают поле под посев питомников, сортоиспытаний и размножений в соответствии с планом их размещения. Если поле имеет неправильную форму, выделяют прямоугольный контур, в котором будут размещены посевы, а в нем намечают границы питомников, сортоиспытаний, размножений, окаймляющей защиты. Точное определение границ при машинном севе невозможно, так как нельзя провести трактор так, чтобы размеры дорожек были точно соблюдены. Эти ошибки могут накапливаться, и тогда реальный посев выйдет за границы участка, отведенного под сортоиспытание (питомник). В таком случае либо не хватит площади (что заставит отказаться от посева части материала или перенести его посев в другое место), либо, наоборот, останется некоторый ее избыток. Поэтому нужно предусмотреть несколько большую, чем намечено, площадь, а возможный избыток использовать под защиту или размножение перспективного номера.

Вести корректировку, т. е. компенсировать ошибки, несколько расширяя или сужая дорожки в ходе самого посева, практически невозможно. Лучше вообще не устанавливать границ, а сеять звено за звеном, имея некоторый запас площади в конце всего посева. Но этот способ не позволяет проводить посев одновременно в разных питомниках и сортоиспытаниях, расположенных на одном поле. В конце полос питомников также нужно предусмотреть некоторую избыточную площадь, так как из-за пробуксовки колес трактора и по другим причинам есть опасность не уложиться в запланированную длину полосы.

Разбивка поля осуществляется с помощью шнуров, колышков, рулетки или землемерной ленты. Прямые углы при выделении прямоугольного контура под посев селекционных материалов удобно определять с помощью эккера. У культур, которые выращиваются через рассадку, а также для культур закрытого грунта, нужно рассчитать необходимую площадь теплиц для каждого питомника и привести ее в соответствие с фактически имеющейся площадью.

После разбивки поля производят посев. Действия операторов должны быть доведены до автоматизма, что позволяет избежать ошибок. В принципе современное состояние техники позволяет создать систему машин, которые проводили бы посев без участия человека и без разбивки поля вручную, но такая система стоила бы слишком дорого.

При посадке саженцев посадочные ямы также можно рыть с помощью техники. Посев семян плодовых и ягодных культур проводят вручную.

После появления всходов проводят оформление посевов. В сортоиспытаниях культур сплошного сева выравнивают концы делянок так, чтобы они составляли во всем ярусе одну линию: протягивают шнур поперек яруса на концах делянок и вырубая растения за пределами шнура.

Маркируют посев, выставляя полевые этикетки. В сортоиспытаниях маркируется каждая делянка, в питомниках, где делянки мелкие, маркируют, например, каждую десятую — это экономит время и не слишком затрудняет идентификацию образцов при оценках и уборке. Если в блоке небольшое количество делянок, удобно маркировать делянки стандарта, расположенные в центре блока.

На делянках конкурсного сортоиспытания выделяют пробные площадки для учета элементов структуры урожайности у культур, где такие элементы представлены (например, у пшеницы это число растений на единицу площади, продуктивная кустистость, масса зерна колоса, число зерен в колосе, масса 1000 зерен).

Наблюдения за развитием и состоянием посевов ведутся в течение всего вегетационного сезона. Отмечаются фенофазы, а при появлении болезней и вредителей, проявлении негативного действия каких-либо абиотических

факторов (например, при полегании посевов) проводятся оценки устойчивости селекционных образцов. На пробных площадках подсчитывают число всходов. Эти данные при сравнении с данными о числе растений при уборке позволяют рассчитать процент выживания растений, а у озимых культур после перезимовки — и процент гибели растений в результате неблагоприятных условий зимовки.

Перед уборкой у полевых культур сплошного сева в сортоиспытаниях проводят сортовые чистки: удаляют из делянок примеси, которые можно отличить по морфологическим признакам от растений селекционного образца. В питомниках эта работа не проводится из-за многочисленности образцов, большая часть которых будет все равно забракована, а также потому, что здесь обычны популятивные (у самоопылителей) или выходящие за рациональные пределы изменчивости (у перекрестников) образцы. Популятивность окончательно контролируется в сортоиспытаниях. По этой характеристике ведется браковка, а если селекционный номер представляется перспективным, то отбор части популяции.

Перед уборкой проводят выключки на делянках, где посев оказался поврежденным в результате потрав. Поврежденную часть делянки замеряют и убирают, чтобы она не попала в урожай. Если площадь выключки (выключек) оказалась более половины площади делянки, делянка бракуется целиком, урожай ее в случае необходимости восстанавливается математическими методами.

Уборку сортоиспытаний обыкновенно проводят целиком. В питомниках — только тех образцов, которые не забракованы в ходе вегетации или непосредственно при уборке. Для тех культур, у которых это возможно, уборку ведут комбайном, в других случаях она проводится вручную.

Послеуборочная обработка материала питомников, сортоиспытаний и размножений зависит от культуры, с которой работает селекционер. Если это зерновые, зернобобовые и крупяные культуры, продукцию которых представляют семена или сухие плоды (зерновки), во многих случаях необходимо досушивание либо в естественных, либо в специально организованных сушилках. Затем необходимо выдержать зерно в условиях лаборатории

две недели до приобретения им равновесной с атмосферой влажности, а затем взвесить. Если влажность зерна определялась при уборке и взвешивание произведено сразу (в сортоиспытании), досушивание необходимо для того, чтобы избежать плесневения и порчи семян. Потом семена подрабатывают, удаляя на решетках мелкие и щуплые, подготавливая их для посева в следующем году и для анализа химического состава или других свойств.

У лубяных культур подсушиваются стебли, выделяются семена, а учет урожая ведется отдельно: взвешивается техническая часть стебля и семена.

Корне- и клубнеплоды очищают от почвы, при необходимости отмывают и подсушивают, а затем взвешивают.

Сочные плоды или другую подобную продукцию взвешивают сразу после уборки. Если необходимо — выделяют из плодов семена. Например, у томата извлекают мякоть с семенами, выдерживают в режиме брожения, а затем семена отмывают.

Далее материал поступает в специализированные лаборатории для оценок содержания полезных веществ, технологических и потребительских качеств, на дегустацию — в соответствии с назначением культуры. Когда все данные по селекционным образцам получены, обсчитаны, проведена их вариационно-статистическая обработка, проводится окончательная браковка (с учетом полевых оценок).

Вариационно-статистическая обработка далеко не всегда возможна и даже целесообразна. В ранних питомниках полевой опыт настолько груб (как это показано в главе «Полевой опыт в селекции»), что различия между образцами невозможно статистически доказать. Этим цикл селекционных работ завершается.

19.2.

ЦИКЛ СЕЛЕКЦИОННЫХ РАБОТ У ОЗИМЫХ КУЛЬТУР

Цикл селекционных работ у озимых культур отличается от описанного только тем, что операции сдвинуты во времени. Послеуборочную обработку материалов, браковку и комплектование питомников, сортоиспытаний и раз-

множений приходится проводить в очень короткое время между уборкой и посевом. При селекции озимых культур, по сравнению с яровыми, добавляется оценка зимо- и морозостойкости в полевых и лабораторных условиях.

19.3. ЦИКЛ СЕЛЕКЦИОННЫХ РАБОТ У ДВУЛЕТНИХ КУЛЬТУР

У двулетних культур основные селекционные оценки проводят в первый год. Второй год используется для получения семян и оценок семенников, которые тоже могут селективироваться, на технологические свойства (качество семян, удобство уборки), также оценивается урожайность. Цикл второго года имеет те же этапы, что и первого. В сущности, он такой же, как и у однолетних культур, только с модификацией, вызванной особенностями биологии двулетников. Аналогичным образом происходит комплектация посадок, только проводится она в хранилище в расчете на ручную высадку. Составляется план гибридизации и т. д.

19.4. ГОДИЧНЫЙ ЦИКЛ РАБОТ У ПЛОДОВЫХ И ЯГОДНЫХ КУЛЬТУР

Своеобразен годичный цикл работ у плодовых и ягодных культур. Он начинается с осени, когда семена, предназначенные для посева в гибридных питомниках (или просто в питомниках, из которых пойдет отбор сеянцев, полученных от посева семян какого-либо образца/сорта), закладываются на стратификацию. Составляются планы:

- гибридизации;
- работ по получению мутантов;
- работ по вегетативному размножению путем отводок, черенкования и прививок, поскольку движение селекционного материала по звеньям селекционного процесса происходит именно этим путем.

Эти операции приходится на разное время весенне-летнего сезона: отводки — на весну, черенкование — на начало лета, прививки (окулировки) — на середину лета в период летнего сокодвижения.

Что касается посева семенами у данных культур, то он, как и посев овощных культур, может производиться в закрытый грунт, но не для выращивания рассады, а для испытания сеянцев на устойчивость к заболеваниям (у яблони — к мучнистой росе и парше) и выбраковки по этому свойству, а также для проверки жизнеспособности, которая у некоторых сеянцев бывает пониженной. Это позволяет освободиться от бесперспективного материала до высадки в школку гибридов первого года.

Отличается своими методами также уборка плодовых и ягодных культур и послеуборочная их обработка, в том числе выделение семян из плодов. В лабораторных селекционных оценках плодовых и ягодных культур видное место занимает дегустация. У плодовых и ягодных культур обязательно проводятся оценки на морозостойкость.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Из каких этапов состоит годичный цикл селекционной работы у однолетних культур?
2. В чем особенности годичного цикла селекционной работы с плодовыми и ягодными культурами?
3. Что такое межполосные и межделяночные дорожки? Для чего они нужны в селекционных питомниках?
4. Охарактеризуйте два способа размещения сортообразцов в конкурсном сортоиспытании, позволяющие избежать механического засорения семян при уборке.
5. Что такое межъярусные дорожки и дороги и для чего последние нужны в посевах КСИ?
6. Работы, выполняемые по уходу за посевами, а также фенологические наблюдения и оценки.
7. Что такое пробные площадки и для чего они нужны в КСИ?
8. Какие подготовительные работы необходимо выполнить перед уборкой питомников и КСИ?
9. В чем заключается послеуборочная обработка убранного урожая в зависимости от биологии культуры, с которой ведется селекционная работа?

20.1. ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ ГОСУДАРСТВЕННОГО СОРТОИСПЫТАНИЯ

Логическим завершением селекционной работы по созданию нового сорта (гибрида) является передача его в государственное сортоиспытание. Это испытание проводится независимо от селекционных учреждений, в которых непосредственно сорта создаются.

Государственное сортоиспытание проводит специально созданная для этих целей Государственная комиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений (Госсорткомиссия).

Целью государственного сортоиспытания является получение наиболее полной оценки вновь созданных сортов по сравнению с лучшими существующими сортами, определение зон будущего возделывания этих сортов в производственных условиях. На основании этой оценки для возделывания отбираются наиболее урожайные, ценные по качеству, устойчивости к болезням и вредителям сорта и гибриды.

В процессе государственного сортоиспытания решается также вопрос об охраноспособности (патентоспособности) селекционного достижения.

20.2. ОПРЕДЕЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ГОСУДАРСТВЕННЫМ СОРТОИСПЫТАНИЕМ

Заявитель — селекционное учреждение или юридическое лицо, подавшее заявку на госсортоиспытание.

Владелец сорта — патентообладатель.

Автор сорта — лицо, принимавшее участие в создании сорта. Автор сорта может быть его владельцем, а может и не быть. В последнем случае необходим договор с учреждением или частным предприятием, где он работает по найму селекционером. В договоре должны быть оговорены условия, на которых он работает, в том числе размер премии за создание сорта.

Оригинатор сорта (производитель оригинальных семян) — учреждение или лицо, которое ответственно за поддержание сорта (путем первичного семеноводства — поддерживающей селекции).

20.3. ИСПЫТАНИЕ НА ХОЗЯЙСТВЕННУЮ ПОЛЕЗНОСТЬ

Вновь созданный сорт передается на государственное сортоиспытание после успешного прохождения им конкурсного сортоиспытания. При передаче сорта ему дается название, представляется описание сорта по установленной форме, приводятся результаты конкурсного сортоиспытания, указываются требования сорта к агротехнике. К заявке на испытание прилагаются оригинальные семена (плоды), фотографии растения и его репродуктивных органов. В ней также указывается планируемый регион испытания нового сорта.

Заявки рассматриваются в соответствующих отделах, и только после принятия решения о целесообразности испытания того или иного сорта об этом извещаются филиалы Госсортокмиссии.

Одновременно с передачей сорта в государственное сортоиспытание образец оригинальных семян (плодов) может передаваться в ВИР.

Для проведения полного объема испытаний при передаче сорта в государственное сортоиспытание необходимо иметь минимальный объем семян. Так, для проведения испытаний зерновых и зернобобовых культур на хозяйственную полезность во всех регионах РФ этот объем составляет 1,5...2,0 т.

О поступивших заявках извещаются филиалы Госсорткомиссии. Если филиал заинтересовался сортом, он посылает запрос на семена этого сорта в селекционное учреждение с указанием адресов сортоучастков, на которых намечается провести испытание.

Селекционное учреждение или авторы сорта рассылают по указанным адресам посылки с семенами.

В первый год семена испытываемых сортов поставляются на все сортоучастки непосредственно от учреждения, в котором они созданы. В последующие годы при испытании сортов самоопыляющихся культур, предназначенных для получения зерна, как правило, используются семена, полученные на самом сортоучастке. При испытании сортов самоопыляющихся культур, предназначенных на зеленый корм, и сортов перекрестноопыляющихся культур сортоучастки должны получать семена от авторов сорта ежегодно или их размножение организуется на одном из сортоучастков области.

Работа по государственному сортоиспытанию ведется по единой методике, разработанной и утвержденной Государственной комиссией по испытанию и охране селекционных достижений. Испытываемые сорта сравниваются с лучшим для данного региона сортом-стандартом. При испытании на хозяйственное использование определена учетная площадь делянки, а для культур, имеющих большую площадь питания, — число растений на делянке, повторность. Что касается агротехники, то она стандартная, если только не ставится задача изучения сортов при различной агротехнике, например по различным предшественникам.

Все сорта оцениваются по комплексу хозяйственно ценных признаков и свойств:

- урожайности;
- устойчивости к неблагоприятным погодным условиям;

- болезням и вредителям;
- качеству продукции;
- пригодности к механизированному возделыванию (рис. 20.1).

Проблемы, которые возникают при таком испытании, — это различия почвы и климата мест, где расположены сортоучастки, а также погодные условия разных лет. Указанные вариации могут сильно сказаться на результатах и привести к неверным выводам.

Первая проблема устраняется путем специального размещения сортоучастков (и сортоиспытательных станций): они должны обеспечить репрезентативность (представительность) полученных в пределах определенной территории данных.

Вторая проблема — вариация погоды, наиболее мощного фактора, вызывающего изменения урожайности и ее составляющих. Особенности погоды конкретного года в регионе могут сильно отклоняться от среднееголетних, иногда превосходя отличия регионов. Госсортоиспытание нивелирует вариации погоды за счет повторения испытаний в течение ряда лет. Считается, что испытания дают



Рис. 20.1
Государственное сортоиспытание зерновых культур

надежный ответ, если они проведены в течение по крайней мере трех лет. По данным, полученным в РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева для яровой пшеницы, надежный результат дают четырехлетние испытания.

Для многолетних культур сроки сортоиспытания более длительные, так как учитывается скороплодность. Кроме того, считается, что первое плодоношение нетипично, следует дождаться 3...4-го и тогда начинать учеты. Так что госсортоиспытание плодовых длится значительно дольше. Учитывая это обстоятельство, допускается совмещение госсортоиспытания, например, сортов яблони с оценкой их в элитном саду селекционного учреждения с участием представителей Госсорткомиссии. Но при положительном решении оно действительно только для данного региона. При желании распространить допуск к возделыванию на другие регионы там должно быть проведено собственное сортоиспытание.

Естественно, что при обширности территории России климат и почвы в разных ее местах могут существенно различаться. Поэтому вся территория России разбита на 12 регионов по различию в почвенно-климатических условиях, и сортоиспытание привязано к этим регионам. В каждый регион входят несколько субъектов РФ (области, края, республики). Конечно, в пределах региона также существуют различия в климате, но они меньше, чем между регионами. В то же время в пределах региона могут быть очень разные почвы, например по механическому составу. Размещение пунктов государственного сортоиспытания сделано таким образом, что они охватывают разные почвенно-климатические особенности регионов. Для этого в областях, краях, республиках вся территория разбита на зоны с относительно однородными условиями. В каждой зоне имеется хотя бы один пункт сортоиспытания, выбранный таким образом, что он представляет собой типичные условия (и в смысле агротехники тоже). Так, в Московской области имеются четыре зоны: центральная, северо-западная, восточная и южная.

Помимо регионов, территория РФ разбита на семь световых зон. Это сделано для культур, испытание которых

ведется в закрытом грунте, где есть возможность контролировать температурный режим и водоснабжение, но есть особенности в освещенности, несмотря на возможность досвечивания, а также искусственную регуляцию продолжительности светового дня.

Раз в год собирается пленум Госкомиссии для утверждения решений, принятых по итогам сортоиспытания, изменения методики (если возникнет такая необходимость) и другим вопросам. Если сорт не показал преимущества над стандартом (при испытании на допуск к возделыванию в определенном регионе), считается, что он испытания не прошел. Сорта, отвечающие определенным хозяйственным требованиям, включаются в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в соответствующем регионе Российской Федерации.

В отличие от прежней системы районирования, включение сортов в Государственный реестр позволяет расширить набор сортов, используемых в производстве. Это, в свою очередь, дает возможность агроному-производителю использовать предлагаемые сорта, выбирая из них наиболее предпочтительные, с его точки зрения, в данных условиях.

20.4. ИСПЫТАНИЕ СОРТОВ НА ОХРАНОСПОСОБНОСТЬ

Кроме испытания сортов на хозяйственную полезность, Государственная комиссия по испытанию и охране селекционных достижений проводит испытание сортов на охраноспособность, т. е. устанавливает новизну, отличимость, однородность и стабильность сортов (ООС).

Отличимость — непременное качество охраноспособного сорта. Сорт должен отличаться от других сортов данной культуры по крайней мере одним признаком или комбинацией признаков, иначе его будет невозможно распознать.

Однородность охраноспособного сорта также необходима. Впрочем, поскольку сорта перекрестноопыляющих

ся культур — популяции, в этом случае речь может идти об относительной однородности.

Понятно, что стабильность, т. е. неизменность сорта при репродуцировании также обязательна для патентоспособного сорта.

Для испытания на ООС по 82 наиболее экономически значимым культурам выделено 38 сортоучастков и станций Госсорткомиссии.

Для оценки на патентоспособность имеет значение количество экземпляров растений сорта, важны также сопоставление разных репродукций (чтобы судить о стабильности), контроль за свойствами растений, выделенных как примесь (является ли эта примесь биотипом сорта, что нарушает его однородность, или это результат модификации, которая в потомстве не сохраняется).

Для такого анализа достаточно двух лет (в спорных случаях добавляют еще год). Пестрота плодородия почвы особого значения не имеет. Не играет роли и уровень урожайности, лишь бы было достаточное количество семян для морфологического описания и повторного посева. Поэтому повторность — самая минимальная. Но имеет значение признаковая коллекция — набор сортов-эталонов, представляющих градации признаков, для суждения об отличимости.

По сортам, отвечающим требованиям охраноспособности, Госсорткомиссией выдается патент, предоставляющий патентообладателю исключительное право на использование охраняемого сорта. Всего с 1996 по 2010 г. ею выдано 5045 патентов.

Патент обеспечивает право владения сортом как товаром. Без разрешения патентовладельца никто не может распорядиться сортом в этом качестве. Разрешение дается патентовладельцем в виде лицензионного договора с семеноводческим хозяйством.

Понятно, что сорт, семена которого давно функционируют на рынке, нет смысла охранять: он уже разошелся и запреты бессильны. Существуют сроки, в течение которых сорт еще считается новым, несмотря на то что он уже функционирует как товар. Это необходимо для того, чтобы

производственники могли познакомиться с сортом, оценить его с точки зрения выгоды возделывания. Сроки эти разные для разных культур, например для зерновых это год.

20.5. ГОСУДАРСТВЕННЫЙ РЕЕСТР СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ, ДОПУЩЕННЫХ К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ

Ежегодно Государственной комиссией по испытанию и охране селекционных достижений ведется Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Он состоит из ряда разделов:

- сорта растений, допущенных к использованию;
- сорта растений, кандидаты на исключение из допуска к использованию;
- сорта, охраняемые патентами, не имеющие допуска к использованию;
- аннулированные патенты на селекционные достижения.

О масштабах селекционной работы по ряду культур можно судить по числу сортов, включенных в Государственный реестр селекционных достижений (табл. 20.1).

Т а б л и ц а 20.1

**Число сортов, включенных
в Государственный реестр селекционных достижений,
допущенных к использованию в 2010 г.**

Культуры	Всего	В том числе по заявкам заявителей	
		российских	иностраных
Зерновые	547	508	39
Крупяные	127	123	4
Зернобобовые	153	141	12
Кукуруза	570	240	330
Кормовые (без кукурузы)	626	496	130
Масличные	661	388	273
Технические	261	139	122
Картофель	272	155	117

Культуры	Всего	В том числе по заявкам заявителей	
		российских	иностраннх
Плодовые	851	795	56
Ягодные	676	654	22
Цветочные	880	842	38
Итого	12 383	9858	2525
Овощные культуры, в том числе:			
томат	1385	1172	213
огурец	798	687	111
перец сладкий	430	358	72
капуста белокочанная	223	102	121
морковь	141	63	78
лук репчатый	132	47	85
Итого	4719	3689	1030

Каждый год Госсорткомиссией публикуется характеристика сортов растений, впервые включенных в Государственный реестр.

Госсортоиспытание на хозяйственную полезность оплачивается из федерального бюджета, на патентоспособность — за счет пошлин. Пошлины в настоящее время взимаются также и за поддержание сорта в Госреестре.

20.6.

ГОСУДАРСТВЕННОЕ СОРТОИСПЫТАНИЕ В РАЗНЫХ СТРАНАХ

Сортоиспытание в разных странах имеет свои особенности. В Швеции, например, имеется институт, который занимается сортоиспытанием сортов, выведенных селекционными учреждениями страны, а также поступивших из других стран. Во многих странах принята такая же система.

Своеобразно организовано сортоиспытание в Канаде. Здесь нет единого центра испытания, а сортоиспытание

в масштабах страны проводят сами селекционные учреждения. При этом в каждом селекционном учреждении (обычно это подразделения университетов) испытываются сорта, созданные всеми селекционными учреждениями страны, что обеспечивает необходимую объективность.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что является основной целью Государственного сортоиспытания сортов?
2. Какой государственный орган организует и проводит государственное сортоиспытание?
3. Расшифруйте аббревиатуру ООС.
4. На сколько регионов по почвенно-климатическим условиям разделена территория РФ?
5. Из каких разделов состоит Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию?
6. Каков порядок включения селекционного достижения в Госреестр?
7. Какими критериями должно обладать селекционное достижение, чтобы на него можно было получить патент?
8. В чем основные различия в методике испытания на хозяйственную полезность и патентоспособность селекционного достижения?

ПОДДЕРЖИВАЮЩАЯ СЕЛЕКЦИЯ

21.1. ПЕРВИЧНОЕ СЕМЕНОВОДСТВО

Сорт, поступивший в хозяйственную эксплуатацию, нуждается в постоянной поддержке в течение всей его жизни, иначе он утратит свои первоначальные свойства. Это происходит вследствие действия ряда ухудшающих сортовые качества факторов.

Свойства приходится восстанавливать путем поддерживающей селекции, которая заключается в негативном отборе — выбраковке форм, отклоняющихся от растений, типичных для сорта. Для перекрестноопыляющихся культур такой отбор может выйти за рамки простого восстановления сорта и привести к существенному его улучшению, вплоть до состояния, когда он может быть признан новым сортом.

В России поддерживающую селекцию принято называть первичным семеноводством. Она действительно имеет признаки семеноводства, поскольку осуществляется размножение семян и контроль за их сортовыми и семенными качествами, а также мероприятия по оздоровлению семенного и посадочного материала, которые, в общем, отношения к селекции не имеют.

21.2. ПРИЧИНЫ НАСЛЕДСТВЕННОГО УХУДШЕНИЯ СОРТА

Причины наследственного ухудшения сорта — два вида засорения. **Механическое засорение** заключается в появлении в сорте примесей, попадающих в него механическим путем. Такое возможно:

- при посеве, если сеялка была плохо очищена от семян сорта или даже культуры, которые сеяли перед этим;
- при комбайновой уборке по той же причине, тем более что комбайн невозможно полностью очистить от семян культуры, уборка которой производилась;
- при недостаточной изоляции партий семян в хранении.

Это также может быть засорение сортом или культурой, которая выращивалась на этом поле в прошлом году или в предыдущем цикле. Какая-то часть семян ее осыпалась, перезимовала и дала всходы в посеве этого года. Не исключены и другие причины.

Для культур двулетнего цикла засорение менее вероятно, но тоже возможно. Даже плодовые и ягодные культуры от него не застрахованы, если в питомниках допускается небрежность в работе.

Биологическое засорение возникает вследствие опыления другим сортом, в редких случаях — другой культурой. Особую опасность переопыление представляет для перекрестноопыляющихся культур, но не защищены от него и самоопылители. Некоторые самоопылители настолько склонны к спонтанной гибридизации, что их следует считать факультативными перекрестниками (сорго, просо). Но и другие самоопыляющиеся культуры могут давать спонтанные гибриды. У очень строгих самоопылителей, таких как ячмень, горох, появление в посеве гибридов от перекрестного опыления встречается редко. В то же время спонтанная гибридизация у мягкой пшеницы может достигать 1,5...2,0%.

Чтобы уберечь семенные посевы перекрестноопыляющихся культур от переопыления, в производстве используют пространственную изоляцию. Нормы ее для отдельных культур различны и зависят от биологии опыления и

вредоносности засорения. Под вредоносностью понимаются последствия засорения для последующих поколений. Так, для сортов подсолнечника пространственная изоляция должна быть не менее 3 км, а для участков размножения родительских форм гетерозисных гибридов — не менее 5 км, поскольку их засорение существенно отразится на урожайности гибрида. Для обычных сортов ржи пространственная изоляция составляет не менее 300 м, а между сортами с доминантной низкостебельностью и высокостебельными сортами — не менее 1000 м. Опыление первых вторыми ведет к образованию гетерозигот по локусу низкостебельности, которые в следующих поколениях будут давать высокостебельные рецессивные генотипы. Причем рецессивные аллели невозможно вытеснить из популяции, так как они остаются в гетерозиготах под прикрытием доминанта. Это источник постоянного выщепления высокостебельных форм при гомозиготации рецессивов. Нужно добавить, что такие формы, как более конкурентоспособные, имеют тенденцию накапливаться в популяции при пересевах.

Несмотря на пространственную изоляцию, случаи переопыления, а значит, и засорения сорта или самоопыленной линии могут иметь место, равно как и случаи переопыления самоопыляющихся культур, для которых пространственная изоляция не практикуется. Конечно, можно так удалить один посев от другого территориально, что переопыление станет невозможным. Но это создаст большие неудобства при организации севооборотов, сильно увеличит расходы на транспорт, в том числе перемещение сельскохозяйственных машин и рабочих. Принятые нормы соответствуют не полной, а рациональной изоляции, точно так же, как и отсутствие требования пространственной изоляции для самоопылителей.

Мутации являются вторым источником биологического засорения, возникая хотя и редко, но постоянно. Даже мутации у плодовых культур могут вызвать ухудшение сортовых качеств посадочного материала, если черенки для прививок или другие виды растительного материала, применяющегося для размножения, будут взяты из

мутировавшего побега (случай, когда почковая мутация представляет селекционную ценность, относятся к обычной селекции).

Отдельно нужно рассмотреть еще один источник изменения сорта. Его удастся устранить только в особых случаях, а в остальных — приходится с ним мириться. Речь идет об изменении биотипического состава сорта под влиянием естественного отбора. Как показали исследования, длительное выращивание одного и того же сорта в различных регионах ведет к изменению соотношения различных биотипов в сортовой популяции перекрестников, вплоть до полного вытеснения некоторых из них. Возможно, это не ухудшает сорт, если только не меняются его хозяйственные свойства, потому что он становится более адаптированным к условиям региона. Естественно, это не относится к вегетативно размножаемым культурам и к чистолинейным самоопылителям. Если же сорт самоопыляющейся культуры — популяция, биотипический состав его может меняться. Если это многолинейный сорт, биотипический состав его может и даже должен быть восстановлен. Если же соотношение биотипов, как и у перекрестников, не контролируется, этого сделать нельзя. Контролировать биотипический состав таких сортов до известной степени возможно, применяя электрофорез или ДНК-маркеры, но нецелесообразно.

21.3. ОСОБЕННОСТИ ПОДДЕРЖИВАЮЩЕЙ СЕЛЕКЦИИ У РАЗЛИЧНЫХ КУЛЬТУР

Поддерживающая селекция (первичное семеноводство) у различных культур ведется по-разному, но имеет, как было сказано выше, одну цель: устранение растений, не соответствующих характеристикам сорта. Параллельно решается и другая задача: оздоровление семенного и посадочного материала, поскольку обе технологии удобно совместить и поскольку семена сорта, хотя бы и возвращенного в первоначальное состояние, но зараженные болезнями, для дальнейшей репродукции не годятся. Эта вторая задача является уже чисто семеноводческой, и с

ней подробно знакомят в курсе семеноводства. Впрочем, если говорить о сортах-популяциях, главным образом о перекрестниках, то освобождение популяции путем браковки зараженных растений может иметь и селекционное значение, если таким путем из популяции изымаются наследственно восприимчивые к болезням растения.

Поддерживающая селекция может проводиться методами индивидуального и массового отбора. Преобладает индивидуальный, поскольку дает возможность проконтролировать результаты отбора по потомству отобранных растений. Для упрощения работы массовый отбор применяется в порядке чередования с индивидуальным (один цикл — индивидуальный отбор, другой — массовый).

В наиболее простой форме поддерживающая селекция ведется у самоопыляющихся и вегетативно размножаемых культур. Здесь отбор усложняется только в случае, если культура сильно поражена болезнями, от которых можно освободиться в процессе отбора.

У зерновых, зернобобовых и крупяных культур поддерживающая селекция индивидуальным отбором ведется по схеме: питомник отбора — питомник испытания потомств первого года (ПИП1) — питомник испытания потомств второго года (ПИП2) — питомник размножения (такие названия питомников приняты в России).

Семена, которые будут выращены в питомнике размножения, высеваются в питомнике суперэлиты, а полученные там — в питомнике элиты. Но два последних питомника уже относятся к семеноводству.

Питомником отбора могут служить питомники размножения, посев суперэлиты или элиты, хотя в качестве него можно использовать любой посев данного сорта. Иногда для питомника отбора производят специальный посев семенами питомника размножения или суперэлиты данного сорта, в котором можно применить заниженную норму высева для лучшей обозримости растений при отборе и получения большего коэффициента размножения, а также оставить проходы для удобства отбора. Так осуществляется цикл: для питомника отбора берут семена, прошедшие первичные звенья поддерживающей селекции

в предыдущих репродукциях, в которых они освобождались от примесей и не успели еще в заметной степени утратить сортовые качества.

В питомнике отбора отбирают лучшие по продуктивности, свободные от болезней и вредителей, типичные для сорта растения. У зерновых и крупяных культур удобнее вести отбор не растений, а колосьев (метелок). Отобранные растения (колосья, метелки) обмолачивают, просматривают зерно, бракуя семьи, у которых оно пораженное, нетипичное, и сеют каждую семью отдельно в ПИП1. Иногда для ускорения работы и снижения ее трудоемкости у озимых культур используют посев ПИП1 необмолоченными колосьями (рис. 21.1).

Через определенное количество делянок с семьями сеют для сравнения элиту предыдущего выпуска делянками такого же размера. Количество семян, высеваемых на каждую делянку, удобно отмерить меркой. Учитывать урожай и браковать по его уровню в сравнении с элитой бесполезно: слишком низка точность в таком опыте. Но все семьи, отклоняющиеся по морфологическим признакам, должны быть забракованы. Причем браковку следует провести строго: при сомнении, отвечает ли семья признакам сорта, она должна браковаться. Бракуют на «глаз», сравнивая с делянками стандарта — посева семенами элиты данного сорта урожая прошлого года. Незабракованные в поле семьи убирают, обмолачивают и проводят бра-



Рис. 21.1
*Посев необмолоченными
колосьями*

ковку по зерну, отбрасывая отличающиеся цветом, щуплые и имеющие признаки заболевания. Общий принцип полевой и лабораторной браковки: лучше забраковать модификационно измененные семьи, чем пропустить генотипически отличные от сорта.

Отобранные в ПИП1 семьи высевают в ПИП2 для повторной оценки. Здесь де-

лянки больше, поскольку линии размножены, но повторения не закладывают — это слишком осложнило бы работу. Ограничиваются, как и при посеве ПИП1, посевом делянок элиты через определенное число образцов. Здесь, помимо выбраковки нетипичных семей, можно провести учет урожая, сравнивая его в пределах блока с урожаем элиты. Но в связи с низкой точностью можно ограничиться глазомерной оценкой.

После браковки по зерну оставшиеся семьи объединяют и используют для посева питомника размножения. Здесь отбор уже невозможен, ограничиваются только апробацией посева для контроля за его чистосортностью. Апробация заключается в отборе случайным образом определенной пробы растений или стеблей или даже просмотром растений на корню, выявлением отклоняющихся от морфологических характеристик сорта, а также пораженных болезнями, передающимися через семена. Подсчитывают процент таких растений.

Существуют предельные нормы примесей, превысив которые, посев не может считаться сортовым. Если от этих примесей возможно освободиться, проводят видовую и сортовую прополку (удаление растений, принадлежащих к другим видам и сортам, из посева). После проведения прополок требуется провести повторную апробацию.

Объемы отборов, процент браковки диктуются степенью засорения посевов, в которых ведутся семеноводческие отборы, и объемами партий семян, необходимых для производства требуемого количества семян элиты. Считается, что для зерновых, зернобобовых и крупяных культур нужно иметь не менее 300 семей в ПИП1. Браковка в этом питомнике может быть значительной и достигать 30%. В ПИП2, естественно, бракует меньше (примерно 10%), поскольку в предыдущем питомнике основную массу отклоняющихся от сорта семей уже забраковали.

Питомник размножения может быть повторен до 4 раз (питомник размножения 2, 3 и 4-го года) в зависимости от того, сколько семян требуется.

В первичном семеноводстве растений-самоопылителей полевых (пшеница, ячмень, овес и др.) и овощных культур

(перец, баклажан, томат, физалис и др.) нет принципиальных отличий, за исключением применения рассадной культуры, специфических морфологических характеристик, объемов партий семян.

У перекрестноопыляющихся культур при первичном семеноводстве приходится считаться с возможностью переопыления семей. Отличительной особенностью также является возможность изменения состава популяции перекрестника, изменяющего сорт.

От переопыления семей в питомниках испытания потомств лучше всего защищает метод резервов. Удобно применять его в том случае, если для посева семьи имеется большое количество семян, а норма высева невелика. Этому условию лучше всего отвечают такие культуры, как подсолнечник, кукуруза. Но и для других перекрестников данный метод может быть применен, соответственно размер делянок в ПИП2 не отличается от такового в ПИП1 (размножения не происходит). Для получения требуемого количества семян приходится повторять питомник размножения (если в этом есть необходимость).

Своеобразная ситуация создается в первичном семеноводстве линий с ЦМС. Отбор приходится вести из посева, где, помимо линии с ЦМС, посеян ее фертильный аналог (рядки их чередуются, причем фертильного аналога можно сеять меньше, например, на два-три рядка стерильной линии — один рядок аналога). Отбирают растения линии, оставляют из нее резерв семян, а линию испытывают в ПИП1. В ПИП2 линии, посеянные резервом семян, испытывают в присутствии их фертильного аналога.

В первичном семеноводстве перекрестноопыляющихся культур-двулетников нет необходимости прибегать к методу половинок. Здесь отбор типичных для сорта растений и получение из них семян разделены. Браковка ведется по растениям первого года, посадочному материалу (при пересадочном способе выращивания семенников) и по растениям-семенникам.

Первичное семеноводство вегетативно размножаемых культур ведется по-разному в зависимости от конкретной культуры. Общий момент для однолетних культур заклю-

чается в том, что, как и для самоопылителей, не нужно прибегать к защите от перекрестного опыления. Особенности связаны со спецификой культуры. Например, для картофеля важно в процессе первичного семеноводства освободиться от заболеваний, которые передаются с посадочными клубнями: вирусными болезнями, черной ножки, кольцевой гнили. Это делают и в первом оценочном питомнике, и во втором путем осмотра растений и клубней, а также с помощью серологического и других видов анализа на присутствие вирусной и бактериальной инфекции. В первичном семеноводстве картофеля широко используют биотехнологический метод освобождения от вирусов, культивируя на питательной среде *in vitro* верхушечную меристему побегов. Проникновение вирусной инфекции отстает от формирования этой меристемы, и она оказывается свободной от вирусов. Аналогично ведется безвирусное семеноводство земляники. Более подробно все эти методы описаны в соответствующих разделах учебников по семеноводству.

При ведении первичного семеноводства массовым отбором у зерновых, зернобобовых и крупяных культур семена отобранных растений после браковки по зерну смешивают и засевают ими питомник размножения. Массовый отбор, как уже неоднократно говорилось, гораздо проще, чем индивидуальный, но сопряжен с большим числом ошибок. Его применяют, чтобы уменьшить затраты труда и средств в случае, когда материал, который берут из питомника размножения, суперэлиты или элиты, достаточно чист. Массовый отбор нужно чередовать в разных выпусках элиты с индивидуальным отбором, чтобы предотвратить накопление ошибок, связанных с отсутствием контроля за характеристиками семей. У вегетативно размножаемых культур и у двулетников-перекрестников массовый отбор обычно не используют.

У многолетних плодовых и ягодных культур поддерживающая селекция ведется своеобразно. В сущности у них нет первичного семеноводства, с этой целью закладывают маточный сад или плантацию ягодников. Единственная угроза здесь — возникновение почковых мутаций.

Важно, чтобы черенки, отводки были взяты с типичных побегов. Никаких семеноводческих звеньев, естественно, не существует, как и самого названия «семеноводство». Здесь осуществляется питомниководство (сортотразведение) — получение посадочного материала вегетативным размножением путем прививки или иными способами. Материал для этого берется из маточного сада или ягодника.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Назовите синоним термина «поддерживающая селекция».
2. Каковы основные причины наследственного ухудшения сорта?
3. В чем смысл негативного отбора?
4. Какой метод предотвращения переопыления разных сортов вы знаете?
5. Каковы особенности поддерживающей селекции у плодовых и ягодных культур?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Адвентивные почки — почки на растениях, возникшие из клеток и тканей, обычно их не образующих.

Акклиматизация — приспособление растительной формы к жизни в новых, непривычных для нее условиях на основе изменения наследственности.

Аллогамия (перекрестное опыление) — перенос пыльцы с тычинки одного цветка на рыльце пестика другого цветка. Существуют две формы аллогамии — гейтеногамия и ксеногамия.

Аллополиплоид — полиплоид, возникший путем объединения хромосомных наборов разных видов (например, скрещиванием $AA \times BB = F_1AB$) и последующего удвоения числа хромосом ($AB - AABV$) или скрещивания автополиплоидов ($AAAA \times BBBB = F_1AABV$).

Амплификация — образование дополнительных копий хромосомных последовательностей ДНК.

Амфидиплоиды — межвидовые гибриды, в соматических клетках которых содержится по диплоидному хромосомному набору от каждой из родительских форм (синоним — аллотетраплоид).

Аналитическая селекция — селекция, основанная на использовании для отбора в качестве исходного материала естественных популяций путем разложения (анализа) их на отдельные линии.

Андроклиния — процесс возникновения растения из микроспоры или пыльцевого зерна через соматический эмбриогенез либо через образование каллуса.

Анеуплоид — ядро, клетка, организм с числом хромосом, отклоняющимся от X и от чисел, кратных X .

Анеуплоидия — гетероплоидия, т. е. увеличение или уменьшение числа хромосом, не кратное основному числу хромосом вида.

Анизоплоидная популяция — популяция, состоящая из растений одного вида, но с различным числом хромосом. Такая популяция часто образуется при получении триплоидов сахарной свеклы и репродукции сортов тетраплоидной ржи.

Апикальное доминирование — явление подавления роста верхушечных почек боковых побегов гормонами, вырабатываемыми в апикальной меристеме.

Апомиксис — замена полового размножения, для которого характерно слияние женских и мужских гамет, неполовым процессом.

Апробатор — лицо, аккредитованное и зарегистрированное в установленном порядке для обследования сортовых посевов в целях определения их сортовой чистоты или сортовой типичности растений, засоренности сортовых посевов, поражения болезнями и повреждения вредителями растений.

Апробация сортовых посевов — оценка сортовой чистоты семеноводческих посевов для определения пригодности урожая с них на семенные цели.

Ареал — территория или район распространения какого-либо вида или сорта.

Аттрагирующая способность — способность активировать транспорт питательных веществ к органу с наибольшей концентрацией фитогормонов-стимуляторов (ауксины, гиббереллины, цитокинины, брассиностероиды).

Аутополиплоидия — образование полиплоида путем кратного увеличения в клетках наборов хромосом одного и того же вида (например, АА – АААА).

Аутосомы — набор хромосом, не включающий половые хромосомы (обозначаются цифрами 1, 2, 3 и т. д.).

Базисные семена — семена, получаемые за рубежом от посева селекционной элиты.

Биологический контроль за посевами — система мониторинга показателей биологических процессов у растений в онтогенезе, коррелирующих с ходом формирования урожая посевами в конкретных условиях выращивания.

Биологическое засорение сорта — засорение его другими сортами и культурами путем естественного (спонтанного) пероопыления и возникновения мутаций.

Биомасса — общая масса особей одного вида, группы видов или сообщества в целом на единицу поверхности или объема местообитания.

Биотехнология — использование биологических процессов и систем в различных областях сельского хозяйства, промышленности и медицины. В селекции — применение микрклонального размножения, эмбриокультуры и культуры меристем и пыльников, соматклональной изменчивости, соматической гибридизации протопластов, методов генной инженерии и др.

Биотехнология классическая — наука о методах и технологиях производства, хранения и переработки сельскохозяйственной и другой продукции с использованием обычных, нетрансгенных растений, животных и микроорганизмов в природных (естественных) и искусственных условиях.

Биотехнология новейшая — наука о генно-инженерных и клеточных методах и технологиях создания и использования генетически трансформированных (модифицированных) растений, животных, микроорганизмов и вирусов в целях интенсификации производства и получения новых видов продуктов различного назначения.

Биотип — группа особей вида и разновидности, не имеющая обычно морфологических отличий, но обладающая биологическими или физиологическими устойчивыми особенностями.

Биоценоз — совокупность растений, животных и микроорганизмов, населяющих данный участок суши или водоема и характеризующихся определенными отношениями между собой и приспособленностью к условиям окружающей среды.

Вегетативное размножение — размножение растений вегетативными органами — кусочками стебля, листа, луковицами, клубнями, корневищами и т. д.

Видовая прополка — удаление из сортового посева примесей, относящихся к другим видам и родам растений.

Внутрисортовая изменчивость — наследственная изменчивость, обнаруживаемая при репродуцировании сорта. Основана на расщеплении и спонтанных мутациях.

Возвратные скрещивания (беккроссы) — повторные однократные или многократные скрещивания гибрида с одной из родительских форм.

Восстановители фертильности — формы, восстанавливающие при скрещивании плодовитость линий и сортов, обладающих свойством ЦМС.

Гаметоциды — вещества селективного действия, применяемые при химической кастрации цветков, препятствующие нормальному развитию пыльников и пыльцы, не оказывающие при этом заметного отрицательного влияния на формирование женских генеративных элементов.

Гаплоид — ядро, клетка, организм, характеризующиеся одинарным набором хромосом, представляющим половину полного набора, свойственного виду (символ n).

Гаплоиды — особи, в клетках которых содержится половина соматического набора хромосом, специфичного для данного вида.

Ген — единичная структура генетической информации, участок хромосомы (молекулы ДНК), кодирующий структуру одной или нескольких полипептидных цепей, или молекул РНК, или определенную регуляторную функцию.

Генетическая инженерия — целенаправленное изменение генетических программ клеток для придания исходным формам новых свойств или создания принципиально новых форм организмов. Осуществляется путем введения в клетку чужеродной генетической информации, гибридизации соматических клеток или другими приемами.

Генетические источники — формы, несущие желательный признак, чаще всего количественный, генетика которого не установлена.

Генная инженерия — совокупность приемов, методов и технологий, в том числе технологий получения рекомбинантных рибонуклеиновых и дезоксирибонуклеиновых кислот, по выделению генов из организма, осуществлению манипуляций с ними и введению их в другие организмы.

Генная мужская стерильность (ГМС) — стерильность пыльцы, обусловленная генами хромосом.

Генно-инженерная деятельность — деятельность ученых, специалистов, научных организаций и государственных органов, направленная на получение, испытание, транспортировку и использование генетически модифицированных организмов (ГМО) и полученных из них продуктов.

Геном — совокупность генов, содержащихся в гаплоидном (одинарном) наборе хромосом данного организма. Диплоидные организмы содержат два генома — отцовский и материнский.

Генотип — конкретный набор генов особи.

Генотипическое варьирование — вариабельность, обусловленная генотипическим разнообразием форм.

Генофонд — совокупность генов, которые имеются у особей, составляющих данную популяцию или коллекцию сортообразцов.

Гетерозис — повышение жизнеспособности, увеличение мощности и лучшее развитие других признаков у гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

Гетерозисный гибрид — совокупность культурных растений первого гибридного поколения, созданная путем скрещивания линий, самоопыленных линий, сортов, других гибридов, обладающая определенными наследственными морфологическими, биологическими и хозяйственно ценными признаками и свойствами.

Гибридизация — скрещивание двух или большего числа форм, различающихся между собой по отдельным или многим признакам и свойствам.

Гибридный питомник — питомник, в котором высевают и изучают гибридные популяции, проводят отбор лучших элитных растений для закладки селекционного питомника.

Гибридный сорт — сорт, полученный путем скрещивания и отбора из гибридной популяции.

Гиногенез — процесс возникновения растения из клеток зародышевого мешка.

Гомозиготность — отсутствие различий между идентичными генами родителей.

Государственный реестр охраняемых селекционных достижений — реестр сортов и гибридов, на которые Госкомиссией выданы патенты, охраняемые законом в течение 30 лет (на сорта плодовых культур — 35 лет).

Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию — реестр сортов и гибридов, допущенных к использованию в сельскохозяйственном производстве на территории РФ.

Грунтовой контроль — установление принадлежности растений и семян к определенному сорту и определение сортовой чистоты растений посредством посева семян в грунт и последующей проверки растений.

Двойные межлинейные гибриды — гибриды от скрещивания простых межлинейных гибридов.

Двудомность — явление, при котором женские и мужские цветки располагаются на разных растениях.

Деструкция — разрушение вещества, сопровождаемое потерей его физиологической активности.

Дефицитный сорт — недавно зарегистрированный сорт, спрос на семена которого еще полностью не удовлетворен.

Диаллельные скрещивания — скрещивания, применяемые для определения специфической комбинационной способности самоопыленных линий. При этом каждую линию скрещивают со всеми остальными для оценки всех возможных комбинаций.

Динамическое сортоиспытание — испытание, при котором у сортов ряда культур (картофель и др.) изучают динамику накопления урожая в течение вегетации.

Диплоид — ядро, клетка, организм, характеризующиеся двойным набором гомологичных хромосом, представленных числом, характерным для данного вида (символ — $2n$).

Диплоидизация — превращение гаплоидного набора хромосом в диплоидный путем удвоения каждой хромосомы.

Диплоидный набор хромосом — два гаплоидных набора хромосом, содержащие хромосомы только одного или обоих родителей.

Дифференциация — комплекс процессов, приводящих к различиям между дочерними клетками, а также между материнскими и дочерними клетками.

ДНК — молекула дезоксирибонуклеиновой кислоты — системы, состоящей из нуклеотидов (аденин, гуанин, цитозин, тимин), дезоксирибозы и остатков фосфорной кислоты.

Доноры — формы растений, несущие желательный признак, генетика которого изучена.

Естественные популяции — популяции, сформировавшиеся под воздействием естественных, природных факторов.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости — закон, установленный Н. И. Вавиловым, согласно которому систематически близкие виды растений имеют сходные и параллельные ряды наследственных форм, и чем ближе друг к другу стоят виды по происхождению, тем резче проявляется сходство между рядами морфологических признаков и физиологических свойств.

Закрепители стерильности — самоопыленные линии, которые при скрещивании с формами, обладающими свойством ЦМС, не восстанавливают их фертильности.

Зигота — оплодотворенная яйцеклетка.

Зональное (экологическое) сортоиспытание — испытание, проводимое в различных экологических условиях для всесторонней и быстрой оценки новых, лучших сортов.

- Иммунность** — невосприимчивость к болезням и вредителям.
- Инбридинг (инцухт)** — получение у перекрестноопыляющихся растений потомства от принудительного самоопыления.
- Инбредная депрессия (инцухт-депрессия)** — снижение жизнеспособности и продуктивности потомств перекрестноопыляющихся растений в результате их принудительного самоопыления.
- Инбредная линия (инцухт-линия)** — линия перекрестноопыляющейся культуры, полученная путем многократного принудительного самоопыления.
- Индивидуальный отбор** — отбор, основанный на оценке по потомству отобранных, индивидуально размножаемых лучших растений.
- Индивидуально-семейный отбор** — отбор у перекрестноопыляющихся культур, при котором семена с отобранных растений высевают отдельно (посемейно).
- Интродукция** — перенос в какую-либо страну или область видов и сортов растений, ранее здесь не произраставших.
- Инфекционный фон** — специальный питомник (теплица, вегетационный домик), в котором в условиях искусственного заражения определенной болезнью проводят оценку селекционного материала.
- Инцухт-линия (самоопыленная линия, инбредная линия)** — потомство одного перекрестноопыляющегося растения, полученное в результате принудительного самоопыления.
- Исходный материал** — культурные растения и их дикие сородичи, используемые для получения новых сортов и гибридов растений.
- Карликовые формы** — низкорослые, как правило, скороспелые растения, у многих культур имеющие в урожае узкое отношение массы семян и плодов к вегетативной массе.
- Кастрация цветков** — предшествующий опылению прием удаления незрелых пыльников в цветках материнских форм.
- Категория семян** — этап воспроизводства сорта (оригинальные, элитные, репродукционные семена).
- Клеточная селекция** — метод выделения мутантных клеток и соматоклональных вариаций с помощью селективных условий.
- Клон** — генетически однородное потомство одного вегетативно размноженного растения.
- Клональное микроразмножение** — получение *in vitro* неполовым путем растений, генетически идентичных исходному растению.

Клонирование — получение генетически идентичных популяций организмов.

Клоновый отбор — индивидуальный отбор у вегетативно размножаемых растений.

Коллекционный питомник — питомник, в котором проводят первичное изучение исходного материала в целях выделения наиболее перспективных форм.

Конвергентные скрещивания — параллельные возвратные скрещивания разных сортов-доноров с одним и тем же рекуррентным родителем в целях передачи ему нескольких ценных признаков одновременно.

Конкурсное сортоиспытание — завершающее испытание новых перспективных сортов перед передачей лучших из них в Государственное сортоиспытание.

Коэффициент размножения — отношение массы кондиционных семян в урожае к массе высеванных семян.

Ксении — проявление признаков отцовской формы у гибридных семян, развившихся на материнском растении.

Лабораторный сортовой контроль — установление принадлежности семян к определенному сорту и определение их сортовой чистоты посредством проведения лабораторного анализа.

Линейный сорт — сорт самоопыляющейся культуры, берущий начало от одного элитного растения и проверенный на гомозиготность по потомству.

Линия — потомство одного гомозиготного растения.

Маркер (ДНК) — фрагмент ДНК известного размера, используемый для калибровки фрагментов в электрофоретическом геле.

Маркерный ген — ген, идентифицированный по месту расположения и имеющий четкое фенотипическое проявление.

Массовый отбор — отбор, при котором семена с отобранных элитных растений после браковки объединяют и высевают на одной делянке без оценки по потомству.

Межсортовые гибриды — гибриды, получающиеся от скрещивания двух сортов.

Мейоз — процесс деления половых клеток, приводящий к редукции числа хромосом и рекомбинации генов.

Меристема — образовательные ткани с активно делящимися клетками.

Местный сорт — сорт, созданный в результате длительного действия естественного и простейших приемов искусственного отбора при возделывании той или иной культуры в определенной местности.

Метаболизм (промежуточный обмен) — превращение веществ внутри клеток с момента их поступления до образования конечных продуктов.

Метод ОСП (метод одnoseмянного потомства, SSD-метод) — метод ограничения гибридной популяции, при котором для пересева с каждого растения популяции берут только одно семя.

Метод парных элит — метод отбора у перекрестноопыляющихся культур, при котором формируют пары семей, сходных по характеристикам. Внутри пары допускается переопыление, между парами — нет.

Метод педигри — отбор из ранних поколений с ежегодными повторными отборами из лучших семей (остальные семьи целиком бракуются) до достижения константности, т. е. видимой однородности.

Метод пересева (балк-метод, рамш-метод, метод массовых популяций) — метод, при котором отбор (первичный) проводится из поздних гибридных поколений ($F_4 \dots F_5$).

Метод резервов (половинок) — прием использования многократного индивидуального отбора у перекрестноопыляющихся растений, при котором семена с каждого элитного растения делят на две части (половинки). Одну часть семян высевают в селекционном питомнике, а другую сохраняют в резерве. На следующий год, чтобы исключить нежелательное влияние отцовских форм, селекционный питомник второго года засевают семенами резервных половинок.

Механическое засорение сорта — засорение семенами других сортов и культур, происходящее во время посева, обмолота, очистки и других процессов.

Микроцентры дикорастущих видов — небольшие районы земного шара, в которых под влиянием изоляции возникли дикорастущие виды растений, не встречающиеся в других местах.

Митоз — процесс деления эукариотических соматических клеток.

Многолинейный (мультилинейный) сорт — сорт, состоящий из смеси линий, одинаковых по морфологическим и хозяйственно полезным признакам, но различающихся по устойчивости к различным расам возбудителя болезни.

Морфогенез — процесс формирования органов (органогенез), тканей (гистогенез) и клеток (цитогенез, или клеточная дифференцировка).

Мутагены — факторы, увеличивающие частоту возникновения мутаций в молекуле ДНК.

Мутант — новый организм с измененным признаком, возникшим вследствие мутирования отдельного гена или перестройки хромосом.

Мутация — спонтанное или индуцированное изменение гена, последовательности нуклеотидов хромосомы, генома, приводящее к изменению тех или иных признаков и сохранению их в поколениях.

Натурализация — приспособление растительной формы к жизни в новых, непривычных для нее условиях без изменения наследственности.

Негативный отбор — выбраковка из посевов худших или нетипичных для сорта особей.

Незаменимые аминокислоты — аминокислоты, которые не синтезируются в организме человека и животных.

Номер (селекционный номер) — это потомство одного или нескольких (многих) растений или часть этого потомства, поддерживающихся в процессе селекции отдельно друг от друга.

Нуклеиновые кислоты — это наиболее высокомолекулярные природные соединения (полимеры), состоящие из остатков различных нуклеотидов. Существуют два типа нуклеиновых кислот — РНК и ДНК.

Общая комбинационная способность (ОКС) — средняя ценность самоопыленных линий или сортов в гибридных комбинациях при селекции на гетерозис. Для определения ОКС обычно осуществляют топкроссы с тестером.

Ограниченносвободное опыление (краснодарский метод) — способ опыления, при котором цветущие колосья опылителя помещают под общий изолятор с 2...5 прокастрированными материнскими колосьями.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

Опыление — перенос пыльцы на рыльца пестиков.

Органогенез — процесс возникновения в неорганизованно растущей массе каллусных клеток зачатков органов (корней и побегов).

Оригинальные семена — семена сельскохозяйственных растений, произведенные оригинатором сорта сельскохозяйственного растения или уполномоченным им лицом. В США и Европе их называют селекционными семенами.

Оригинатор сорта — физическое или юридическое лицо, которое обеспечивает производство оригинальных семян определенного сорта и данные о котором внесены в Государст-

венный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.

Отборщик проб — лицо, аккредитованное в установленном порядке для проведения официального отбора проб от подготовленных партий семян.

Отдаленная гибридизация — скрещивание организмов, относящихся к разным видам и родам.

Охраняемое селекционное достижение — сорт, клон, линия, гибрид первого поколения, на которые имеется патент.

Партеногенез — развитие особи с участием только материнских генов.

Партенокарпия — образование бессемянных плодов.

Партия семян — определенное количество однородных по происхождению и качеству семян одного сорта (вида).

Паспорт сорта — описание основных особенностей технологии, при которой он должен возделываться.

Патент на селекционное достижение — выдается селекционеру или его правопреемнику Госкомиссией на селекционное достижение, отвечающее критериям охраноспособности (новизна, отличимость, однородность, стабильность), и удостоверяет исключительное право патентообладателя на его использование. Регистрируется в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений.

Перспективный сорт — новый ценный сорт, проходящий сортоиспытание и размножаемый, но еще не внесенный в Государственный реестр сортов, допущенных к использованию.

Повторение — часть площади сортоиспытания, включающая один полный набор испытуемых образцов.

Повторность — число повторений в сортоиспытании.

Поликросс — метод определения общей комбинационной способности в условиях свободного переопыления всех оцениваемых образцов. Применяют при работе с кормовыми растениями (люцерна, различные злаковые).

Полиплоид — ядро, клетка, организм, характеризующиеся умноженным основным числом хромосом (символы 3X, 4X и т. д.).

Полиплоидия — геномная мутация, которая затрагивает весь генотип — кратное увеличение основного набора хромосом.

Половые хромосомы — хромосомы, определяющие пол особи (обозначаются буквами X, Y, W, Z и т. п.).

Посевные качества семян — совокупность признаков, характеризующих пригодность семян для посева: энергия прорастания, всхожесть, сила роста, масса 1000 семян.

Предварительное сортоиспытание — первоначальное испытание лучших селекционных номеров — будущих сортов, выделенных в контрольном питомнике.

Признак — морфологические, анатомические и другие ясно различимые характеристики, которые определяются путем измерения, взвешивания или глазомерной оценки.

Принудительное опыление — нанесение пыльцы отцовской формы непосредственно на рыльце прокастрированной материнской формы.

Провокационный фон — искусственно создаваемый фон для оценки селекционного материала на устойчивость к тому или иному неблагоприятному фактору: болезням, вредителям, засухе, низким температурам, затоплению и др.

Продукционный процесс — сумма всех одновременно протекающих в растении физиологических, биохимических, биофизических и других процессов образования и метаболизма веществ, обеспечивающих формирование хозяйственно ценных органов растения и продуктов вторичного обмена на основе генетического контроля и донорно-акцепторных отношений.

Пространственная изоляция — размещение посевов различных сортов и культур на определенном расстоянии друг от друга для предотвращения переопыления.

Простые (парные) скрещивания — однократные скрещивания между двумя родительскими формами.

Протопласт — содержимое растительной клетки, лишенной клеточной стенки с помощью ферментативного разрушения или механическим способом.

Районирование — установление районов возделывания новых сортов и гибридов по результатам государственного сортоиспытания. В настоящее время носит рекомендательный характер.

Регистрация посевов — осмотр сортовых посевов без отбора снопа для апробации с последующим оформлением в установленном порядке результатов осмотра.

Регистрация селекционного достижения — внесение селекционного достижения в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.

Рекомбинантный ген — ген, состоящий из компонентов различных генов.

Рекомбинация — перераспределение генетического материала родителей, приводящее к наследственной комбинативной изменчивости.

- Репродукционные семена** — категория семян, включающая семена первой и последующих репродукций от семян элиты. Число поколений репродукционных семян определяют территориальные органы специально уполномоченного федерального органа управления сельским хозяйством или соответствующие органы субъектов Российской Федерации. В странах Европейского сообщества этой категории семян эквивалентны сертифицированные семена, воспроизводимые до трех поколений.
- Реципрокные (обратные) скрещивания** — разновидность простых скрещиваний, при которых меняют местами компоненты скрещивания: $A \times B$ — прямое, $B \times A$ — обратное.
- РНК** — молекула рибонуклеиновой кислоты, в состав которой входят нуклеотиды (аденин, гуанин, цитозин, урацил), рибоза и остатки фосфорной кислоты.
- Родительские пары** — две исходные формы или два сорта, подобранные для скрещивания.
- Самоопыленная линия** — совокупность растений перекрестноопыляющейся культуры, полученная путем длительного самоопыления с одновременным индивидуальным отбором.
- Свойства растений** — физиологические, биохимические и технологические особенности растения.
- Селекционное достижение (юрид.)** — сорт (гибрид F_1 , клон, линия, популяция и др.).
- Селекционный материал** — весь сортовой и гибридный материал, отбираемый и используемый селекционером в процессе селекционной работы.
- Селекционный питомник** — питомник, в который поступает селекционный материал из гибридного, коллекционного и специальных питомников для его первоначальной сравнительной оценки и отбора лучших потомств.
- Селекционный центр** — крупное научно-исследовательское учреждение, специализирующееся по селекции и семеноводству в определенной почвенно-климатической зоне, по селекции группы культур или отдельной культуры.
- Семейно-групповой отбор** — отбор у перекрестноопыляющихся культур, при котором морфологически сходные семьи объединяются в группы для снижения инбредной депрессии.
- Семена (юрид.)** — растение или его часть, применяемые для воспроизводства сорта.
- Семена охраняемого сорта** — семена сорта, зарегистрированного в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений.

Семена элиты (элитные семена) — семена, получаемые от оригинальных семян и соответствующие требованиям государственных стандартов и иных нормативных документов в области семеноводства. Число поколений элитных семян определяет оригинатор сорта. В странах ЕС и США семенам элиты эквивалентны базисные семена, воспроизводимые в течение двух поколений — суперэлита и элита.

Семенной контроль — система мероприятий по проверке посевных качеств семян в процессе их производства, хранения и реализации.

Семеноводство — специальная отрасль сельскохозяйственного производства, обеспечивающая массовое размножение сортовых семян и получение гибридных семян при сохранении их чистосортности, биологических и урожайных качеств.

Семья — потомство одного гетерозиготного растения.

Сертификат на семена — документ, выданный по правилам системы сертификации семян, удостоверяющий сортовые и посевные качества семян и подтверждающий их соответствие требованиям государственных и отраслевых стандартов, а также другой нормативной документации.

Сертификат сортовой идентификации — документ, выданный на основании апробации сортовых посевов, удостоверяющий сортовую принадлежность семян.

Синтетическая селекция — селекция на основе использования метода гибридизации различных сортов в целях генетической рекомбинации полезных генов (синтеза).

Система семеноводства — совокупность структурных звеньев производства семян и функционально взаимосвязанных физических и юридических лиц, осуществляющих деятельность по производству разных категорий семян, заготовке, обработке, хранению, реализации, транспортировке и использованию семян, а также организации и проведению сортового и семенного контроля.

Система сертификации семян — система, обеспечивающая сертификацию семян и постоянный контроль за производством, заготовкой, обработкой, хранением, реализацией и использованием семян, сертифицируемых по правилам Системы.

Сложные скрещивания — скрещивания, в которых участвуют более двух родительских форм или когда гибридное потомство повторно скрещивается с одной из родительских форм.

Соматклоны — регенеранты растений, полученные из соматических клеток и обладающие определенными отличиями от исходных форм.

Соматическая гибридизация — процесс вовлечения в генетическую рекомбинацию хромосомы и гены ядра и оргanelл вне сексуального цикла, например путем слияния изолированных протопластов. Приводит к появлению гибридных клеточных линий и соматических гибридов растений.

Соматический гибрид — растение-регенерант, полученное путем слияния (гибридизации) соматических клеток.

Сорт — совокупность культурных растений, созданная путем селекции, обладающая определенными наследственными морфологическими, биологическими и хозяйственно ценными признаками и свойствами.

Сорт-стандарт (сорт-контроль) — сорт, с которым сравнивают по урожайности и другим хозяйственно-биологическим свойствам все другие испытываемые сорта или селекционные номера.

Сортовая типичность — показатель сортовой чистоты посева перекрестноопыляющихся культур (рожь, гречиха и др.).

Сортовая чистота — показатель сортовых качеств посева самоопыляющейся культуры (пшеница, ячмень, овес и др.). Представляет собой отношение числа стеблей растений основного сорта к числу всех развитых стеблей растений данной культуры.

Сортовой контроль — мероприятия по определению сортовой чистоты и установлению принадлежности растений и семян к определенному сорту посредством проведения апробации посевов, грунтового контроля и лабораторного сортового контроля.

Сортовые качества семян — совокупность признаков, характеризующих принадлежность семян к определенному сорту сельскохозяйственных растений.

Сортообновление — замена семян лучшими семенами того же сорта, как правило, более высоких категорий или репродукций.

Сортосмена — замена старых сортов новыми зарегистрированными сортами.

Сорт-популяция — сорт, включающий растения, различающиеся генотипически.

Сортотип — группа сортов, отличающихся характерным, ярко выраженным признаком (признаками).

- Специфическая комбинационная способность (СКС)** — комбинационная способность линии или сорта, определяемая величиной гетерозиса в какой-нибудь конкретной комбинации. СКС оценивают на основе диаллельных скрещиваний.
- Стабильность селекционного достижения** — неизменяемость основных признаков после неоднократного размножения сорта.
- Стерильные аналоги** — самоопыленные линии и сорта, сходные по всем признакам с исходными, но обладающими свойством ЦМС. Создаются путем насыщающих скрещиваний.
- Суперэлита** — предшествующее элите звено размножения семян.
- Суспензионная культура** — суспензия клеток или их агрегатов (небольших групп) во взвешенном состоянии в жидкой среде при использовании аппаратуры, обеспечивающей их аэрацию и перемешивание.
- Твел-метод (метод Борлауга)** — способ опыления, при котором цветущий отцовский колос вращают внутри индивидуального изолятора, в котором находится прокастрированный материнский колос.
- Тестер** — сорт или гибрид, используемый в качестве отцовской формы для определения общей комбинационной способности самоопыленных линий.
- Тетраплоиды** — полиплоидные организмы, имеющие четыре основных набора хромосом.
- Трансгенез** — процесс переноса с помощью различных векторов донорских, чужеродных генов в клетки реципиентных растений, животных и микроорганизмов.
- Триплоиды** — полиплоидные организмы, имеющие три основных набора хромосом. Такие растения стерильны.
- Удвоенные гаплоиды** — организмы, полученные путем удвоения хромосом у гаплоидов. Являются гомозиготными по всем генам.
- Фенотип** — сумма внешних признаков организмов, определяемых генотипом и условиями выращивания.
- Химерность тканей** — явление, возникающее при обработке мутагенами, при котором часть тканей осталась исходной, а часть стала мутантной (например, полиплоидной при обработке колхицином).
- Хромосомы** — генетические структурные образования ядра клетки, состоящие из ДНК и белков. В хромосомах заключена наследственная информация организма.

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) — стерильность пыльцы, обусловленная факторами цитоплазмы. Передается только по материнской линии.

Чистая линия — потомство одного гомозиготного по всем генам самоопыляющегося растения.

Экотип — относительно наследственно устойчивая форма данного вида, свойственная почвенно-климатическим условиям внутри его ареала и приспособленная отбором к существованию в данных условиях. В состав экотипа входит группа родственных биотипов. Различные экотипы свободно скрещиваются друг с другом в пределах вида.

Элита — категория семян, получаемая от посева оригинальных семян; в полной мере передающая все признаки и свойства сорта.

Элитные растения — лучшие растения, отбираемые селекционером в качестве родоначальных для создания нового сорта.

Ювенильная фаза развития — период заложения, роста и развития вегетативных органов от прорастания семени или вегетативной почки до появления способности к образованию репродуктивных органов.

In vitro — выращивание живого материала «в стекле», на искусственных питательных средах, в стерильных условиях.

In vivo — выращивание живого материала в естественных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бороевич, С.* Принципы и методы селекции растений. — М. : Колос, 1984.
2. *Бригз, Ф.* Научные основы селекции растений / Ф. Бригз, П. Ноулз. — М. : Колос, 1972.
3. *Вавилов, Н. И.* Теоретические основы селекции. — М. : Наука, 1987.
4. *Вавилов, Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Л. : Наука, 1987.
5. *Вавилов, Н. И.* Пять континентов. — М. : Мысль, 1987.
6. *Глик, Б.* Молекулярная биотехнология / Б. Глик, Дж. Пастернак. — М. : Мир, 2002.
7. *Гордей, И. А.* Тритикале: Генетические основы создания. — Минск : Навука і тэхніка, 1992.
8. *Грушка, Я.* Монография о кукурузе. — М. : Колос, 1965.
9. *Гужов, Ю. Л.* Селекция и семеноводство культивируемых растений / Ю. Л. Гужов, А. Фукс, П. Валичек. — М. : Мир, 2003.
10. *Гуляев, Г. В.* Селекция и семеноводство полевых культур / Г. В. Гуляев, Ю. Л. Гужов. — М. : Агропромиздат, 1987.
11. *Дебелый, Г. А.* Зернобобовые культуры в Нечерноземной зоне РФ. — Немчиновка, 2009.
12. *Долгодворова, Л. И.* Селекция полевых культур на качество. — М. : МСХА, 1995.
13. *Калашикова, И. В.* Селекция и генетика кукурузы. — Краснодар, 1979.
14. *Коновалов, Ю. Б.* Метод гибридизации в селекции растений. — М. : ТСХА, 1986.
15. *Коновалов, Ю. Б.* Метод мутагенеза в селекции растений. — М. : ТСХА, 1990.
16. *Коновалов, Ю. Б.* Особенности полевого опыта в ранних звеньях селекционного процесса. — М. : ТСХА, 1982.
17. *Коновалов, Ю. Б.* Селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям. — М. : Колос, 1999. — 136 с.
18. *Коновалов, Ю. Б.* Теория отбора в селекции растений. — М. : ТСХА, 1990.
19. *Кумаков, В. А.* Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. — М. : Агропромиздат, 1985.

20. *Майо, О.* Теоретические основы селекции растений. — М. : Колос, 1984.
21. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 2. Зерновые, крупяные, зернобобовые, кукуруза и кормовые травы. — М., 1989.
22. *Неттевич, Э. Д.* Избранные труды. Селекция и семеноводство яровых зерновых культур. — Немчиновка, 2008.
23. *Еремин, Г. В.* Общая и частная селекция и сортоведение плодовых и ягодных культур / Г. В. Еремин, А. В. Исачкин, И. В. Казаков [и др.] ; под ред. акад. Г. В. Еремина. — М. : Мир, 2004.
24. *Пыльнев, В. В.* Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / В. В. Пыльнев, Ю. Б. Коновалов, А. Н. Березкин [и др.] — М. : КолосС, 2008.
25. *Пыльнев, В. В.* Закономерности эволюции озимой пшеницы в результате селекции : дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1998.
26. *Пыльнев, В. В.* Селекция на гетерозис / В. В. Пыльнев, Т. И. Хупацария, В. С. Рубец. — М. : РГАУ-МСХА, 2009.
27. *Седов, Е. Н.* Селекция яблони / Е. Н. Седов, В. В. Жданова, З. А. Седова [и др.] — М. : Агропромиздат, 1989.
28. *Шевелуха, В. С.* Сельскохозяйственная биотехнология / В. С. Шевелуха, Е. С. Воронин, Е. А. Калашникова [и др.] — М. : Высш. шк., 2008.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Глава 1. Селекция как наука	10
1.1. Предмет селекции	10
1.2. Метод селекции	11
1.3. Теоретические основы селекции	12
1.4. Связь селекции с другими науками	13
1.5. Селекция и семеноводство (сорторазведение)	14
Глава 2. Селекция как отрасль сельскохозяйственного производства	16
2.1. Виды селекционных учреждений	17
2.1.1. Селекционные центры и принципы их организации	18
2.2. ВНИИР — ресурсное подразделение отрасли в России (структура и функции)	22
2.3. Государственная комиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений. Ее структура и основные функции	24
Глава 3. История селекции	26
3.1. Первичные и вторичные культуры	26
3.2. Этапы истории селекции по Н. И. Вавилову	28
3.2.1. Примитивная селекция	28
3.2.2. Народная селекция	30
3.2.3. Промышленная селекция	31
3.2.4. Научная селекция	33
3.2.5. Границы между этапами селекции	36
3.3. История селекции в России	37
3.4. Планирование селекционно-семеноводческой работы в России после революции	40
3.5. Преподавание селекции как научной дисциплины	41

Глава 4. Исходный материал для селекции	43
4.1. Значение исходного материала для селекции	43
4.2. Учение об исходном материале и вклад в него Н. И. Вавилова	45
4.2.1. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости	45
4.2.2. Эколого-географический принцип в систематике культурных растений	48
4.2.3. Учение о центрах происхождения культурных растений	50
4.2.4. Закономерности распределения растительных форм, устойчивых к болезням, в ботанических таксонах и по земному шару	55
4.3. Деятельность ВИРа по мобилизации растительных ресурсов	58
4.4. Интродукция и ее формы	60
4.5. Источники и доноры	66
4.6. Сортообразующая способность	68
4.7. Коллекционные посевы (посадки), их виды	69
4.8. Документация исходного материала	70
Глава 5. Внутривидовая гибридизация	71
5.1. Аналитическая и синтетическая селекции	71
5.2. Возможности гибридного рекомбиногенеза	72
5.3. Комбинационная и трансгрессивная селекции. Новообразования	73
5.4. Принципы подбора пар для скрещивания	74
5.5. Типы скрещивания	79
5.5.1. Простые скрещивания	80
5.5.2. Сложные скрещивания	81
5.6. Этапы технологии скрещивания	90
5.6.1. Подготовка материнской формы к гибридизации	90
5.6.2. Кастрация	91
5.6.3. Опыление. Его виды и техника	92
5.7. Жизнеспособность пыльцы и рылец	95
5.8. Контроль за качеством гибридизации	96
Глава 6. Отдаленная гибридизация	98
6.1. Конгруэнтные и инконгруэнтные скрещивания	98
6.2. Значение отдаленной гибридизации	99
6.3. Виды несовместимости при отдаленной гибридизации и пути их преодоления	100
6.4. Уровни отдаленной гибридизации	104
6.5. Тритикале	108
6.6. Перспективы отдаленной гибридизации	111
Глава 7. Мутагенез	112
7.1. Использование мутационного процесса в селекции	112
7.2. История развития мутагенеза как метода изменчивости	113

7.3. Использование в селекции естественных мутантов	114
7.4. Физический и химический мутагенез. Их отличия (дозы, экспозиции, технологичность, безопасность работы, формы применения)	115
7.5. Проблема специфичности мутагена	121
7.6. Расщепление и химерность при мутагенезе	122
7.7. Счет поколений при мутагенезе. Трудность выделения мутантов у перекрестников	124
7.8. Работа с мутантными поколениями	126
7.9. Микромутанты	127
7.10. Объем материала для мутагенеза	129
7.11. Сочетание мутагенеза с другими формами изменчивости	130
7.12. Плейотропия и отрицательные корреляции как факторы, ограничивающие получение мутантных форм	131
7.13. Свойства, которые можно изменять с помощью мутагенеза. Мутанты — сорта и доноры	132
Глава 8. Полиплоидия	138
8.1. Краткая история полиплоидии	139
8.2. Полиплоиды в природе. Полезные свойства полиплоидов	139
8.3. Оптимальный уровень плоидности. Плоидность, используемая в селекции	140
8.4. Способы получения полиплоидов	141
8.5. Низкая семенная продуктивность — основной недостаток полиплоидов. Способы ее повышения	143
8.6. Триплоиды	146
8.7. Успехи полиплоидной селекции	147
8.8. Гаплоидия. Успехи ее использования и перспективы	148
Глава 9. Биотехнологические методы в селекции растений	151
9.1. Основные селекционные задачи, решаемые с помощью методов биотехнологии	151
9.2. Биотехнологические методы, применяющиеся в селекции растений	152
9.3. Использование гаплоидии в селекции растений	160
9.4. Методы получения гаплоидов	166
9.5. Микрклональное размножение	168
9.6. Крисиохранение растительного материала	168
9.7. Генная инженерия и селекция растений	170
Глава 10. Использование маркеров в селекции растений	178
10.1. Морфологические маркеры	178
10.2. Биохимические маркеры	180
10.3. Белковые маркеры	181
10.4. Генетические маркеры	187

Глава 11. Отбор	195
11.1. Метод отбора в селекции	195
11.2. Естественный и искусственный отбор	195
11.3. Массовый и индивидуальный отбор	198
11.4. Рекуррентный отбор	201
11.5. Кратность отбора	202
11.6. Результат отбора	203
11.7. Поколение проведения отбора	203
11.8. Объем популяции для отбора	212
11.9. Особенности отбора у перекрестноопыляющихся растений	216
11.10. Тандемный отбор	224
11.11. Приемы проведения отбора	224
11.12. Направленность отбора	225
11.13. Ограничения метода отбора	226
Глава 12. Сортоведение	229
12.1. Сорт: определение, признаки и свойства. Сортотип ...	230
12.2. Классификация сортов	234
12.3. Гетерозисный гибрид	239
12.4. Рабочие понятия, используемые в селекции	240
12.5. Сорт и агротехника	240
12.6. Экономическое значение сорта	242
12.7. Названия сортов	243
Глава 13. Модель сорта	246
13.1. Определения модели и идеатипа	246
13.2. От чего зависит модель сорта	247
13.3. Экологические особенности региона	249
13.4. Примеры моделей у разных культур	254
13.5. Технология разработки моделей	256
13.6. Физиолого-биохимический уровень моделей	262
13.7. Изменение архитектоники сортов — самое существенное в современной селекции	266
13.8. Выход моделей на маркерные признаки	267
Глава 14. Селекционный процесс	270
14.1. Этапы селекционного процесса	270
14.2. Характеристика конкретного селекционного процесса и факторы, ее определяющие	272
14.3. Схема селекционного процесса	275
14.4. Особенности селекционного процесса у многолетних культур	279
14.5. Модификации схемы селекционного процесса	282
14.6. Звенья селекционного процесса, их технические данные	285
14.7. Объем селекционного процесса	292
14.8. Система селекционных оценок	295
14.9. Основное противоречие селекционного процесса	296
14.10. Ускорение селекционного процесса	298

Глава 15. Полевой опыт в селекции растений	301
15.1. Специфичность полевого опыта в селекции растений	301
15.2. Точность и достоверность опыта	302
15.3. Нарушение условий полевого опыта в селекции — объективная необходимость	304
15.4. Малое количество семян для посева начальных звеньев селекции и его причины	305
15.5. Питомник отбора	307
15.6. Селекционный питомник	312
15.7. Последующие звенья селекционного процесса	317
15.8. Рациональное построение селекционного процесса — путь повышения эффективности полевого опыта	318
15.9. Пространственная организация полевого опыта в селекции	319
15.10. Факторы, ограничивающие рандомизацию	320
15.11. Оценка стабильности урожайности	322
15.12. Полевые опыты в питомниках овощных культур	322
15.13. Полевые опыты при селекции плодовых и ягодных культур	324
Глава 16. Селекционные оценки	326
16.1. Место и время проведения селекционных оценок	326
16.2. Фон проведения селекционных оценок	328
16.3. Прямые и косвенные оценки	330
16.4. Органолептические и инструментальные селекционные оценки	332
16.5. Биологические методы оценок	335
16.6. Использование биохимических и генетических методов для оценки селекционного материала	336
16.7. Классификация селекционных оценок по характеризующим свойствам	336
16.8. Селекционные индексы	337
16.9. Правила проведения селекционных оценок	338
16.10. Стандартные методики оценок	339
16.11. Способы выражения оценок	339
16.12. Система селекционных оценок	342
Глава 17. Получение важнейших хозяйственных свойств	
в ходе селекции	343
17.1. Селекция на урожайность	345
17.2. Селекция на оптимальный вегетационный период	349
17.3. Селекция на технологичность	353
17.4. Селекция на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам	360
17.5. Селекция на устойчивость к болезням и вредителям	368
17.6. Селекция на качество продукции	379

Глава 18. Создание гетерозисных гибридов	387
18.1. Преимущества гетерозисных гибридов F_1	388
18.2. Способы расчета эффекта гетерозиса	390
18.3. Перевод культуры на гибридную основу. Условия такого перевода	391
18.4. Типы гибридов	392
18.5. Создание самоопыленных линий	397
18.6. Определение комбинационной способности	400
18.7. Улучшение самоопыленных линий	405
18.8. Способы получения гибридных семян в промышленном объеме у различных культур. Технология их реализации	408
18.9. Состояние перевода разных культур на гибридную основу	422
Глава 19. Годичный цикл селекционных работ	424
19.1. Этапы годичного цикла селекционной работы	424
19.2. Цикл селекционных работ у озимых культур	430
19.3. Цикл селекционных работ у двулетних культур	431
19.4. Годичный цикл работ у плодовых и ягодных культур	431
Глава 20. Государственное сортоиспытание	433
20.1. Основные задачи государственного сортоиспытания	433
20.2. Определения, связанные с государственным сортоиспытанием	434
20.3. Испытание на хозяйственную полезность	434
20.4. Испытание сортов на охраноспособность	438
20.5. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию	440
20.6. Государственное сортоиспытание в разных странах ...	441
Глава 21. Поддерживающая селекция	443
21.1. Первичное семеноводство	443
21.2. Причины наследственного ухудшения сорта	444
21.3. Особенности поддерживающей селекции у различных культур	446
Словарь терминов	453
Список литературы	470

*Юрий Борисович КОНОВАЛОВ
Владимир Валентинович ПЫЛЬНЕВ
Титико Ипполитович ХУПАЦАРИЯ
Валентина Сергеевна РУБЕЦ*

ОБЩАЯ СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

У ч е б н и к

Зав. редакцией ветеринарной
и сельскохозяйственной литературы *И. О. Туренко*
Редактор *Е. А. Монахова*
Технический редактор *Е. Е. Егорова*
Корректор *Т. А. Кошелева*
Подготовка иллюстраций *Е. В. Ляпусова*
Верстка *М. И. Хетерели*
Выпускающие *Н. В. Черезова, О. В. Шилкова*

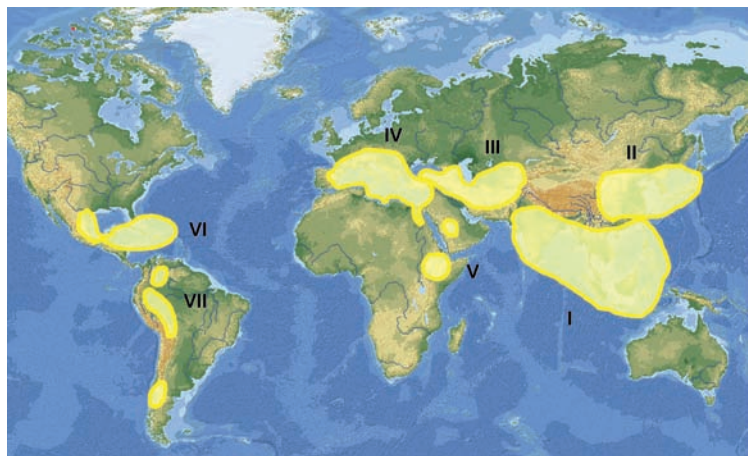
ЛР № 065466 от 21.10.97
Гигиенический сертификат 78.01.07.953.П.007216.04.10
от 21.04.2010 г., выдан ЦГСЭН в СПб

Издательство «ЛАНЬ»
lan@lanbook.ru; www.lanbook.com
192029, Санкт-Петербург, Общественный пер., 5.
Тел./факс: (812) 412-29-35, 412-05-97, 412-92-72.
Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

Подписано в печать 21.02.13.
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108^{1/32}.
Печать офсетная. Усл. п. л. 25,20. Тираж 1000 экз.

Заказ № .

Отпечатано в полном соответствии
с качеством предоставленных диапозитивов
в ОАО «Издательско-полиграфическое предприятие «Правда Севера».
163002, г. Архангельск, пр. Новгородский, д. 32.
Тел./факс (8182) 64-14-54; www.ippps.ru



Ил. 1
*Центры происхождения культурных растений
 по Н. И. Вавилову (1940)**



Ил. 2
Коллекционные посадки сортов картофеля

* Издание 1940 г. (последнее прижизненное) считается наиболее достоверным.



Ил. 3
Донор подсолнечника ВИР 793



Ил. 4

Ограниченно свободное опыление сортообразцов ржи

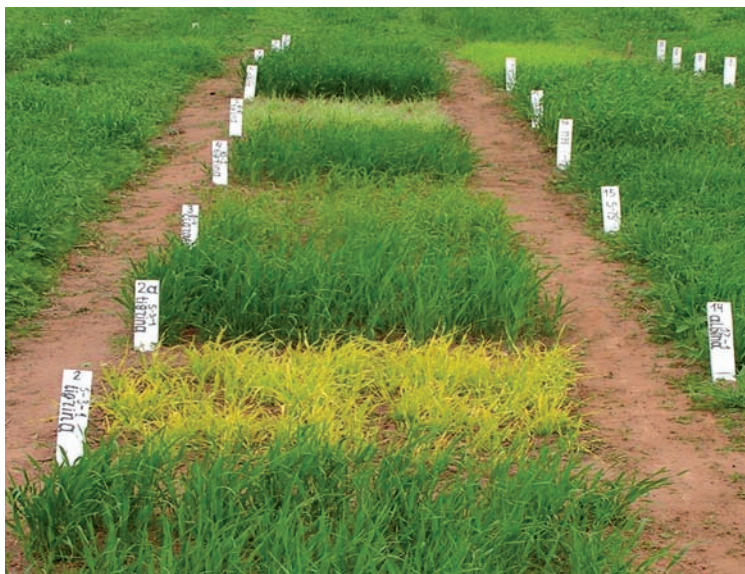


Ил. 5

Современный сорт озимой гексаплоидной тритикале Эллада



Ил. 6
Колонновидные
формы яблони



Ил. 7
Коллекция хлорофильных мутантов пшеницы Вятской СХА



Ил. 8
Регенерировавшее из каллусной ткани растение капусты



Ил. 9
Спонтанные «близнецовые» гаплоидные проростки пшеницы



Ил. 10
Удвоенный гаплоид капусты огородной



Ил. 11
Микроклональное размножение сирени

a



б



Ил. 12
Гибридная серия у петунии:

a — F₁ Mini Famous Dark Blue; *б* — F₁ Mini Famous Dark Red; *в* — F₁ Mini Famous Lilac; *г* — F₁ Mini Famous Orange; *д* — F₁ Mini Famous San; *е* — F₁ Mini Famous White (фото А. В. Исачкина).

B



r



д



е



a



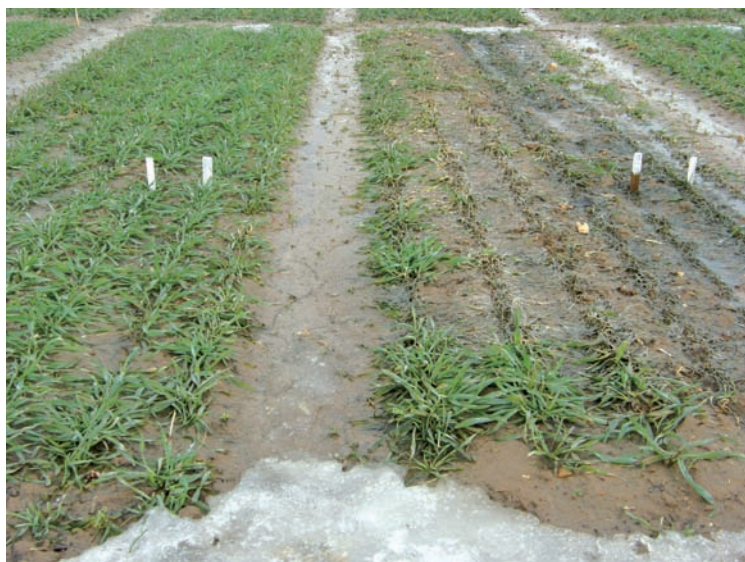
б



Ил. 13
*Формы томата
со сложной (а) и
простой кистью (б)*

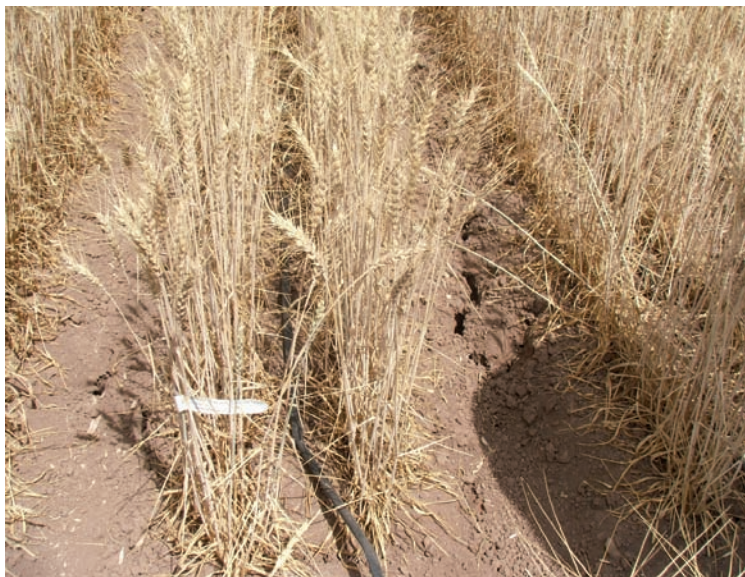


Ил. 14
Посев конкурсного сортоиспытания тритикале



Ил. 15
Оценка зимостойкости тритикале в полевых условиях

а



б



Ил. 16
*Выращивание селекционного материала
на богаре (а) и при поливе (б)*



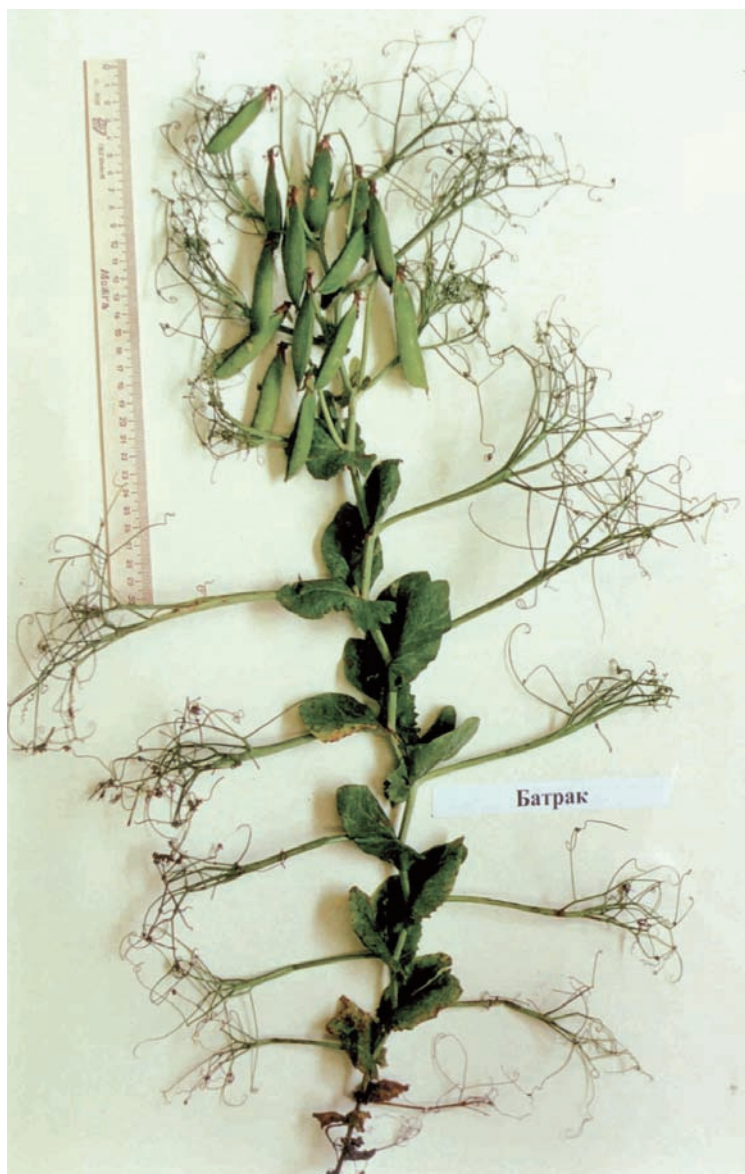
Ил. 17
Полегание злаков



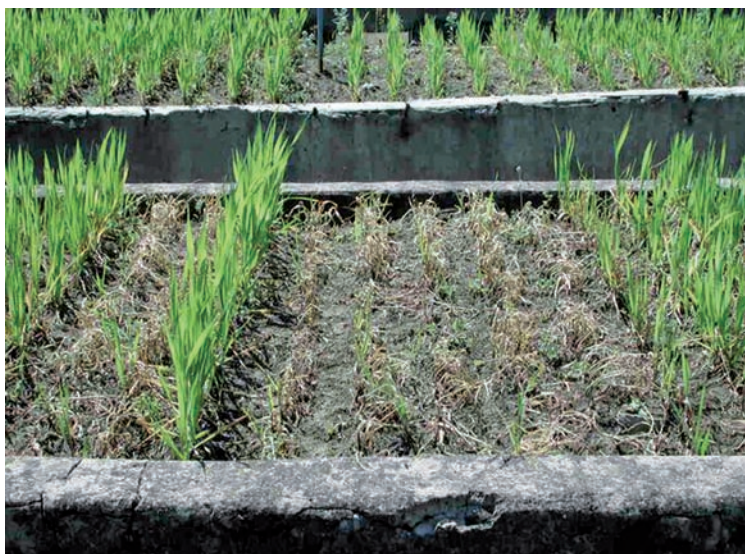
Ил. 18
Оценка засухоустойчивости сортообразцов нута

a





Ил. 19
Фасцированная форма люпина узколистного (а)
и детерминантная — гороха посевного (б)



Ил. 20

Оценка зимостойкости пшеницы при выращивании на стеллажах



Ил. 21

Бурая (листовая) ржавчина пшеницы