

Хайко Беккер

# Селекция растений



КМК

**Хайко БЕККЕР**

# **Селекция растений**

перевод с немецкого  
доктора сельскохозяйственных наук,  
профессора В.И. Леунова

под редакцией  
В.И. Леунова  
и кандидата сельскохозяйственных наук  
Г.Ф. Монахоса

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2015

УДК 631.52(075.8)

ББК 41.3я73-1

Б42

**Беккер Х. Селекция растений.** Пер. с нем. д.с.-х.н., проф. В.И. Леунова. Под ред. В.И. Леунова и к.с.-х.н. Г.Ф. Монахоса. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 425 с., 3 цв. вкл.

Классический учебник по селекции растений (первое немецкое издание в 1993 г.). Автор — университетский преподаватель, одновременно ведущий полевые работы и создающий новые сорта растений. В двадцати главах книги охвачены практически все методы классической селекции и самые современные подходы с использованием молекулярной генетики, физиологии, биохимии и биотехнологии, включающие создание удвоенных гаплоидов и трансгеноз. Обсуждаются цели селекции растений, организация и апробация сортов, урожайность как одна из целей селекции, требования к качеству растительной продукции, понятия устойчивости и толерантности растений, селекционного успеха, феномен гетерозиса, четыре основных метода селекции — клоновая, линейная, гибридная и популяционная. Дан обзор популяционной и количественной генетики, использования и поддержания генетических ресурсов, мутационной генетики и геномной инженерии. Учебник богато иллюстрирован, а все основные селекционные мероприятия сопровождаются экономическим анализом. В «Дополнении» дан перечень основных сельскохозяйственных культур с указанием их происхождения и эволюции, значения, основных целей и методов селекции. Издание снабжено предметным указателем.

Книга адресована селекционерам, растениеводам, агрономам, преподавателям и студентам сельскохозяйственных вузов.

© 2011 by Eugen Ulmer KG, Stuttgart,  
Germany

© 2015, Товарищество научных изданий  
КМК, издание на русском языке

ISBN 978-5-9906564-8-2

## Содержание

Предисловия к немецким изданиям .....	5
Предисловия к русскому изданию .....	7
<b>1. Цели селекции растений</b> .....	9
1.1. Эволюция и селекция растений .....	9
1.2. Селекция растений сегодня: общественные условия .....	18
1.3. Селекция растений и продовольственная безопасность .....	21
1.4. Растения в качестве возобновляемых источников сырья и энергии .....	23
1.5. Селекция растений и биологическое разнообразие .....	27
1.6. Задачи и структура этой книги .....	30
<b>2. Сортоведение</b> .....	34
2.1. Организация селекции и размножения семян .....	35
2.2. Защита сортов .....	38
2.3. Допуск сортов .....	42
2.4. Апробация сортовых посевов .....	46
2.5. Семена как средство производства .....	48
2.6. Правила репродукционного размножения .....	49
<b>3. Урожай</b> .....	54
3.1. Урожайность, как селекционная цель .....	54
3.2. Оценка урожая в полевых испытаниях .....	59
3.3. Селекция растений и физиологические основы урожая .....	62
<b>4. Качество</b> .....	76
4.1. Требования к качеству растительной продукции .....	76
4.2. Три примера: рапс, пшеница, картофель .....	80
4.3. Возможности и границы селекции на качество .....	90
<b>5. Устойчивость и толерантность</b> .....	97
5.1. Устойчивость против болезней и вредителей .....	97
5.2. Стратегии селекции на устойчивость .....	103
5.3. Толерантность против абиотических стрессов .....	113
<b>6. Популяционная генетика</b> .....	121
6.1. Некоторые основные понятия .....	121
6.2. Свободное опыление и инцухт .....	125
6.3. Отбор и мутации .....	131
<b>7. Количественная генетика</b> .....	138
7.1. Количественная изменчивость .....	138
7.2. Наследуемость .....	145
7.3. Взаимодействие генотип–среда .....	147
7.4. Анализ генетической ценности .....	153
7.5. Идентификация отдельного гена (QTL-анализ) .....	156

<b>8. Селекционный успех — результативность отбора</b> .....	168
8.1. Факторы селекционного успеха .....	168
8.2. Прямой и непрямой селекционный успех .....	175
8.3. Селекция на несколько признаков .....	180
8.4. Выбор среды в качестве фактора селекции .....	183
<b>9. Гетерозис и инцухт депрессия</b> .....	191
9.1. Феномен гетерозиса .....	192
9.2. Генетическая основа гетерозиса .....	195
9.3. Селекционные последствия .....	200
<b>10. Генетические ресурсы</b> .....	204
10.1. Использование генетических ресурсов .....	204
10.2. Поддержание генетических ресурсов .....	212
<b>11. Скрещивание, возвратное скрещивание, слияние протопластов</b> .....	221
11.1. Генетический рекомбиногенез .....	221
11.2. Возвратное скрещивание .....	225
11.3. Слияние протопластов .....	231
<b>12. Индуцирование мутаций и полиплодия</b> .....	236
12.1. Генные мутации .....	236
12.2. Хромосомные мутации .....	241
12.3. Геномные мутации .....	243
<b>13. Генная инженерия</b> .....	253
13.1. Обзор (1973–2009) .....	253
13.2. Методы .....	256
13.3. Возможности применения .....	263
13.4. Опасности .....	274
13.5. Законодательные условия использования .....	281
13.6. Перспективы .....	284
<b>14. Четыре селекционных категории</b> .....	290
<b>15. Клоновая селекция</b> .....	294
15.1. Селекционная схема .....	294
15.2. Поддерживающая селекция .....	297
15.3. Следующие вопросы клоновой селекции .....	298
<b>16. Линейная селекция</b> .....	305
16.1. Две классические селекционные схемы .....	305
16.2. Некоторые модификации .....	308
16.3. Оценка методов .....	312
16.4. Поддерживающая селекция .....	316
16.5. Рекуррентная селекция у самоопылителей .....	317
<b>17. Гибридная селекция</b> .....	321
17.1. Механизм создания гибридов .....	321
17.2. Гибридная селекция у самоопылителей .....	327
17.3. Гибридная селекция у перекрёстников .....	333
17.4. Производство семян и поддерживающая селекция .....	342
<b>18. Популяционная селекция</b> .....	348
18.1. Массовый отбор .....	348

---

18.2. Метод половинок .....	350
18.3. Синтетические сорта .....	351
18.4. Оценка методов .....	357
18.5. Поддерживающая селекция .....	358
18.6. Рекуррентная селекция у перекрестноопыляемых растений ..	359
<b>19. Сравнение селекционных категорий .....</b>	<b>365</b>
19.1. Фазы селекции .....	365
19.2. Выбор между различными типами сортов .....	369
19.3. Селекция видов со смешанным опылением .....	373
<b>20. Обзор .....</b>	<b>376</b>
20.1. Новая селекционная концепция “Omics” — «-омики» .....	376
20.2. Новые приемы анализа “high-throughput” — «высокопроизводительный скрининг» .....	384
20.3. Новые вызовы: изменчивость климата и мировая проблема питания .....	387
20.4. Видение будущего .....	390
<b>Дополнение: ключевые слова для частной селекции растений .....</b>	<b>394</b>
<b>Список литературы .....</b>	<b>419</b>
<b>Предметный указатель .....</b>	<b>422</b>

## Предисловие к первому изданию 1993

*«Каждая идея должна быть хорошо обдумана, надо только попробовать еще раз подумать»*

Иоганн Вольфганг Гёте

*«Во всем нужно сомневаться»*

Карл Маркс.

Эта книга предназначена в первую очередь студентам сельскохозяйственных вузов, которые планируют подробно изучать растениеводство. Она может служить также пособием для начинающих исследователей по основам селекции растений. Материала основан на лекциях по селекции, которые я прослушал в Гуггенхайме у Ф. Шнелля (F.W. Schnell).

Когда я с господином Роландом Ульмом, которого я за его терпение в этот момент искренне хотел бы поблагодарить, давно договорились, о написании «небольшого учебника» по селекции растений, мне почти не нужно было доказывать, что я с этим справлюсь. Я благодарю коллег и друзей за понимание, ведь во время работы над книгой другие служебные обязанности и частная жизнь, временно оказались вне моего внимания.

За поддержку, техническую помощь и критические комментарии наброска рукописи выражаю благодарность G. Röbbelen и D. Adam, D. Borchardt, D. Böringer, R. v. Broock, A. Busch, G. Engqvist, P. Franck, H.H. Geiger, A. Gertz, H. Jaiser, E. Karlsson-Strese, A.E. Melchinger, W. Odenbach, M. Röhrig, B. Sattelmacher, G. Seitz, J. Strahwald, G. Svensson, H. F. Utz, и многим другим, а также Tobias Künkler и Wolfgang Link.

Так как я не всегда следовал их советам, эта книга, возможно, содержит в себе ошибки и некоторые сложные для понимания моменты. За это я приношу извинения всем читателям.

Свалёф и Гуггенхайм, лето 1992 г.

ХАЙКО БЕККЕР

## Предисловие ко второму изданию 1993

*«Должно называть на самом деле книгой только ту, что содержит что-то новое»*

Георг Кристоф Лихтенберг (1742–1799), естествоиспытатель и философ Гёттингенского университета

Следуя высоким требованиям Лихтенберга, я переработал все главы, но абсолютно новой стала только глава 13: генная инженерия. Генная инженерия и другие биотехнологические приёмы и методы в течение 15 лет стали настолько значительны, что они упомянуты также в некоторых других главах. При этом были исключены заведомо теоретические аспекты и некоторые характерные эпизоды. Идея и основное содержание книги были сохранены. Она посвящена крупному исследователю селекции из Гуггенхайма Ф. Шнеллю (F.W. Schnell, 1913–2006). Я благодарен за советы и замечания моим читателям, студентам, коллегам, и персонально Peter Jantsch.

Гёттинген, май 2010 г.

Хайко Беккер

## Предисловие к русскому изданию 2015

Уважаемые читатели!

Хороший учебник — это хороший инструмент. Германия всегда славилась своими инструментами. Впервые попавшая в руки эта книга, ещё на немецком языке, произвела на меня очень сильное впечатление. Автор — университетский преподаватель — одновременно ведёт полевые работы, создавая новые сорта и обрабатывает в лаборатории результаты полученных данных. Такой феномен в нашей науке встречается редко, поэтому я и пригласил помочь редактировать рукопись перевода Г.Ф. Монахоса, который и является примером такого учёного. Подкупает образованность Х. Беккера, когда он постоянно по тексту цитирует различных учёных и деятелей культуры мира. Думаю, что данный учебник окажется тем самым инструментом, который поможет молодому студенту, выбравшему селекцию в качестве жизненного пути, выкопать и заложить основательный фундамент своего будущего профессионального дома.

В.И. Леунов

переводчик и редактор, заведующий отделом селекции и семеноводства  
ФГБНУ ВНИИ овощеводства, доктор с.-х. наук, профессор

## Предисловие редактора

Уважаемые читатели!

Вашему вниманию представляется учебник «Селекция растений» Х. Беккера. Материал, представленный в учебнике, построен с учётом многолетнего опыта преподавания автора в Университете Георга-Августа в Гёттингене. Практически все основные селекционные мероприятия сопровождаются экономическим анализом, а наличие сравнительных графиков, таблиц и рисунков способствует лучшему усвоению материала. Изложенный в учебнике материал позволяет глубже понимать проблемы и возможности современной селекции, осознанно применять основные генетические и биометрические методы и современные биотехнологии для повышения эффективности научно-исследовательской работы по созданию конкурентоспособных сортов и  $F_1$  гибридов. Учебник обладает многими достоинствами и охватывает практически все методы классической селекции и самые современные подходы с использованием молекулярной генетики, физиологии, биохимии и биотехнологии, включающие создание удвоенных гаплоидов и трансгеноз. Приведенный в каждой главе список научной литературы дает возможность читателю самостоятельно более углублённо изучить труды по всем важнейшим вопросам, освещаемым автором. Учебник может быть рекомендован для студентов высших учебных заведений, обучающихся по агрономическим специальностям, а также для преподавателей и научных сотрудников селекционных учреждений и частных фирм. Он также может быть адресован всем читателям, интересующимся вопросами селекции сельскохозяйственных растений.

Г.Ф. Монахос

редактор, генеральный директор «ООО Селекционная станция имени Н.Н. Тимофеева», кандидат с.-х. наук, Москва, 2015

## 1. Цели селекции растений

- 1.1. Эволюция и селекция растений
- 1.2. Селекция растений сегодня: общественные условия
- 1.3. Селекция растений и продовольственная безопасность
- 1.4. Растения в качестве возобновляемых источников сырья и энергии
- 1.5. Селекция растений и биологическое разнообразие
- 1.6. Задачи и структура этой книги

*«Для чего вы работаете?  
Я считаю, что единственная цель науки состоит в том, чтобы облегчить изнурительность человеческого существования»*

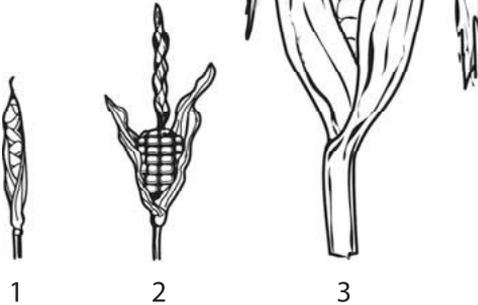
Бертольд Брехт  
(1898–1956)  
немецкий драматург  
(«Жизнь Галилея»).

Цель селекции растений — так генетически изменять растения, чтобы они лучше соответствовали потребностям людей. Селекция появилась одновременно с сельским хозяйством, и их цели тесно связаны с общими целями выращивания культурных растений. В этой вводной главе будет дан, во-первых, краткий обзор истории селекции растений и развития методов селекции. Затем представлено влияние общественных и сельскохозяйственных условий на селекцию растений. Приведен обзор значения селекции растений для продовольственной безопасности и производства энергии и сырья. Показана взаимосвязь между селекцией растений и биоразнообразием, и в заключение, содержание этой книги.

### 1.1. Эволюция и селекция растений

Селекция растений — это не современное изобретение, она появилась в то же время, что и сельское хозяйство. Питание современного человечества было бы невозможно без использования культурных растений, которые возникли бла-

**Рис. 1.1.**  
Початки дикого  
злака теосинте  
(1), одной из  
старейших  
культивируемых  
форм кукурузы  
(2), и сегодняшне-  
го сорта  
кукурузы (3)  
(по Galinat 1988)



пример: из  
теосинте –  
кукуруза

годаря отбору человеком в прошлые столетия и тысячелетия.

Простым и показательным примером эволюции культурных растений является кукуруза (маис). На рисунке 1.1 показан початок дикого злака **теосинте** (Эвхлена мексиканская), старейшего початка кукурузы из пещеры около Нью-Мексико (возраст около 6000 лет) и початок современного сорта кукурузы. Древнейшее культурное растение — кукуруза — возникло благодаря отбору из **теосинте**; при скрещивании современных сортов кукурузы с **теосинте** можно получать фертильное потомство.

Превращение дикого растения **теосинте** в одну из главнейших сельскохозяйственных культур произошло не в результате современной научной

селекции растений, а в результате тысячелетнего отбора индейцами Центральной Америки. Первые початки кукурузы, привезенные Колумбом в Европу, уже были примерно такого же размера, как у наших современных сортов. Хотя с тех пор площади и урожай кукурузы многократно увеличились, этот «большой скачок» от дикого вида к культурному произошёл как почти и у всех других растений, еще до начала влияния наших современных научных знаний на сельское хозяйство. Создание культурных растений является одним из наиболее важных достижений в истории человечества.

### Характерные признаки культурных растений

Естественная эволюция диких видов в культурные привела к тому, что их потомки широко распространились. В интересах же человека было не распространение, а сбор семян для использования в пищу и других целей. Наиболее характерным признаком культурных растений является то, что у них ограничивается естественное распространение семян. Так, бобы у культурных гороха и бобов при созревании закрыты, тогда как у их диких предков раскрываются. У наших зерновых культур колос при созревании остается прикрепленным к стеблю, в то время как у диких злаков стержень колоса становится хрупким, и зрелый колос раз-

нераскрываю-  
щиеся бобы

валивается. Особенно заметно это у кукурузы, которая стала полностью зависимым от человека «домашним» растением, и почти потеряла способность к естественному распространению. У созревшей кукурузы зерна плотно сидят в початке, и если бы их не собрали, то в какой-то момент они бы упали с растения в землю, на место, где находилось родительское растение.

колосья без  
ломкости стержня

У кукурузы, зерновых и бобовых хорошо известен также второй признак окультуривания: как правило, семена и плоды намного крупнее, чем у диких родственников. Это также произошло в результате тысячелетнего отбора и еще до начала современной селекции растений.

размер семян

Третий типичный признак культурных растений не так очевиден, как предыдущие признаки. Семена очень многих диких растений имеют период покоя (физиологический покой), они не прорастают сразу после уборки, а часто очень медленно и в течение нескольких лет, чтобы уйти от некоторых неблагоприятных факторов, например, от засушливых периодов. В процессе окультуривания растений напротив, производился отбор тех, которые после посева быстро и равномерно прорастали, и не имели периода покоя.

отсутствие  
физиологического  
покоя

Кроме того, культурные растения отличаются от своих диких предков часто тем, что они не содержат горьких веществ, которые являлись естественной защитой от вредителей. Лучшим примером этому является картофель, он имеет около 160 дикорастущих видов, клубни которых содержат алкалоиды. Клубни дикого картофеля горьки и кроме этого ядовиты. Более 4000 лет тому назад индейцы на высокогорьях Перу обнаружили спонтанно появившиеся мутанты, которые оказались безалкалоидными, и от которых произошли наши современные сорта картофеля.

отсутствие  
горьких веществ

### **Родина культурных растений**

Происхождение культурных растений привязано к различным частям света. Это связано с тем, что сельское хозяйство независимо друг от друга возникало в нескольких местах. Старейший центр земледелия расположен в «плодородном полумесяце», который протянулся от сегодняшней Палестины и далее дугой через Израиль, Иорданию, Сирию, восточную Турцию, Иран, Ирак и до Персидского залива. Там около 10000 лет тому назад возделывались виды пшеницы, ячменя, гороха и чечевицы, тысячелетия спустя они проникли оттуда в Центральную Европу. Другие центры земледелия расположены в Восточной Азии, Экватори-

«Плодородный  
полумесяц»

альной Африке и Центральной Америке. Эти старейшие земледельческие центры привязаны к главным культурам, характерным для каждого центра, при этом, как правило, крахмалоносные сорта (зерновые) в каждом центре дополнялись белковыми (бобовые). Связь пшеница/ячмень и горох/чечевица возникла на Ближнем Востоке, в Азии это рис и соя, в Африке просо с вигной и в Америке кукуруза с различными видами фасоли.

начало отбора

О зарождении сельского хозяйства не имеется никаких письменных свидетельств и в связи с этим существуют различные теории. Кажется убедительным, что возделывание растений началось в результате разделения труда. Еще до того как люди стали оседлыми, заложили сады и вспахали поля, приручили скот, женщины уже начали собирать семена, плоды и корни съедобных растений, в то время как мужчины ходили на охоту. Вероятнее всего именно женщины начали возделывать растения поблизости от жилища и вести постоянный отбор.

передвижения  
народов и обмен  
семенами

В истории человечества происходили большие перемещения народов, связанные со сменой территорий, при этом люди брали с собой семена важнейших пищевых растений. Позже, во время захватнических войн или путешествий они охотно собирали экзотические растения. Таким образом, пшеница, ячмень, овёс, чечевица, горох, бобы и лён уже тысячи лет назад проникли с Ближнего Востока в Центральную Европу, а конопля, соответственно, из Китая.

«Родина»  
культурных  
растений

Уже в историческое время кукуруза и картофель были завезены из Центральной и Южной Америки в Европу, а подсолнечник — из Северной Америки. И наоборот пшеница распространилась из Европы в Африку и Америку, а соя из Азии — в Америку, земляной орех (арахис) из Америки в Африку, а сахарный тростник — из Азии через Европу в Америку. Поэтому понятие «местный» является сомнительным, в сущности, культурные растения не имеют родины. Мало того важнейшие из них являются космополитами, которые «путешествуют» по всему миру и возделываются повсеместно, там, где они могут удовлетворять потребности «местного» населения.

### **Начало современной селекции растений**

В XIX веке началась новая эпоха в истории селекции растений в Европе. В то время как для значительной части крестьян отбор и производство семян были обыденным делом, некоторые из них стали больше внимания уделять селекции.

Производство и продажа семян стали для некоторых крупных производителей важной отраслью, и они всё больше «превращались» в селекционеров – семеноводов – предпринимателей. Некоторые из этих предприятий существуют до сего времени, как небольшие семейные предприятия.

До конца XIX века селекция была основана почти исключительно на опыте и знаниях селекционеров. К началу XX века возникла генетика как новая наука, которая с самого начала занималась селекционными вопросами. Это привело к лучшему пониманию селекционных методов и к более эффективному планированию селекционных программ.

Основные принципы современных селекционных методов не изменились с XIX столетия. Исключением является селекция гибридов, которая добилась определенных результатов в течение XX века по многим важным культурам. Для того, чтобы заниматься селекцией гибридов, требуются основательные знания в области генетики, так как здесь используют генетические феномены гетерозиса и инцухт-депрессии.

#### **Основа всех селекционных методов: рекуррентная, или возвратная селекция**

В основе всех селекционных методов лежит рекуррентная, или повторяющаяся селекция (англ. *recurrent selection*): каждая селекционная схема приводит к созданию нового сорта, который, как правило, достаточно однороден, и почти не содержит генетическую изменчивость, а потому для создания следующего сорта селекционером должна задаваться опять новая изменчивость. Селекция, таким образом, в известной степени вынуждена постоянно колебаться между ограничением изменчивости признаков и созданием новой изменчивости.

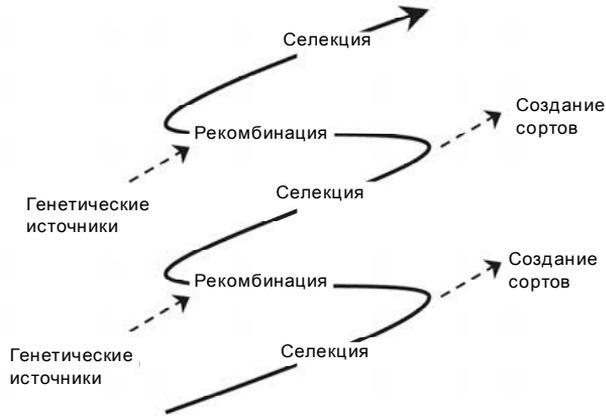
Общая схема рекуррентной селекции изображена на рисунке 1.2. Селекционный материал при этом постепенно улучшается. Из генетически разнородной исходной популяции отбираются лучшие генотипы. Они служат основой и приводят к созданию новых сортов, но одновременно эти генотипы рекомбинируются благодаря скрещиваниям, чтобы создать новую изменчивость. В этой улучшенной популяции снова отбираются лучшие генотипы и по окончании вновь рекомбинируются. Благодаря использованию генетических источников постоянно вводятся новые изменения в эти системы, так как иначе раньше, или позже существующее генетическое изменение было бы исчерпано.

→ Глава 8.  
Селекционный отбор

→ Глава 9:  
Гетерозис и инцухт-депрессия

повторяющиеся циклы селекции (отбора) и рекомбиногенеза

**Рис.1.2.**  
Общая схема  
рекуррентной  
селекции



Схема, представленная на рисунке 1.2, очень общая и очень абстрактная. Ее конкретное воплощение во многом зависит от естественной системы опыления вида, которая является определяющей для популяционной структуры сорта. В зависимости от системы опыления произошли различные селекционные категории с различными селекционными методами.

→ Глава 6.  
Популяционная  
генетика

→ Глава 14.  
Четыре селекцион-  
ных категории

→ Глава 15.  
Клоновая селекция

→ Глава 16.  
Линейная селекция

→ Глава 18.  
Популяционная  
селекция

→ Глава 16.  
Гибридная селекция

→ Глава 19.  
Сравнение  
селекционных  
категорий

У некоторых видов, например у картофеля, размножение происходит не семенами, а вегетативным способом (**вегетативное размножение**). Таким способом создаются сорта, у которых растения генетически идентичны, то есть являются клонами.

У видов, семена которых образуются в результате **самоопыления**, селекционеры создают линейные сорта, а при **перекрестном опылении**, сорта-популяции. В особой ситуации находятся гибридные сорта, которые создаются путем **целевой комбинации** двух родительских компонентов.

Сравнение достоинств и недостатков гибридных сортов очень интересно, так как у некоторых важных культур, таких как рапс или рожь в настоящее время на рынке помимо гибридных сортов представлены также другие типы сортов.

### **Развитие способов (методов) селекции**

Если селекция растений и сельское хозяйство примерно одного возраста, то используемые ими приемы (методы) работы во времени сильно менялись. Простейший и прошедший через тысячелетия селекционный прием — это отбор спонтанно появлявшихся изменений. Около 1800 г., то

есть до проведения знаменитых опытов Менделя, у гороха или картофеля, например, проводили искусственные скрещивания, чтобы получать новые изменения.

В противоположность использованию спонтанной (случайной) изменчивости, при скрещиваниях предполагалось наличие специальных приемов (методов) скрещивания, а также целевого планирования в рамках селекционной программы. В XX веке появились возможности использовать облучение, или другие химические обработки для вызывания искусственных мутаций.

Приблизительно около 30 лет тому назад стало возможным изолировать отдельные гены и переносить их в иные, достаточно удаленные в эволюционном смысле, организмы. Такая «генная инженерия» привела к тому, что у селекции растений появились очень широкие возможности. Промышленное развитие селекционных приемов и методов представлено в таблице 1.1. О будущем же селекции растений будет сказано в конце этой книги.

### Исторические достижения селекции растений

Увеличение урожаев в сельском хозяйстве основано на прогрессе в технике возделывания, интенсификации защиты растений и применении минеральных удобрений, а также благодаря генетически улучшенным сортам. Вклад селекции растений в увеличение урожаев может определяться двумя различными путями, которые представлены на примере ярового ячменя Австрии. В первом случае семена старых сортов, которые частично ещё возделывались и могли сравниваться, одновременно выращиваясь, с современными сортами.

Сравнение 24 сортов с 1831 по 1996 г. представлено на рисунке 1.3 (а). Если до начала XX века почти не заметен селекционный прогресс, то у селекционных сортов показан постоянный растущий урожайный потенциал. Вторая возможность селекционного прогресса представлена на рисунке 1.3 (б). Здесь показаны урожаи всех новых сортов в официальных опытах за каждый год с 1948 по 1998 г. При этом урожаи в опытах сравнивались с стандартным сортом.

У приведенных здесь за 50 лет данных, урожаи увеличились на 50%, то есть ежегодный рост был на 1%. Другие

Табл. 1.1. Источники генетических изменений в селекции растений

Приёмы (методы)	Время использования
Отбор спонтанных изменений	Не менее 10000 лет
Целевые скрещивания	Примерно с 1800 г.
Искусственное мутационное индуцирование	С 1927 г.
Перенос изолированных генов	С 1983 г.

→ Глава 11.  
Скрещивания

→ Глава 12.  
Индуцирование мутаций

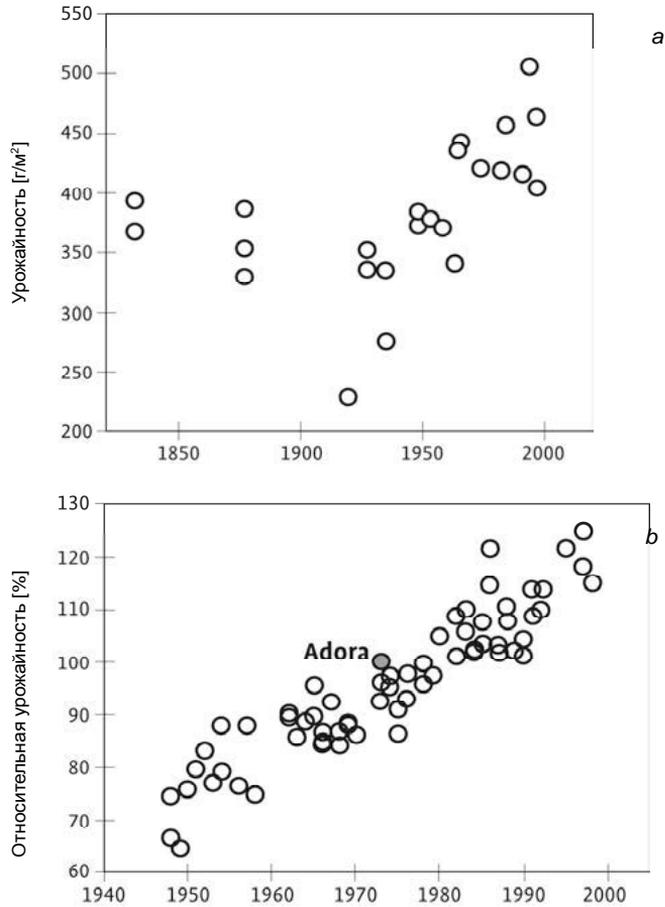
→ Глава 13.  
Генная инженерия

→ Глава 20.  
Будущее селекции

сравнение старых и новых сортов

увеличение урожаев при проверке новых сортов

**Рис. 1.3.**  
 Генетически обусловленный рост урожая ярового Ячменя в Австрии (Grausgruber et al. 2002): а) сравнительное возделывание старых и новых сортов; б) средние урожаи в официальных опытах, сравнение новых сортов относительно стандартного сорта (*Adora*=100)



исследования показали, что селекционный вклад в увеличение урожая в Центральной Европе в зависимости от культуры, ежегодно составлял 1–2%.

### Сахарная свёкла

→ Вставка 1.1.  
 Сахарная свёкла

В качестве примера культурного растения на вставке 1.1 показана эволюция сахарной свёклы. Она является самым молодым нашим культурным растением, и поэтому история её происхождения известна.

Толчком для селекции и возделывания сахарной свёклы был возникший недостаток сахарного тростника в XVIII веке. До конца XX столетия и сахарный тростник и сахарная свёкла имели в мировом сельском хозяйстве равные позиции, но затем возделывание сахарного тростника сильно расширилось после раскорчевки тропических лесов в Южной Америке, тогда как возделывание сахарной свёклы

сокращалось. Сегодня (2009) Сахарная свёкла возделывается на площади 4,3 млн га, в то время как сахарный тростник на 23,7 млн га, и около 75% мирового производства сахара получают из сахарного тростника. Пример сахарной свёклы показывает, что развитие селекции растений определяется биологическими особенностями и прогрессом в селекционных методах, но зависит также от социально-экономических и общественных интересов.

### **Вставка 1.1. Эволюция культурного растения и история селекции (на примере сахарной свёклы)**

Производство сахара во всем мире основано в основном на двух культурах: сахарная свёкла (*Beta vulgaris*) и сахарный тростник (*Saccharum officinarum*). Сахарный тростник относится к семейству *Gramineae* (Злаковые), и тесно связан соответственно с зерновыми культурами. Сахарная свёкла относится к семейству *Chenopodiaceae* (Маревые, Лебедовые), а вид *Beta vulgaris* объединяет наряду с сахарной свеклой также кормовую свёклу, мангольд или листовую свёклу и столовую свеклу.

С исторической точки зрения видно, что производство сахара из сахарного тростника, старше. Сахарная свекла только в последние столетия используется для получения сахара. Этот успех является результатом селекционного отбора.

#### **Сахарный тростник**

- около 4000 лет до Рождества Христова: возделывание сахарного тростника в Индии для получения сахара.

- около 800 года после Рождества Христова: возделывание сахарного тростника в Италии и Испании.

- 1493: Христофор Колумб привёз сахарный тростник в Латинскую

Америку 1806: «Континентальная блокада»: Наполеон прекратил ввоз из-за океана, в том числе сахара из тростника.

#### **Сахарная свёкла**

- около 4000 лет до Рождества Христова: *Beta* возделывается как листовая и корнеплодный овощ в Средиземноморье.

- около 800 года после Рождества Христова: проникновение мангольда и столовой свеклы благодаря римлянам в Германию.

- 1561: первое упоминание о возделывании кормовой свеклы в качестве корма для скота в земле Рейнланд.

- 1747: свидетельство о наличии сахаров в корнеплодах физиком Andreas S. Marggraf

- 1786: начало отбора на повышенное содержание сахара учеником Marggraf, Fridrich Carl Achard, селекция «белой силезской сахарной свеклы», вероятно из гибрида от скрещивания между кормовой свёклой и Мангольдом.

- 1802: основание первого сахарного завода Achard в Cunern (Силезия).

- XIX столетие: непрерывный рост содержания сахара (рис. 1.4)



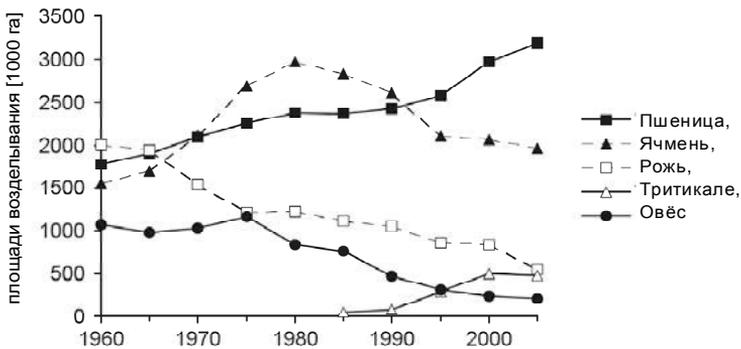
## 1.2. Селекция растений сегодня: влияние общественных условий

В Германии и многих других европейских странах селекция растений является делом исключительно частным. Данные таблицы 1.2 показывают, что семенная индустрия является важной отраслью, в которой представлено сравнительно большое число предприятий.

Хотя в Германии и большинстве других стран селекцией растений занимаются негосударственные организации, она подлежит обширно-

Табл. 1.2. Показатели отраслей, наиболее важных для растениеводства Германии

Отрасль	Число предприятий	Объём (млрд. €)
Минеральные удобрения	8	1,6
Средства защиты растений	15	1,4
Семена	41	0,9



**Рис. 1.6.**  
Структура площадей возделывания различных видов зерновых в Федеральной Республике Германия (без новых федеральных земель) с 1960 по 2005 г.

му законодательному регулированию. Это относится как к допуску в производство новых сортов, так и к продаже семян. Правила, связанные с защитой сортов, в индустриальных странах с 1961 г. достаточно одинаковы. С 2004 г. действует Соглашение о растительных генетических источниках, которое также регулирует права использования генного материала в развитых странах.

Селекция нового сорта продолжается долго, как правило 10 лет, и требует больших инвестиций. Поэтому селекция концентрируется на важнейших культурах, и изменения в возделывании отдельных видов сказываются на объеме селекционной активности. Рисунок 1.6 показывает, что площади возделывания главных зерновых культур за последние десятилетия сильно менялись.

В связи с этим в настоящее время осуществляются масштабные программы по селекции пшеницы и только единичные по селекции овса. По зерновому гороху и бобам с их небольшими площадями, в Германии сегодня селекционная активность очень не большая.

Серьезной проблемой для сельского хозяйства к началу XXI века стали большие колебания в ценах на сельскохозяйственные продукты. Так, по долгосрочным прогнозам цена за 1 т пшеницы, возможно, будет изменяться от 100 до 400 € Такое колебание цен естественно влияет на возделывание и, косвенно, на селекцию. Так, при пониженных ценах на зерновые используют экстенсивные системы земледелия с пониженными требованиями к защите растений и сортами с высокой генетической устойчивостью к болезням. При высоких ценах на зерновые напротив, повышенная интенсивность земледелия экономически выгодна и её составляющие, например, гибридные семена, рентабельны.

→ Глава 2.  
Сортоведение

Объем возделывания влияет на интенсивность селекционных работ

экстенсивная, или интенсивная система земледелия

**Табл. 1.3. Возможности использования растительных продуктов**

Направление использования	Будущая потребность
Питание людей	Сильный рост
Питание животных	Сильный рост
Производство энергии	Временный рост
Техническое использование	Возможный рост

К сожалению и селекционер, и экономист не могут достаточно точно предсказать динамику цен.

Колебания цен на сырую нефть и зерно, во многом зависящие от политической обстановки в мире, влияют на то, ис-

пользуется сельхозпродукция как продукты питания или в качестве источника энергии. Основные возможности использования растений приведены в таблице 1.3. Эти возможности нередко взаимоисключающи и требуют различных целей селекции. Использование растений в питании и в качестве источника энергии будет разобрано отдельно в следующих разделах книги.

### 1.3. Селекция растений и мировая пищевая безопасность

«Римская декларация о всемирной продовольственной безопасности» 1996 г. определила цель тысячелетия: сократить к 2015 г. число голодающих вдвое в сравнении с 800 миллионов в этот год. Фактически же количество недоедающих людей достигло миллиарда. Голод, а также распределение доходов и проблема бедности чисто теоретически могли решаться сегодняшним населением земли удовлетворительными продуктами питания. В Германии сегодня доля продуктов питания в общих расходах составляет меньше 20%, причем даже с учетом алкоголя и сигарет. Во многих развивающихся странах эта доля составляет 70–90%, так что бедность при росте цен на продукты питания является важнейшей причиной голода.

борьба  
с бедностью

С другой стороны около 50% голодающих людей — это крестьяне и члены их семей, для которых повышение урожая на их полях привело бы непосредственно к росту благосостояния. Поэтому для мировой пищевой безопасности важнейшей стратегией наряду с борьбой с бедностью является увеличение сельскохозяйственного производства.

увеличение  
производства

Спрос на продукты питания в первой половине XXI века вероятнее всего удвоится. Предпосылками к этому являются, с одной стороны рост населения земли на 50%, с другой стороны, рост благосостояния во многих странах Африки, и, прежде всего Азии. При растущем благосостоянии сильно изменяются, как правило, привычки в питании и потреб-

ление животных продуктов растет. Для производства 1 кг мяса требуется от 3 (птица и свинина) до 10 кг (говядина) зерна. Уже сегодня почти 40% мирового производства зерновых идет на корм животным для производства мяса, и это потребление и дальше будет расти.

изменение образа  
потребления

### **Возможности для роста производства**

Имеются расчеты, что сельскохозяйственное производство до 2050 г. в мире удвоится. Европейское сельское хозяйство уже минимум два десятилетия производит избыток продуктов. Это привело к ограничению площадей посевов, которое отменили только после 2008 г. В некоторых регионах мира еще существуют возможности ввода в сельскохозяйственное производство неиспользуемых до сих пор площадей. Однако увеличения производства нужно достигать прежде всего ростом урожая с единицы площади.

увеличение  
площадей  
возделывания

Прежде всего, в Африке, увеличения урожая можно достичь интенсивным применением минеральных удобрений, средств защиты растений и орошением. В Европе и многих частях Азии эти возможности уже сильно исчерпаны и рост производства может достигаться благодаря селекции. При этом дальнейшее увеличение быстрее всего может быть достигнуто управлением генетикой урожайного потенциала. Одновременно необходимо учитывать растущую сложность качественных признаков, которые часто очень трудно комбинировать с максимальными урожаями.

рост урожаяв

Особой трудностью для селекции представляется создание сортов с незначительной поражаемостью болезнями и повышенной устойчивостью к стрессовым факторам, таким как засуха, или похолодание. Какие успехи возможны благодаря целевым селекционным программам, показывает исторический обзор по «зеленой революции» за последние 50 лет. В это период ежегодный прирост производства зерновых составлял более 3%, тогда как сейчас менее 1%.

→ Глава 3. Урожай

### **«Зеленая революция»**

Совместный проект, который финансировался мексиканским правительством и Рокфеллер-центром в 40–50-е гг. прошлого века был посвящен созданию сортов, которые должны были отличаться двумя свойствами: снижением высоты стебля (привлечение генов карликовости) и повышенной устойчивостью к болезням (благодаря оценке и отбору при различных условиях среды).

Это привело к значительному росту урожая; если Мексика в 1943 г. половину своих потребностей в пшенице по-

короткостебельные  
пшеницы

CIMMYT и IRRI

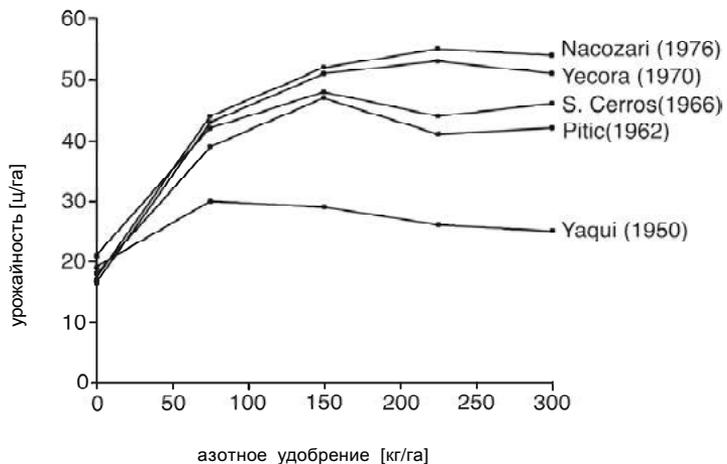
крывала ввозом, то в 1956 г. она уже стала вывозить зерно. Позже этот успех получил название «зеленая революция». В 1960-е гг. в Индии подобным образом смогли увеличить урожаи пшеницы и риса благодаря введению короткостебельных сортов. Важную роль при этом играли международные исследовательские институты, которые и сегодня имеют очень большое значение в селекции и в развитии систем земледелия, как например, CIMMYT (Международный центр исследований Кукурузы) в Мексике и IRRI (Международный исследовательский институт Риса) на Филиппинах.

Как показано на рисунке 1.7, увеличение урожайности достигается не только использованием улучшенных сортов, но также в значительной степени и повышенными дозами минеральных удобрений. Новые сорта без дополнительного минерального питания едва ли могли обеспечить более высокий урожай, чем традиционно возделываемый сорт «Yaqui», но они, благодаря признаку неполегамости, лучше усваивали высокие дозы азота и удваивали урожай. Это типичный пример взаимодействия между генотипами и факторами внешней среды, в данном случае на фактор азотного удобрения. Такое **взаимодействие генотип-среда** в селекции растений имеет очень большое значение и позже будет подробно описано.

Комбинация селекции и интенсификации возделывания привела к тому, что «зеленая революция» наталкивается на гневную критику. Прежде всего в Индии это привело к большим социальным проблемам и ситуация с крестьянами улуч-

→ Глава 7.  
Количественная  
генетика

**Рис. 1.7.**  
Реакция традиционных мексиканских сортов Пшеницы и сортов, созданных во время «зеленой революции», на повышенные дозы азотных удобрений (в скобках: год введения сорта; по Fasoulas 1988)



шилась только частично. Кроме этого при «зеленой революции» интенсификация происходила на пшенице и рисе, а возделывание местных культур приходило в упадок.

«Отцом зелёной революции» являлся американский селекционер пшеницы Норман Борлауг (Norman Borlaug). Он возглавлял с 1944 г. вышеупомянутую мексиканскую программу по пшеницам и позже работал в Индии по короткостебельным сортам риса.

Norman Borlaug  
(1914–2009)

В 1970 г. он получил Нобелевскую премию мира за работы в области селекции растений для развивающихся стран, но неустанно указывал, что, несмотря на все успехи, голод в мире еще не устранен.

#### **1.4. Растения в качестве возобновляемого ресурса и источника энергии**

Использование растений в качестве источника энергии и в качестве сырья сегодня имеет большое и возможно всё увеличивающееся значение. Хотя выражение «использовать пшеницу в качестве топлива» кажется странным, нельзя забывать, что растения с появления сельского хозяйства использовались и для других целей, кроме питания человека и животных. Прядильные растения, такие как конопля и хлопчатник, являются одними из старейших культурных растений человечества.

конопля и  
хлопчатник

Растения были первыми источниками энергии, которые человек открыл и использовал. Важнейшим шагом в развитии человечества стало умение поддерживать огонь и связанная с этим возможность при необходимости преобразовывать накопленную в растениях солнечную энергию в тепло. Во многих частях мира тепло по-прежнему получают в основном за счет сгорания древесины или соломы. Кроме того, использование растительных масел в «непродовольственных» целях является очень древним умением (например, античные глиняные масляные лампы).

##### **Возобновляемые ресурсы**

Продукция из растительного сырья имеет два важных преимущества: во-первых, экономит ископаемые виды топлива, в основном нефть и, во-вторых, она легко поддается биологическому разложению, и нагрузка на окружающую среду сравнительно невелика. Исторически сложилось так, что значение растений в качестве сырья со временем уменьшалось. Крапива, конопля, лён, каучуконосы и многие дру-

гие растения целиком, или частично были заменены синтетическими продуктами из нефти.

→ Глава 4.  
Качество

Уже несколько десятилетий как растения чаще стали использоваться как сырье. Стали создаваться многочисленные новые продукты на основе растительного сырья. Эта перспектива очень интересна, так как у многих видов содержание веществ генетически очень изменчиво и поэтому для использования в специальных отраслях может становиться «модным»; поэтому дальше мы приведем несколько примеров. В настоящее время интерес к использованию растений в качестве сырья стал меньше в связи с использованием растений для производства биоэнергии.

### **Производство энергии из биомассы безвредно для окружающей среды**

баланс  $\text{CO}_2$

Тепло, получаемое из биомассы, по сравнению со сжиганием ископаемого топлива, такого как нефть и уголь, в меньшей степени увеличивает концентрацию  $\text{CO}_2$  в атмосфере и, соответственно, таким образом, и «парниковый эффект»: хотя при сжигании растительных материалов также освобождается  $\text{CO}_2$ , но это соответствует количеству  $\text{CO}_2$ , ранее поглощённому из воздуха в процессе роста растений. Но круговорот  $\text{CO}_2$  действительно не закрыт, так как производство растительной биомассы требует ископаемой энергии для машин, изготовления минеральных удобрений и т.д.

Энергетический баланс в Европе почти всегда положительный. А в некоторых регионах Азии, где корчуют тропические леса, чтобы выращивать масличную пальму для получения энергии, экологический баланс становится очень сильно отрицательным, потому что при сжигании выкорчеванного леса освобождается очень большое количество  $\text{CO}_2$ .

тепловое  
использование

Для теплового использования, наряду с зерновыми, обсуждается также использование быстро растущих древесных культур, таких как ива и тополь, или даже слоновой травы (*Miscanthus*). Эти виды являются в большей или меньшей степени дикорастущими растениями, поэтому благодаря селекционному отбору у них можно ожидать быстрых результатов.

В качестве горючего для моторов используется также этанол, который получают при переработке крахмала из кукурузы, пшеницы или картофеля. Кроме этого растительные масла могут использоваться напрямую, по сравнению с «биодизелем»; дизельный мотор, работающий на арахис-

совом масле, поразил всех еще в 1900 г. на Всемирной выставке в Париже. Селекция крахмало- или маслосодержащих растений для получения энергии относительно проста, так как можно не предъявлять особых требований к качеству масла, которые частично влияют на увеличение урожайности.

Конечно, в индустриальных странах сельскохозяйственные площади чисто математически далеки от расчетных, чтобы покрывать большую часть потребности в горючем. Сегодня мировое производство растительных масел составляет около 2% от потребности в минеральных маслах. Интересные перспективы открывает производство горючего из растений для развивающихся стран, чтобы снизить зависимость от импорта нефти. Биоэнергия подобно ветровой энергии является «мостиковой» технологией на пути в золотой век.

Площади, составляющей 5% от площади Сахары, чисто теоретически достаточно, чтобы покрывать мировую потребность в энергии. Поскольку это технически не реализуется, растения выполняют ограниченную, но важную роль в щадящем природе обеспечении энергией.

### **Биодизель и биогаз**

Использование рапсового масла для производства биодизеля является беспримерным «историческим успехом» по использованию растительного сырья для производства энергии. Успех биодизеля также был основан на очень эффективном лоббировании и государственных грантах через германский “Biodiesel-Weltmeister”. Рапсовое масло от немецкого производителя шло в 2008 г. до четверти в пищу, и в среднесрочной перспективе ожидается дальнейшее увеличение продажи биодизеля.

Кроме того во всем мире обсуждается, использование других масличных культур, как источников энергии. Особенно большие ожидания от барбадосского ореха “*Jathropa*”, тропического растения с очень высоким содержанием масла. Использование таких «новых» для селекции масличных растений чрезвычайно привлекательно, однако в некоторых случаях полевые испытания привели к первым разочарованиям.

В дополнение к биодизелю в Германии имеет большее значение биогаз. При этом в качестве растительного материала в основном используется кукуруза. Выращивание кукурузы для производства биогаза выросли только в последние 5 лет (с 2004 по 2009 г.) от 4000 до 375000 га и,

Горючее

→ Глава 4.1.

биодизель из  
рапсового масла

барбадосский  
орех

«энергетическая  
кукуруза»

возможно, увеличится в ближайшие несколько лет еще на 300000 га. Селекционное создание сортов специальной «энергетической кукурузы» очень интересно, они должны цвести очень поздно и иметь низкое содержание крахмала, но более высокое, чем у обычных сортов кукурузы на силос, содержание сухого вещества.

### **Энергия или сырье?**

Использовать ли растительные продукты для производства энергии, или для производства сырья — во многом зависит от экономических соображений. С селекционной точки зрения сырьевое использование растений намного интереснее и более значимо. Производство энергии из биомассы вряд ли предъявляет конкретные требования к исходному материалу; сжигать можно всё, даже мусор. Для сырьевого использования волокон, крахмала или растительных масел, напротив, часто необходимо соответствие высоким требованиям к качеству. Это требует селекции соответствующих сортов и разработки пригодных технологий. Разнообразие растительных веществ, используемых в качестве сырья, а также в качестве пищи, востребовано гораздо в большей степени, чем для производства энергии.

### **Пища или топливо?**

Использование растений для производства энергии с самого начала почти эйфорически приветствовалось европейской политикой и массово субсидировалось. Сегодня, однако, всё чаще встает вопрос, является ли этически приемлемым использование продуктов питания для энергии, когда миллиарды людей голодают. Я бы сейчас привел несколько фактов с тем, чтобы показать, насколько сложной является эта проблема.

- Зерновые на 95% используются в пищу и на корм скоту.
- Растительные масла во всем мире на 83% используются пищевой промышленностью, на 10% химической, и только 7% для производства биодизеля.
- Даже небольшие колебания мировых цен оказывают очень большое влияние на спрос, и повышенный спрос на биоэнергетику может привести к росту цен на продукты питания.
- В промышленно приготовленных продуктах питания стоимость сельскохозяйственной продукции вряд ли имеет значение: доля расходов на муку в цене хлеба составляет око-

ло процента, стоимость пивоваренного ячменя в бокале пива около половины процента (2003 г.); поэтому даже удвоение цен на зерно едва ли повлияет на европейского потребителя.

- В развивающихся странах, напротив, зерновые, кукуруза и рис в основном потребляются в пищу непосредственно, и рост цен напрямую влияет на проблемы с обеспечением беднейшей части населения.

- Топливная стоимость нефти в Германии (2006 г.) примерно в два раза выше, чем количество зерна, необходимое для создания такой же энергетической ценности.

- В Бразилии можно производить биоэтанол по более низким ценам, чем бензин из нефти.

- Еще 70 лет назад большая часть сельскохозяйственных работ в Германии выполнялась животными, а значительная часть площади была необходима для производства кормов. После того, как рабочие животные были заменены машинами, часть площади, и это логично, стала использоваться для производства горючего.

При перечислении этих проблем я хотел бы, прежде всего, показать, какими сложными являются связи между производством продуктов питания и энергии. К одному из газетных лозунгов: «Цены на хлеб увеличиваются из-за сжигания зерна» можно вместе с Карлом Краусом только сказать: «Имеются высказывания, которые настолько фальшивы, что, будучи не противоположны, являются верными». Для некоторого конфликта между производством продуктов и производством энергии нельзя подобрать краткий простой лозунг. Точно только то, что все усилия должны предприниматься к тому, чтобы в глобальном производстве увеличивалось растительное производство. При этом селекция растений играет центральную роль.

## **1.5. Селекция растений и биологическое многообразие**

Расширяется понимание ценности биологического многообразия. Вносит ли селекция растений вклад в то, чтобы увеличить биологическое разнообразие? Или же она ответственна за его потерю? При этом сначала важно понять, являются ли многообразные сорта культурных растений видами, или разнообразие сортов находится внутри одного вида.

### Многообразие видов

На сегодняшний день 60% растительных продуктов, используемых в питании человечества представлено всего тремя видами растений: пшеница, кукуруза и рис (рис. 1.8). Это тем более удивительно, так как всего для пищевых целей возделывается около 7000 видов растений. Кроме того, еще большее число дикорастущих видов уже используется или может использоваться в пищу. Высокое многообразие видов без сомнения вносит вклад в стабильность экосистем. Хозяйства, выращивающие исключительно пшеницу или кукурузу имеют больше шансов получить посевы, восприимчивые к вредителям, болезням и неожиданно возникающим стрессовым факторам, чем те хозяйства, в которых используются много культурных видов.

значение  
многообразия

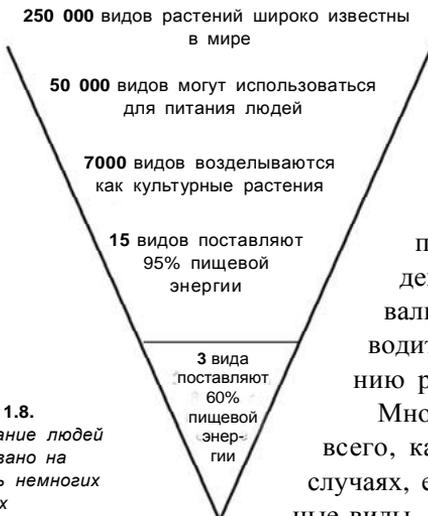
Но имеется, конечно, еще одна причина, чтобы, например, заменять современными сортами другие виды пшеницы, такие как однозернянка и полба: существенно более высокий урожайный потенциал. По этой причине сегодня во многих частях Африки вместо местных сортов пшеницы возделывается кукуруза. Коммерческие селекционные фирмы предпочитают работать только с широко распространенными видами. Но государственная исследовательская и селекционная деятельность концентрируется на важнейших культурных видах, поэтому ее результаты будут востребованы многими сельскими производителями.

потери  
многообразия

Но наряду с ними необходима селекционная работа и с многими другими видами, так как благодаря изменяющимся условиям среды или растущему интересу потребителя к многообразию питания, в долгосрочном прогнозе они смогут иметь большее значение.

Изменения в производстве растений не должно приводить к принудительной потере биологического разнообразия, введение видов, которые до этого не возделывались совсем или возделывались мало, приводит к расширению севооборота и увеличению разнообразия.

Многие виды растений интересны, прежде всего, как источники энергии или сырья в тех случаях, если не могут возделываться традиционные виды, или же они возделываются незначитель-



**Рис. 1.8.**  
Питание людей основано на очень немногих видах

Табл. 1.4. Примеры возможно «новых» культурных растений для производства энергии, или источников сырья			
Энергетические растения		Сырьевые растения (жиро-масляная химия)	
<i>Salix</i> spp.	Ива	<i>Raphanus sativus</i>	Редька масличная
<i>Populus</i> spp.	Тополь	<i>Camelina sativa</i>	Рыжик яровой
<i>Helianthus tuberosus</i>	Топинамбур	<i>Eruca sativa</i>	Индау посевной
<i>Cichorium intybus</i>	Цикорий корневой	<i>Crambe abyssinica</i>	Крамбе абиссинская
<i>Agrostemma githago</i>	Куколь посевной	<i>Lunaria annua</i>	Лунник однолетний
<i>Hibiscus cannabiss</i>	Кенаф	<i>Madia sativa</i>	Мадия посевная
<i>Cannabis sativa</i>	Конопля	<i>Cuphea</i> spp.	Куфея
<i>Miscanthus</i> spp.	Камыш китайский	<i>Calendula officinalis</i>	Календула лекарственная
<i>Phalaris</i> spp.	Канареечник	<i>Euphorbia</i> spp.	Молочай
<i>Phragmites</i> spp.	Тростник	<i>Coriandrum</i>	Кориандр

но. Некоторые примеры приведены в таблице 1.4. Успешное включение таких видов в сельскохозяйственное производство требует интенсивной селекционной работы для создания подходящих сортов, а также, конечно, создания пригодных систем возделывания, и, прежде всего, успешной рыночной стратегии.

#### Генетическое многообразие внутри одного вида

Генетическое разнообразие внутри одного вида является исходной основой для селекции, с другой стороны во время селекционной работы генетическая изменчивость ограничивается селекцией, когда все генотипы с нежелательными признаками исключаются. Для долгосрочного успеха необходимо сохранение генетического многообразия, так как в современных сортах используется только сильно ограниченная часть генетической изменчивости. Для поддержания генетического многообразия как источника будущей селекции во многих странах собраны большие коллекции семян и растений, так называемые «генбанки». По примерной оценке, сегодня, для важнейших культурных растений 95% существующего генетического разнообразия сохраняется в «генбанках» (ВНИИР, хранилище семян в Норвегии).

Существует популярное и широко распространенное мнение, что благодаря современной селекции растений генетическое многообразие снижается. Это, вероятно, было бы правильно, если бы речь шла о начале современной селекции растений, когда традиционные местные сорта заменялись селекционными сортами. В Германии это произошло в конце XIX века, в развивающихся странах этот

→ Глава 10.  
Генетические  
источники

селекция =  
ограничение  
многообразия

процесс частично идет и до сего времени. В связи с этим имеет большой смысл сохранить как можно большее генетическое многообразие благодаря соответствующим мероприятиям.

Но ни смысл сохранения многообразия, ни возможное его уменьшение не удержали человека от введения в культуру современных сортов, так как они смогли внести значительный вклад в обеспеченность питанием жителей планеты.

исчезновение  
местных сортов

Всегда ли современная селекция растений ведет к сильным потерям генетического многообразия? Можно отметить, что тысячи сортов, которые возделывались 50 или 100 лет назад, исчезли. Это верно, хотя такие аргументы слишком простые, так как одновременно благодаря современной селекции возникли тысячи новых сортов. Имеются примеры того, что некоторые признаки старых сортов в современном сортименте больше не востребованы, но имеются также примеры, что благодаря обмену селекционным материалом современные сорта приобрели новые свойства, которых не было раньше. Исследования с помощью молекулярных маркеров показывают, что за прошедшие 100 лет, как правило, никаких генеральных потерь в генетическом разнообразии не произошло. Возникла «реконструкция» генетического материала. Многие аллели, которые возникли в старых сортах, сегодня больше не найдены, но в равном объеме возникли новые аллели, которых в старых сортах не было.

старые исчезли,  
новые возникли

## 1.6. Цель и структура книги

Эта книга обращена ко всем читателям, которые интересуются селекцией растений. Для изучающих аграрные науки она содержит учебный материал в объеме бакалавриата и важнейшую часть для магистерского курса. Она может служить в качестве обзора классической и современной селекции растений для интересующихся практиков, семеноводов, выращивающих оригинальные семена, учителей биологии, учеников, изучающих биологию, соратников и противников геномной инженерии. При этом предполагаются основательные знания в генетике.

Селекция растений обсуждается в пяти частях нескольких глав:

- **Введение** состоит из этой главы и включает главу о сортоведении.

- О важнейших **селекционных целях** речь пойдёт в трех главах, это урожайность (урожай), качество и устойчивость Главы 1–2
- **Генетические основы** селекции растений представлены в главах: популяционная генетика, количественная генетика, селекционный успех и гетерозис Главы 3–5
- Предпосылкой для селекции растений является **генетическая изменчивость**, и возможности получения генетической изменчивости, которые представлены в четырех главах о генетических источниках, скрещиваниях, индуцирование мутаций и генная инженерия Главы 6–9
- **Селекционная методика** зависит от процесса размножения, благодаря которому получается семенной материал. При этом основательно сравниваются различные селекционные методы, которые используются в клоновой селекции, линейной селекции, гибридной и популяционной селекции Главы 10–13
- В **перспективах** описывается будущее развитие селекции растений Главы 14–19
- В **приложении** представлены таблицы и указатель особенностей селекции отдельных видов культурных растений. Каждая глава заканчивается несколькими учебными вопросами. Ответы с объяснениями вы найдёте на домашней странице отделения селекции растений Департамента наук о полезных растениях Гёттингенского университета им. Георга-Августа: <http://www.uni-goettingen.de/48115.html> Глава 20
- Приложение

### **Выводы:**

1. С начала ведения сельского хозяйства растения, благодаря постоянному отбору, стали соответствовать потребностям человека. Последние 100–150 лет в Германии этим занимались специализированные селекционные фирмы.
2. Сельскохозяйственная селекция растений в Германии — исключительно частное дело и концентрируется в первую очередь на важнейших видах культурных растений.
3. Спрос на сельскохозяйственные продукты в последние десятилетия во всем мире сильно увеличился. Это потребовало дальнейшего увеличения площадей и валовых сборов и значительная роль при этом принадлежит селекции растений.
4. Широко увеличивается спрос на сырьевые и энергетические растения. С помощью селекции можно значительно улучшить качество растительного сырья.
5. Для сохранения биологического многообразия требуются многопольные севообороты. Поэтому сегодня дол-

жны селекционно улучшаться и менее важные виды культурных растений.

**Вопросы:**

1. Каким образом отличаются дикие виды и культурные растения, на примере ломкости стержня колоса, или нарастрескиваемости бобов?
2. Назовите, пожалуйста, три примера важнейших культурных видов, которые около 1000 лет были неизвестны в Центральной Европе.
3. Какие из следующих высказываний (только одно) верны?
  - искусственные скрещивания были проведены первый раз Грегором Менделем в 1867 г.;
  - искусственные скрещивания были уже известны;
  - искусственные скрещивания применялись с 1800 г., со времени создания новых сортов;
  - искусственные скрещивания стали возможны только при открытии разделения полов у растений в 1880 г.;
  - искусственные скрещивания были проведены впервые в 1914 г. Эрвином Бауром.
4. По какому критерию можно распределять различные селекционные методы?
5. С какими двумя видами культурных растений была проведена преимущественная селекционная работа во время «зеленой революции».
6. Назовите, пожалуйста, в качестве примера три вида растений, которые уже десятилетия используются в качестве «растущего сырья».
7. В информационной брошюре, выпущенной Федеральным Министерством (2008 г.) написано: «При энергетическом использовании биомассы, как например, при сжигании или сбраживании в биогазовом оборудовании замыкается круговорот двуокиси углерода». Пожалуйста, прокомментируйте критически это высказывание.
8. Почему с селекционной точки зрения интереснее материальное использование растений в качестве сырья, чем энергетическое использование, например, посредством сжигания.
9. Сегодня три вида культурных растений обеспечивают населения земли потребность в пищевой энергии на 60%. Какие это виды?

**Рекомендуемая литература:**

Seyffert (2003) и Graw (2006) пишут об основах классической и молекулярной генетики; Miedaner (2005) также очень содержателен для обзора истории сельского хозяйства; Röbbelen (2008) — по истории немецкой селекции растений; домашняя страница “Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe” [www.fnr.de](http://www.fnr.de) — всеобъемлющая информация по энергетической ценности растений; Научный совет по аграрной политике (Wissenschaftlicher Beirat Agrarpolitik, 2007) — о политических аспектах энергетических растений. Превосходный учебник по селекции растений, хотя и написанный с американской точки зрения — Sleper и Poehlman (2006), его можно рекомендовать для интенсивного изучения. Наконец, Miedaner (2010) — хороший пример другого учебника, снабженного множеством фотографий.

Graw J. 2006. Genetik. Springer Verlag.

Miedaner T. 2005. Von der Hacke bis zur Gentechnik. DLG Verlag.

Miedaner T. 2010. Grundlagen der Pflanzenzüchtung. DLG-Verlag.

Röbbelen G. (Hrsg.) 2008. Die Entwicklung der Pflanzenzüchtung in Deutschland (1908–2008). Gesellschaft für Pflanzenzüchtung.

Seyffert W. (Hrsg.) 2003. Genetik, 2.Aufl. Spektrum Akademischer Verlag.

Sleper D.A., Poehlman J.M. 2006. Breeding Field Crops. 5<sup>th</sup> ed. Ames IA USA: Blackwell.

Wissenschaftlicher Beirat Agrarpolitik. 2007. Nutzung von Biomasse zur Energiegewinnung — Empfehlungen an die Politik. [www.bmelv.de](http://www.bmelv.de)

## 2. Сортоведение

«С ростом количества селекционеров увеличился объём мошенничества на рынке семян. Проведение апробации сортовых посевов привело к положительным результатам».

Kurt v. Rümker (1849–1940) немецкий профессор в области селекции растений

- 2.1. Организация селекции и размножения семян**
- 2.2. Защита сортов**
- 2.3. Допуск сортов**
- 2.4. Апробация сортовых посевов**
- 2.5. Семена как средства производства**
- 2.6. Правила репродукционного размножения**

Селекция, производство семян и торговля семенами во многих государствах регулируются специальными законами. Эта глава дает представление об организации селекционных работ и производстве семян в Германии. Селекционные работы должны выполняться по определенным законодательным требованиям о «защите сортов». Чтобы дойти до практического применения семян нового сорта кроме этого требуется «допуск сортов». Торговать можно только кондиционными семенами, имеющими сертификат, посевы которых

**Табл. 2.1. Развитие предложения сортов и площади размножения у некоторых культурных видов в Федеративной Республике Германия**

	Число сортов			Число селекционеров			Площади размножения [га]		
	1975	1990	2005	1975	1990	2005	1975	1990	2005
Культура									
Озимая пшеница	30	53	117	20	21	32	24033	37700	58366
Яровая пшеница	11	19	18	8	10	9	8511	1647	2135
Озимый ячмень	24	52	75	13	20	22	14512	25316	28472
Яровой ячмень	47	49	51	23	20	18	18583	15798	14487
Озимая рожь	7	15	31	4	7	8	13023	11921	7327
Овёс	37	24	26	17	11	7	20208	8191	5018
Кукуруза на силос *	41	75	180	20	24	38	1438	1408	нет
Райграс многоукосный	19	29	37	15	15	13	2243	31181	5462
Сахарная свёкла *	27	45	93	8	7	8	125	71	нет
Горох на корм	10	32	26	8	17	15	1265	2074	4321
Полевые бобы	9	19	12	6	12	6	1388	1288	723
Озимый рапс	10	29	51	4	6	21	878	2420	2750
Картофель	134	128	214	32	32	32	17236	9591	13509

Примечание: \* Размножение происходит преимущественно за границей, поэтому для 2005 г. нет данных.

перед этим были подвергнуты апробации. Семена являются ценным, но одновременно дорогим средством производства, и многие производители используют семена урожая собственного производства в качестве семян под урожай следующего года. За исключением гибридов такое репродукционное использование возможно, но, как правило, вознаграждение должно оплачиваться селекционеру сорта.

Данные таблицы 2.1 показывают развитие предложения сортов и площади размножения в Германии. В этой главе мы будем возвращаться к результатам данной таблицы ещё многократно.

## 2.1. Организация селекции и размножения семян

### Селекция

Создание новых сортов проводится в Федеративной Республике Германия почти исключительно частным образом. Государственные исследовательские институты и университеты работают с селекционными фирмами совместно и поддерживают друг друга, но только в исключительных случаях выходят на рынок с собственными сортами.

Селекционные фирмы развились из сельскохозяйственных предприятий, которые специализировались на производстве семенного материала. Сегодня — это мелкие, небольшие предприятия. Часто несколько предприятий объединялись, чтобы обмениваться материалом, координировать селекционную работу и совместно продавать свои сорта. Почти все селекционеры работают с иностранными партнерами совместно, или имеют собственные станции за границей. В селекции растений идет сильный процесс концентрации.

25 лет тому назад среди 7000 селекционных предприятий ни одно не имело на рынке долю более 1%, тогда как сейчас осталось 1500 предприятий, среди которых 10 принадлежит более 50% рынка. Поэтому существуют опасения, что сельское хозяйство попадает во всё большую зависимость от нескольких мультинациональных концернов, которые контролируют генетические ресурсы важнейших культурных растений во всём мире.

Поэтому непримиримая цель законодательных правил, которые преобладают в Германии, — усилить селекционные структуры «среднего размера». Как видно из таблицы 2.1, в Федеративной Республике Германия допущенные сор-

→ Глава 1.2

Глобализация

→ Таблица 2.1

та созданы во многих различных селекционных фирмах. Но эти цифры скрадывают структурные изменения, так как доля иностранных селекционных сортов сильно возросла. В Германии в 1957 г. было 90 селекционеров, которые работали с зерновыми или картофелем. В 2007 г. в Германии осталось только 20 предприятий, при этом около 10 вновь основанных иностранных фирм с селекционной активностью.

Если по большинству зерновых культур всё еще успешно работает большое число селекционеров, то по кукурузе и сахарной свекле остались небольшие селекционные программы.

На этом месте я хотел бы обратить внимание на то, что под словом «селекционер» мы понимаем наших коллег и женщин и мужчин. Женщины в селекции растений встречаются, конечно, реже, но они являются такими же успешными профессионалами, как и их коллеги мужчины. Поэтому профессор-растениевод Вольфганг Беем написал очень верное стихотворение, приведенное во вставке 2.1.

### Вставка 2.1: К профессиональному портрету женщины-селекционера

Селекция растений было поле ее деятельности, таким образом, она делала хорошие деньги. Она постоянно разводит новые сорта, которые растут великолепно во многих местах.

Ее успехи вызывали большое удивление, коллеги начали шептаться и пытались выяснить точно секрет этой успешной женщины.

Во-первых, они были в шоке, потому что женщина не обучалась, она не знала теории разведения а также на конгрессы никогда не ездила.

Она не стремилась иметь докторский титул, жила только своими растениями. Ее питомник был ее университетом, Здесь она работала с утра до ночи.

Она раскрыла свою тайну в хорошей компании с бокалом вина поздним вечером: «Дамы и господа, мой единственный трюк — это правильный взгляд селекционера».

*Вольфганг Беем*  
из «Академических мечтаний»,  
издание Гёттингенского университета 2006 г.

различия с  
селекцией  
животных

В заключение можно сказать несколько слов о селекции животных. Несмотря на похожие цели, селекция животных традиционно организована иначе, чем селекция растений. Вместо постоянной селекции новых сортов непрерывно улучшаются существующие расы животных, отсутствуют сравнимые правила защиты сортов и вместо селекционных фирм селекция происходит внутри сельскохозяйственных предприятий. Эти различия объясняются тем, что у животных отдельные особи имеют высокую коммерческую стоимость, в то время как отдельное растение гораздо менее ценно. Селекционер, работающий с растениями, имеет в своем распоряжении в питомниках сотни тысяч растительных особей, что невозможно для работающих с животными.

Параллельно с селекцией растений существует селекция кур, или рыб, которые мельче и дешевле. Однако селекцией кур сегодня занимается очень немного мировых компаний, тогда как селекция крупного рогатого скота осуществляется постоянно на сельскохозяйственных производственных предприятиях.

### Размножение

Потенциально новые сорта в начале существуют зачатую только в виде единственного растения. До того как сорт может пройти проверку для допуска и получить право стать семенами для торговли, требуется его размножение. Как быстро можно увеличить количество семян, зависит от нормы высева и урожайности и сильно зависит от самой культуры. Для трех совершенно различных культур существуют следующие размерные порядки: у рапса высевают 3 кг/га, а урожайность составляет 3000 кг/га, у пшеницы норма высева 150 кг/га и урожайность 6000 кг/га, и у картофеля требуется посадочного материала 3000 кг/га при урожайности 30000 кг/га. **Коэффициент размножения** при сравнении нормы высева и урожайности составляет у рапса 1 : 1000, у пшеницы 1 : 40, и у картофеля 1 : 10.

В таблице 2.2 приведены данные, как максимально быстро могут увеличиваться максимально возможные площади возделывания генотипа, если исходить из густоты стояния. Если новым сортом рапса через несколько лет можно засеять всю поверхность земли, то по пшенице и по картофелю через пять лет посевного и посадочного материала будет столько, что можно будет засеять очень скромные площади. Размножение новых сортов происходит в сельскохозяйственных предприятиях, которые специализируются на производстве семян. На основе различных коэффициентов размножения существуют необходимые площади для размножения у зерновых и прежде всего, у картофеля и они значительно больше, чем у рапса.

→ Табл. 2.2

Табл. 2.2. Максимально возможная площадь для многократного размножения от одного лучшего растения			
Репродукция	Картофель	Пшеница	Рапс
0	1 растение	1 растение	1 растение
1	3 м <sup>2</sup>	1 м <sup>2</sup>	20 м <sup>2</sup>
2	30 м <sup>2</sup>	40 м <sup>2</sup>	2 га
3	300 м <sup>2</sup>	1600 м <sup>2</sup>	2000 га
4	0,3 га.	6,4 га	2 млн. га
5	3 га	256 га	1 млрд. га

VO-фирмы

Размножение происходит в так называемых «VO-фирмах» («Фирмы, организующие размножение»), которые являются связующим звеном между селекционерами, семеноводами-репродукционерами и торговцами семенами. Они являются, чаще всего, сельскохозяйственными кооперативными товариществами, или маленькими независимыми частными фирмами. У зерновых семеновод сталкивается с риском возможного перепроизводства семенного материала.

У культур, семена которых могут использоваться исключительно как семенной материал, напротив, имеется гарантированный сбыт; такие «прирожденные семена» встречаются, например, у вегетативно размножаемых кормовых растений. У некоторых культур, таких как сахарная свекла, или кукуруза, по климатическим или ценовым причинам, размножение происходит, как правило, за границей.

## 2.2. Защита сортов

### Понятие «сорта»

определение: сорт

В прошлой главе на поставленный вопрос — в чем цель селекции растений — можно было бы совсем коротко ответить: целью селекции растений является постоянное создание улучшенных сортов. Под **сортом** понимают группу растений одного вида, которые похожи друг на друга, имеют общее происхождение и отличаются от других растений этого же вида.

В смысле этого, очень общего, биологического определения говорят, к примеру, о «местных сортах», которые возделывались прежде в Германии, а сегодня во многих тропических странах. Поэтому во многих государственных законах понятия «сорта» имеют более точные определения, и устанавливают процессы регистрации новых сортов. В Германии — это Закон «О защите сортов» и Закон «О движении семян». Закон «О защите сортов» защищает частное право селекционера на сорт как его творческую собственность. Закон «О движении семян», напротив, регулирует торговлю семенами и должен служить общественным интересам сельского хозяйства и потребителя.

Закон «О защите сорта»

В **Законе «О защите сортов»** (SortG) приведены пять требований к сорту: каждый сорт должен быть

требования к сортам

- 1) отличимым;
- 2) однородным;
- 3) неизменным (стабильным);
- 4) новым и
- 5) иметь название, записанное в описание сорта.

Первые три условия нуждаются в разъяснениях.

Условием для **отличимости** сорта является то, что растения, которые принадлежат к этому сорту, должны четко отличаться минимум одним важным признаком от растений любого другого сорта. Под **однородностью** понимают, что растения одного сорта, исключая небольшие отклонения, и, принимая во внимание особенности размножения, должны быть достаточно одинаковы для отличимости важных признаков. **Стабильность** означает, что растения одного сорта независимо от места и года производства семян показывают постоянство отличимости по наиболее важным признакам. В связи с этим нельзя быть уверенными, что при высеве семян от полученного урожая в следующих поколениях свойства сортов будут неизменными. Однако под этот случай не подходят гибриды.

Этот текст из закона звучит сложно, но он верен и значителен исходя из нормального человеческого понимания. Новый сорт может, конечно, защищаться только тогда, если он, благодаря каким-либо признакам четко отличается от всех уже имеющихся сортов, и эти признаки у него должны надежно выражаться, он должен быть также неизменен (стабилен). Требование к однородности, напротив, не совсем естественно, так как высокая однородность облегчает отличимость сортов.

почему однородность?

Это вопрос толкования, как много изменчивости может допускаться внутри сорта для «достаточной однородности», и требования эти отличаются в зависимости от культуры. Вопрос однородности тесно связан с естественной системой размножения и типом сорта и отдельно обсуждается в главе 14.

→ Глава 14

Требование, что сорта должны различаться по «важным» признакам, является достаточно спорным. Под «важным» здесь понимается признак не в агрономическом смысле, способность к продуктивности не имеет значения для свидетельства защиты сорта.

Для регистрации сорта важны, прежде всего, те признаки, которые легко и надежно определимы у отдельных растений и проявляются независимо от влияния условий среды. Такими **признаками из реестра** являются чаще всего морфологические признаки, как например, антоциановая окраска, форма листа, остистость. У некоторых видов используют также биохимические признаки, состав запасных белков. Отличимость сортов можно было бы проводить отличием в отрезках ДНК, если была бы создана маркерная техника для каждого сорта с отличительным «молекуляр-

ОТЛИЧИМОСТЬ

ным отпечатком пальца». Этот способ используется не во всех отраслях.

Всё, что выше сказано важно для Федеративной Республики Германия, применяется и в других индустриальных странах. Большинство западноевропейских стран, США и Япония создали в 1961 г. UPOV («International Union for the Protection of New Varieties and Plants» — Международный союз защиты новых сортов и растений) и определили в «Парижской конвенции» совместные основные правила по защите сортов. Защита сорта может предоставляться на все виды растений в течение 25 лет. Благодаря полномочиям Защиты сорта признается право собственности селекционера на сорт. Но защищенные сорта могут свободно использоваться другими селекционерами для скрещиваний (**«Ограниченное использование селекционных достижений»**).

«Улучшенные сорта»

Для предотвращения злоупотреблений ввели понятие «улучшенные сорта». Это сорта, которые созданы из одного исходного материала, идентичны с ним, и отличаются одним или несколькими признаками.

Улучшенные сорта подпадают под Защиту сорта об исходном сорте. Их использование возможно, поскольку эта защита состоит в согласовании селекционного использования исходного сорта.

### **Защита сорта, или патентная защита?**

В некоторых странах, таких как США и Россия, сорта могут иметь патенты. По европейскому патентному праву это невозможно. Значительное различие между Защитой сорта и Патентным правом лежит в том, что в большинстве стран патентованные сорта не могут использоваться для селекционных целей без согласия с владельцем патента. Такие правила могут угрожать существованию маленьких селекционных фирм. Защита сорта способствует тому, что большое число селекционных предприятий поддерживают большое генетическое многообразие. Поэтому в Германии и Франции в Патентном праве предусмотрено «Ограниченное использование селекционных достижений».

Защита сорта для селекционного метода, отдельного гена, или даже определенного отрезка ДНК, в Европе возможна. Это последнее — логическое развитие генной инженерии. Она требует очень высоких затрат для изоляции нужного гена и создания трансгенного сорта. Без патентной защиты этого гена можно свободно использовать такой сорт для селекционных целей, и с высокими затратами проводить пе-

→ Глава 13.  
Генная инженерия

ренос генов из других видов и использовать его краткосрочно эксклюзивно. Кроме этого можно задать вопрос, действительно ли для патентной защиты всегда требуются продукты генной инженерии.

Если оформление патентов на методы генной инженерии в принципе ясны, то на классические селекционные методы предъявляются частично очень значительные патентные требования. При этом положение права выражать сложно. Так, много лет Европейский парламент, суд и поверенный по вопросам патентного права, занимаются селекционными методами, которые повышают в капусте брокколи содержание желаемых веществ. Здесь речь идет о вопросе «значительных биологических» методов, которые исключаются при патентовании, или о технических методах, которые принципиально подвергаются оформлению патента. Еще большее общественное возбуждение вызывают спорные патентные требования для генетических исследований для селекции свиней. Решения для этих методов не будут обсуждаться в этой главе, так как положение с правом не ясно.

В этой связи следует упомянуть, что не защищенные генетические источники одной страны рассматриваются сегодня как национальная собственность и для селекционеров других стран не могут свободно предоставляться в распоряжение. Права селекционных фирм, **«права селекционера»** (“**Breeders Rights**”) сопоставляются с так называемыми **«правами фермера»** (“**Farmers Rights**”). Это реакция на защиту патента, так как, например, один ген устойчивости может патентоваться из африканского местного сорта, и после этого в стране-родоначальнице не может свободно использоваться для селекционной работы. В международном договоре о растительных генетических источниках для питания и сельского хозяйства предусматривается преимущество для использования генетического материала селекционерами из развивающихся стран перед промышленными странами. Это важно, но не для всех видов, и еще не до конца ясно, действительно ли улучшатся благодаря такой системе условия работы и жизни местных крестьян.

Патентная защита, как и национальное право собственности на растения являются, по моему мнению, ошибками развития. Генетические источники всех культурных растений во всех странах являются совместной собственностью человечества и должны быть свободно доступны каждому

«Случай с брокколи» и «Патент на свиней»

этический вопрос

для селекционных целей. Только благодаря беспрепятственной комбинации лучшего имеющегося генного материала в будущем для производителей могут создаваться лучшие сорта во всех странах мира. В заключение можно коротко намекнуть, что дискуссия о патентах и праве собственности также имеет и этическое измерение: Должны ли государственные бюро по выдаче патентов раздавать права на гены, а также на основные элементы жизни, как собственность отдельных личностей или фирм?

И имеют ли правительства развивающихся стран право помечать генетическое многообразие, возникшее десятилетия назад, как «собственность».

### 2.3. Допуск сортов

В Законе о защите сортов прямо оговорен принцип авторского права и защита интересов селекционера. **Закон об обороте семян (SaatG)**, напротив, защищает, прежде всего, интересы сельского хозяйства и должен добиваться того, чтобы предложение сортов оставалось обозреваемым, и только сорта с подтвержденными хорошими урожайными качествами могли поступать на рынок. Поэтому, как правило, могут продаваться семена только тех сортов, которые имеют **допуск — разрешение на использование**.

§ 34 SaatG (Закона об обороте семян)

Сорта сертифицируются, если в соответствии с требованиями защиты сорта, они имеют **«местную оценку культуры»** (грунтконтроль на хозяйственную полезность). Для объяснения этого понятия я хотел бы процитировать оригинальный текст Закона об обороте семян; красивее сказать нельзя: «Сорт прошёл грунтконтроль (местную оценку), если он в совокупности своих полезно-хозяйственных свойств по отношению к допущенным, сравнимым сортам дает четкое улучшение для растениеводства».

Поэтому полагается, что новый сорт должен быть лучше, чем все имеющиеся сорта. Это превосходство может приниматься в учет в принципе по каждому свойству; чтобы допускать сорта, которые по урожайности не превосходят стандартные сорта, но которые по важнейшим качественным признакам и устойчивости имеют четкое превышение. Так, сорт Рапса «Мендель» допущен только из-за того, что он является первым сортом, устойчивым к киле.

За исполнением Защиты сорта и Допуском сортов следит **Федеральная сортовая служба**. Европейской сортовой службой является Общественная сортовая служба в Ангер-

се, Франция. Федеральная сортовая служба определяет регистрационные признаки на отличимость и проверяет однородность и стабильность во время **регистрационных испытаний**. Кроме этого Федеральная сортовая служба расценивает и обсуждает грунтоконтроль (**местную оценку культуры**). Это касается **сортоиспытания**, которое, как правило, длится три года во всех федеральных областях на размещаемых местах, по предложению и при экологических условиях возделывания. В этих агротехнических опытах оцениваются, кроме урожая, и многие другие хозяйственные признаки; особое значение имеют устойчивость к болезням и качественные признаки. На основе результатов сортоиспытания решается вопрос о допуске сорта.

В регистрационных испытаниях исследуется очень объемный селекционный материал, по важнейшим культурам ежегодно заявляется более 100 новых селекционных образцов для проверки. Требования для допуска сортов очень высоки, и чаще всего менее 10% образцов оформляются как сорта в конце испытаний.

Федеральная сортовая служба издает ежегодный **«Государственный сортовой реестр»**, который содержит допущенные сорта. В этом Реестре свойства оцениваются по шкале от 1 до 9. В качестве примера в таблице 2.3 приведён небольшой отрывок из Госреестра за 2007 г. по Озимой пшенице, где полный список содержит 100 сортов пшеницы по 28 признакам.

Эта выдержка из Госреестра показывает, что каждый сорт имеет свои сильные и слабые стороны, и что нет такого сорта, который имел бы только положительные свойства.

Как уже говорилось, Госреестр дает полный обзор на предложение сортов, но он не содержит четких рекомендаций по возделыванию.

Для выбора сорта, кроме собственного опыта крестьянин использует еще два источника информации. В Госреестре он может увидеть, какие сорта имеют желаемые свойства; например, производитель не желает использовать фунгициды, в этом случае он выбирает сорт, который по сравнению со стандартом менее всего поражается важнейшими болезнями.

Вторым источником информации для выбора сорта являются результаты **местных сортоиспытаний**, проведенные на уровне федеральных земель. Эти исследования выясняют достоинства для возделывания при региональных, стандартных условиях, или при условиях экологического

сортоиспытание:  
высокие барьеры

Табл. 2.3. Отрывок из Госреестра за 2007 г. по Осимой пшенице (Шкала оценок 1–9; высокие показатели означают высшее проявление каждого признака)

Сорт	Склонность к		Поражаемость <sup>1</sup>				
	Перезимовка	Полегаемость	Мучнистая роса	Септориоз	Ржавчина	Урожайность	Группа качества <sup>2</sup>
Akteur	3	4	3	6	4	5	Е
Aszita	6	9	5	5	5	1	В
Brilliant	4	4	2	5	5	1	А
Bussard	4	8	4	6	7	2	Е
Dekan	6	3	1	4	8	6	В
Hermann	5	4	2	5	3	8	Ск
Inspiration	-	4	3	4	5	9	В
Tommi	6	3	2	4	6	6	А
Tulsa	4	2	1	4	2	7	В
Winnetou	6	4	7	4	4	7	С
Steubreite <sup>3</sup>	3-6	2-9	1-7	2-7	1-8	1-9	

<sup>1</sup> Септориоз — *Septoria tritici*  
<sup>2</sup> о разъяснениях групп качества см. в Главе 4.1  
<sup>3</sup> ширина разброса дается в Госреестре в предоставленной оценке проявлений признака

информация для  
выбора сорта

земледелия; они проводятся в большем количестве мест, чем сортоиспытание, в связи с этим сортимент проверенных сортов ограничивается. Местные сортоиспытания являются основой для региональных сортовых рекомендаций посредством консультационных пунктов.

официальные  
сортосые  
рекомендации

Если правила для Защиты сорта в различных государствах согласовывают, то опыты по Допуску сорта различаются даже внутри стран членов UPOV. У государств – членов Европейского союза национальные сорта включаются в **Европейский реестр сортов** и могут поэтому продаваться по всей территории Союза. Такие сорта, однако, часто не проверяются в Германии; обычно они не подходят климатически, и их не используют для возделывания.

Допуск сортов возможен только у культур, которые приведены в списке культур Закона о движении семян; в настоящее время в него включены 67 сельскохозяйственных и 46 овощных культур. Допуск сортов действителен в течение 10 лет и может продлеваться на последующие 10 лет.

Требования к  
«поддерживаю-  
щим сортам»

С 2008 г. имеются новые европейские указания для **«Поддерживающих сортов»** по сельскохозяйственным культурам. У овощных предусматриваются подобные правила. Поэтому семена старых «традиционных» сортов могут продаваться, конечно, в «местах происхождения» данного сорта, в которых должны производиться данные семена. Понятие «место происхождения» поэтому расплывчатое и сомни-

тельное, так как название «традиционный» всегда давалось семенному материалу, обмененному между различными регионами. «Поддерживающие сорта» не требуют местной оценки сорта (грунтконтроля), требования к однородности также менее значительны, и нет необходимости в полной апробации.

Имеются, конечно, ограничения к количеству и для отдельных сортов (0,3–0,5% от общего объёма поставок семян данной культуры), и для всех поддерживающих сортов вместе (10%). Для некоторых это слишком ограничительно, для других достаточно критически, но однако введение поддерживающих сортов — это интересный шаг к расширению биоразнообразия.

### Выбор сортов

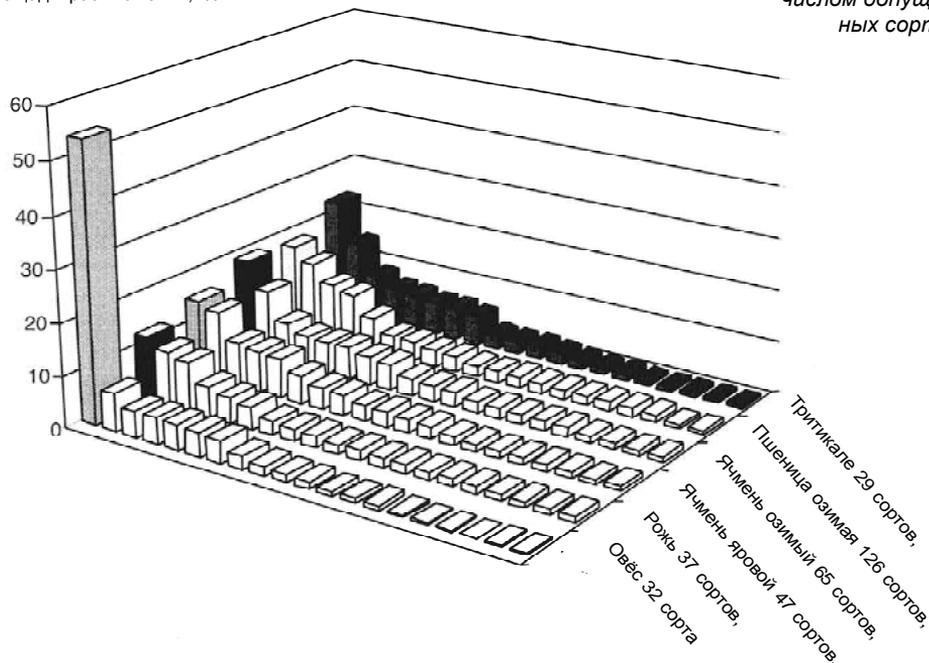
Обзор площадей размножения и выбора сортов в Федеративной Республике Германия приведены в таблице 2.1.

У зерновых и картофеля площади размножения относительно велики, и размножение семян этих культур может быть интересной отраслью производства у практического хозяина.

→ Табл. 2.1

**Рис. 2.1.** Рыночная доля у различных сортов основных зерновых культур (площадь размножения на 2007 г.) в сопоставлении с числом допущенных сортов

Площадь размножения, %



много сортов в  
наличии —  
используются  
немногие

Данные таблицы 2.1 показывают, что число допущенных сортов у всех важнейших культур большое. Даже специалисты едва ли знают все сорта кукурузы, пшеницы и картофеля. Так у кукурузы известно более 450 сортов, при этом большинство их из Европейского реестра, но фактически возделывается чуть больше 10 сортов. В связи с этим встает вопрос, можно ли избежать «сортового беспорядка» — важнейшей цели, для которой создан Допуск сортов. Так у кукурузы, а также и у всех других важных культур допущено очень много сортов, но практическое значение имеют немногие.

Рисунок 2.1 показывает это наглядно по основным зерновым культурам. Если допущено от 30 и до 100 сортов, то в действительности важную роль играют около 10 сортов.

В заключение можно сказать, что наше современное сортоведение состоит из смешения рыночных и хозяйственных элементов. Защита сортов служит интересам частных селекционных фирм; но условием для Допуска сортов является государственный контроль качества, а именно «местная оценка культуры» (грунтконтроль). Из большого числа допущенных сортов фактически в большом объеме возделываются немногие, имеющие значение, а это уже решает рынок.

## 2.4. Сертификация семян

Между допуском одного сорта и практическим возделыванием лежит размножение, которое проводится последовательно в несколько ступеней. Первые ступени размножения проводятся самим селекционером, при этом семена называют — **элита (оригинальные семена)**. Для последних ступеней размножения, перед практическим возделыванием, существуют, в соответствии с Законом о движении семян, **категории семян**, у которых требования качества контролируются законодательно. Первая из этих семенных категорий называется — **основные семена**, благодаря размножению этих семян получают **сертифицированные семена**, которые в качестве семенного материала возделываются уже на больших площадях.

Прежде чем семена сельскохозяйственных культур поступают на реализацию, они должны подвергаться **сертификации**. Она состоит из двух последовательных событий: полевой апробации и проверки качества семенного материала.

Во время **полевой апробации** каждое поле с размножа-

емой культурой должно осматриваться за вегетационный период не менее одного раза. Апробатор при этом, наряду с другим, обращает внимание на поражаемость болезнями, которые могут переноситься с семенами, а также на чужеродные растения. Особенно важно обращать внимание на наличие растений другого сорта данной культуры в посевах, так как примесь удаляется при прочистке, или же она будет очевидна позже в семенах.

При **проверке качества семенного материала** исследуется проба каждой семенной партии в лаборатории. При этом обращают внимание, прежде всего, на всхожесть и на наличие семян других видов. Если эта проверка не выявил каких-либо нарушений, то семенная партия получает сертификат с результатами обследования и получает наименование сертифицированной, коротко **С-семена**.

Сертификацию семян до недавнего времени проводили в форме государственного контроля представители сельскохозяйственных служб. Эта система сейчас находится в переходном периоде, однако, сертификация семян может быть приватизирована полностью или частично и в будущем осуществляться селекционером или другой компанией.

В таблице 2.4 представлены важнейшие требования к сертифицированному семенному материалу пшеницы. При этом требования к основным семенам выше, чем к сертифицированным, так как основные семена должны еще раз размножиться, и поэтому увеличивается вероятность попадания семян других сортов или культур, или патогенов, переносимых с семенами.

У зерновых в реализацию поступают только сертифицированные семена, у других культур имеются более широкие категории семян. У овощных культур торгуют также **стандартными семенами**, которые должны соответствовать определенным требованиям качества, но которые не определяются при грунтоконтроле (**мест-**

повышенные требования к основным семенам, чем к С-семенам

Табл. 2.4. Требования к сертификации семян на примере пшеницы (Rutz, 2006)

Признак	Основные семена	С-семена
<b>а) Стеблестой</b>		
Допустимое содержание на 150 м <sup>2</sup>		
Растений другого сорта	5	15
Растений другой зерновой культуры	2	6
Растений другого вида	5	10
из них Овсяг	1	2
Допустимая поражаемость на 150 м <sup>2</sup> с:		
Спорыньей	10	20
Карликовой головней	1	1
другими Головневными грибами	3	5
у Гибридов: минимальное расстояние к стеблестю этого же вида (пространственная изоляция)	25	25
<b>б) Семена</b>		
Минимальная всхожесть [%]	92	92
Допустимое содержание влаги [%]	16	16
Чистота [%]	99	98
Допустимое количество в 500 г.:		
семян другого вида	4	6
из них других зерновых	1	3
из них Овсяга	0	0

**ной оценке культуры).** У культур, сорта которых не включены в Госреестр, в торговлю поступают **коммерческие семена.** Такие семена могут принадлежать к видам для менее распространенных кормовых растений, селекционно не проработанных. Наконец законодатель для непредвиденных ситуаций предусмотрел **апелляционные семена.**

Вплоть до производства основных семян размножение производится под контролем селекционера, который обязан это делать в соответствии с Законом о движении семян, и продолжает в соответствии с «Принципами поддержания сорта».

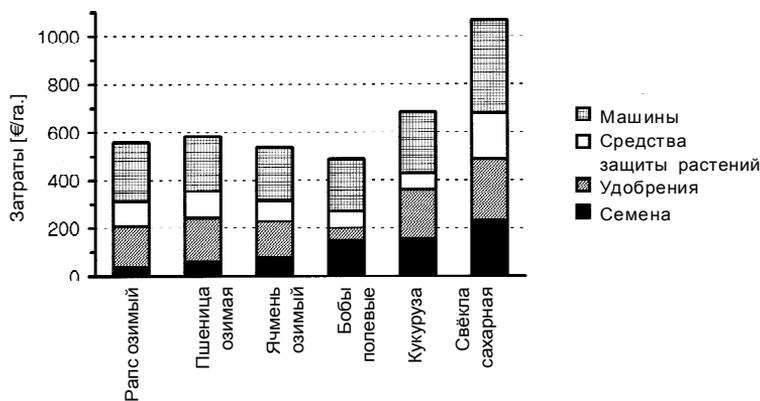
Методы **поддерживающей селекции** будут описаны позже в связи с новой селекцией, здесь будет названа только общая цель — предохранить сорт от генетических изменений. Такие изменения могут, прежде всего, встречаться при смешивании семян разных сортов, вторичном росте на поле с растениями других сортов, скрещивании (у перекрестников) с растениями на рядом расположенных полях, расщеплением гетерозиготных растений (у самоопылителей), мутациями и естественной селекцией. У вегетативно размножаемых культур, таких, как картофель, опасность при поддерживающей селекции невелика, и главная задача в этом случае — избегать переноса болезней посредством посадочного материала.

## 2.5. Семена как средство производства

Для хозяев семена являются средством производства, которое может быть причиной значительных затрат. В зависимости от культуры стоимость семян составляет до трети в меняющихся затратах на возделывание (рис. 2.2).

Естественно, что для производителей представляют интерес все возможности для снижения затрат на семена. Эти затраты наряду с количеством семян определяются ценой семян. С-семена у зерновых как минимум в два раза дороже, чем продовольственное зерно. При таком сравнении следует обращать внимание на то, что С-семена подготавливаются и протравливаются специальными препаратами, качество которых тщательно проверяется и гарантируется.

Альтернативой к покупке сертифицированных семян являются **семена по лицензии от собственного урожая.** Кроме семян гибридов это возможно, так как благодаря собственной репродукции можно избежать генетических изменений у сортов.



**Рис. 2.2.** Меняющиеся затраты у различных культур. Данные: Баварский государственный институт сельского хозяйства, 2006 г.

Тем не менее, даже использование собственных семян не является бесплатным, наряду с ценой продовольственного зерна должны учитываться другие факторы, такие как очистка, затраты на рабочую силу, средства защиты растений (протравители) и эксплуатация машин.

При использовании сертифицированных семян фермеру гарантируется высокое качество семян; эта гарантия действительно имеет определенную цену, но многочисленные эксперименты показали, что в случае недостаточности качества очистки, протравливания или хранения, урожай от семян собственного производства может быть на 5–10% ниже, чем при посеве С-семенами. Еще одним преимуществом С-семян является то, что фермер каждый год принимает решение о выборе нового сорта и тем самым участвует в селекционном прогрессе.

Несмотря на это преимущество С-семян, многие фермеры предпочитают использовать целиком, или частично семена от собственного урожая. Часть купленных С-семян может называться **сортообновлением**. В среднем сортообновление у зерновых в Германии колеблется за последние 30 лет в пределах 50–60% с тенденцией к легкому снижению.

## 2.6. Правила репродукционного размножения

Традиционно, лицензии при покупке С-семян были единственным источником дохода у селекционных фирм. Прежде всего, при стагнирующей сортомене в селекции зерновых было бы всё труднее финансировать увеличивающиеся затраты на селекцию. Это привело к тому, что за репродукционное размножение ввели пошлину. Благодаря ревизии Международного соглашения по защите селекции растений (Конвенция UPOV) в 1991 г., которая правилами репродук-

ционного размножения ограничила «фермерскую льготу», позволяющую свободно использовать семена от собственного урожая защищенных сортов. Пошлина за репродукционное размножение включено в Европейское право защиты сортов с 1994 г., а с 1997 г. также и в Германское право защиты сортов и собирается с 1998 г.

Правила репродукционного размножения в целом достаточно простые, но их практический оборот очень трудно обнаружить. Принципиально фермеры имеют право на размножение, но они должны оплатить пошлину селекционерам за защищенные сорта. Исключением из этого являются «мелкие крестьяне», площадь возделывания у которых такова, что они не могут производить более 92 т зерновых, или 185 т картофеля; это соответствует в среднем 16 га зерновых, или 5 га картофеля. Особенное положение занимают  $F_1$ -гибриды, у которых репродукционное размножение в принципе недопустимо. Репродукционное размножение гибридов невозможно по генетическим причинам: можно снова высевать семена убранного гибрида, но это не будет первоначальным гибридом, а смесью новых генотипов с незначительной генетической продуктивностью. Не допустимо кроме этого репродукционное размножение «синтетических сортов».

→ Глава 17.  
Селекция гибридов

→ Глава 18.  
Селекция популяций

До сих пор не удалось найти действительно удовлетворительный путь сбора пошлин за репродукционное размножение. Вплотную к этому подошло кооперативное соглашение между Федеративным Союзом Немецких Селекционеров растений и Крестьянским Союзом. Затем опросный лист направляется от фермера «Обществу доверительных операций», основанному селекционерами, и пошлины за репродукционное размножение дифференцированно собираются по принципу: чем выше, тем незначительнее обмен семян был на предприятии. Трудности при этом были в относительно высоких затратах на управление и слабую информационную обеспеченность многих фермеров. Поэтому положение с правом достаточно странное: фермеры осуществляют размножение и дают об этом информацию, но для фермеров, не осуществляющих размножения, такая информационная обязанность отсутствует. Это кооперационное соглашение было в 2008 г. селекционерами расторгнуто и заменено единой пошлиной за репродукционное размножение на уровне 50% селекционной лицензии за С-семена.

Этот способ относительно затратен, и большая часть фермеров игнорирует обязанность по перечислению пошлин-

ны за репродукционное размножение. Стремления селекционеров сузить объем площадей для размножения в виде «бутылочного горла», также при подготовке (зерновые), или заготовке (картофель) посевного (посадочного) материала, были до сего дня не успешны.

Правила репродукционного размножения жестко оспариваются. При этом главное требование селекционеров хорошо понятно: лицензии и пошлины за репродукционное размножение являются единственным постоянно увеличивающимся источником дохода и прибыли для селекции новых сортов. Незначительный обмен семенного материала имел следствием то, что малые средства, представляемые в распоряжение для новых селекционных работ, в долгосрочной перспективе должны были отразиться убытками, в целом для сельского хозяйства. Эта ситуация сравнима с копированием научных журналов и компьютерных программ. Также будущая работа финансируется за счет продаж и опасность в том, что многие потребители работают с бесплатными копиями.

Даже привлечение интенсивной общественной работы («лицензионные мошенники разрушают наше будущее») не помогло найти понимания между селекционерами и всеми фермерами. С самого начала земледелия крестьяне всегда использовали часть своего урожая в качестве семян; после начала селекции растений в специализированных предприятиях более 100 лет тому назад не подвергали право сомнению, после покупки семян нового сорта они могли размножать его сколь угодно долго. Поэтому многим крестьянам и садоводам трудно это понять, и они видят в посеве собственными семенами «привилегию».

В этой дискуссии удивительным, конечно, является то, что в целом речь идет о весьма незначительных суммах. Пошлина за репродукционное размножение составляет у зерновых от 5 до 8 евро на 1 га (данные 2008 г.). Для сравнения: другие меняющиеся затраты в среднем составляют 500 евро/га, одна страховка от градобития стоит больше, чем пошлина за репродукционное размножение.

К сожалению, значение селекционных достижений для обеспечения высоких урожаев невозможно доказать многим фермерам.

пошлина за  
репродукционное  
размножение

10 евро на  
селекционный  
прогресс и  
развитие

#### **Выводы:**

1. Селекция в Германии сосредоточена в частных, в основном, средних по экономическому объему фирмах, раз-

множение — в специализированных сельскохозяйственных предприятиях.

2. Сорты для защиты должны отвечать требованиям отличности, однородности и стабильности. Защита сортов обеспечивает право собственности селекционера, но разрешает другим селекционерам использовать сорт для селекции новых сортов.

3. Новые сорта допускаются для торговли, если они имеют преимущество по урожайности либо по другим агрономическим признакам, или по качеству в сравнении с существующими сортами; преимущества должны подтверждаться «местной оценкой культуры» (грунтконтролем). По важнейшим культурам допускается большое число сортов. Большая часть возделываемых площадей занимается только небольшим числом сортов.

4. По большинству культур в торговлю поступают сертифицированные семена (С-семена). Сортовые качества семян проверяются при размножении в поле (полевой осмотр поля – полевая апробация), а партии семян на посевные качества (проверка качества семенного материала).

5. С-семена значительно дороже продовольственного зерна, так как, наряду с затратами на очистку семян, протравливание и хранение в них входит плата за лицензию селекционеру.

6. При репродукционном размножении для получения собственных семян вносится пошлина.

#### **Вопросы:**

1. Что означает требование «стабильности сорта» при защите сорта?
2. Какие типичные «признаки из реестра» используются для защиты сортов?
  - морфологические признаки, которые генетически закреплены и их проявление не зависит от влияния окружающей среды (например, опушение брюшной борозды зерновки ячменя);
  - агрономические признаки, которые являются важными признаками отдельных сортов (например, содержание масла у рапса);
  - отсутствие отдельных признаков, но общий список признаков, которые статистически достоверно коррелируют с урожайностью.

3. В чём заключается суть важнейших различий между Защитой сортов и Патентной защитой?
4. Что понимается в Допуске сортов под «местной оценкой культуры»?
  - статистически достоверная повышенная урожайность как средство официального подтверждения сравнения сортов;
  - особенности регионального ландшафта приспособленного для гармонизации сортимента;
  - преимущество в одном или нескольких агрономических признаках по отношению ко всем допущенным сортам этой культуры;
  - качественные признаки, которые определены в соответствии с требованиями местных столовых культур;
  - высокий и стабильный признак урожайности, определенный результатами местных сортоиспытаний.
5. Почему сортоиспытания проводятся как Федеральной сортовой службой, так и местными сортоиспытателями?
6. Где выше требования при сертификации семян: при производстве основных семян или сертифицированных семян? Почему?
7. У каких культур размножение семян может быть важнейшей производственной отраслью для многих сельскохозяйственных предприятий? Почему не для Рапса? (ссылка: Коэффициент размножения)
8. По каким причинам необходима поддерживающая селекция? Какие различия у картофеля от зерновых культур?
9. Какое из следующих высказываний (только одно) является неверным?
  - репродукционное размножение сортов в соответствии с Защитой сортов допускается только после возмещения расчетов с селекционером (исключение мелкие производители);
  - фермеры должны всегда оплачивать пошлину Германскому союзу селекционеров, если они сами используют произведенные семена;
  - пошлина за репродукционное размножение всегда четко ниже, чем селекционная лицензия на сертифицированные семена;
  - репродукционное размножение гибридов не допускается и не возможно по генетическим причинам.

**Рекомендуемая литература:**

Erbe (2002) о размножении семян, Rutz (2006) о сортовом и семенном праве.  
Erbe G. (Hrsg.) 2002. Handbuch der Saatgutvermehrung. Bergen: Agrimedia.  
Rutz H.W. (Hrsg.) 2006. Sorten- und Saatgut-Recht. Bergen: Agrimedia.

*«Чтобы иметь для  
посева лучшие  
семена,  
обмолачивайте  
для себя наилуч-  
шие колосья»*

Марк Теренций  
Варрон  
(116–27 до Р. Х.),  
римский ученый-  
энциклопедист

### 3. Урожай

#### 3.1. Урожайность, как селекционная цель

#### 3.2. Оценка урожая в полевых опытах

#### 3.3. Селекция растений и физиологические основы урожая

Урожай является, как правило, важнейшей селекционной целью. Но эта цель находится в тесной связи с другими селекционными целями и поэтому она обсуждается совместно с тем, что собственно потом и будет пониматься под «урожаем». В заключение необходимо кратко описать, какие трудности могут появиться при оценке урожая в полевых опытах. Еще одним более широким и открытым вопросом является тот, какую пользу селекционеру растений могут дать знания по физиологии формирования урожая.

#### 3.1. Урожайность, как цель селекции

На первый взгляд, селекционер растений приходит в противоречие с запутанной массой различных селекционных целей; так, например, селекционер по пшенице должен обращать внимание на зимостойкость, неполегаемость, озерненность колоса, устойчивость к прорастанию, содержание белка, хлебопекарные качества и наконец, на устойчивость к десяти различным болезням. При ближайшем рассмотрении все требования к сорту можно свести к двум понятиям: **урожай и качество.**

много  
селекционных  
целей.....

Урожай является почти для всех культурных растений важнейшей селекционной целью. Но при этом речь идет, конечно, не только об общем повышении урожайности, но и о его сочетании с высоким качеством. Если бы не прихо-

дилось учитывать урожайность, то во многих случаях добиться улучшения качества было бы относительно просто.

У большинства культур потенциальная урожайность снижается из-за поражения вредителями или болезнями. Поэтому селекция на **устойчивость** имеет очень важное значение. Но устойчивость не является первичной селекционной целью; она представляет селекционный интерес только тогда, когда ведет к повышению урожая или качества.

### Выход биомассы и индекс урожая

Под урожайностью понимают только массу убранной продукции, измеряемой в ц/га. Часто, однако, понятие урожая представляет собой более сложный смысл. **Выход биомассы** (англ. часто также *biological yield*, немецкий перевод «биологический урожай» является довольно контрастным) является общей произведенной сухой массой.

Так как массу корней трудно учесть, то из практических соображений обращают внимание только на надземную массу. Только у кормовых растений и кукурузы на силос учитывается чаще всего общая биологическая масса. У большинства культур, как правило, убирается только часть растения. Долю убранного продукта в общей сухой массе называют **индекс урожая** (англ. *harvest index*).

Индекс урожая — величина, специфическая для многих соответствующих культур. У зерновых, индекс урожая — это доля урожая зерна в надземной биологической массе, его величина у современных сортов составляет около 0,5. Напротив, индекс урожая у картофеля — доля клубней от общей биологической массы, и может быть больше 0,8.

Собственно говоря, есть только два пути для селекционного повышения уборочного урожая: урожай зерна можно увеличить благодаря повышению или выхода биомассы, или индекса урожая. Какой из этих двух путей является перспективным? Частичный ответ на этот вопрос получим, если рассмотрим развитие в прошлом.

Существенным фактором для увеличения урожая зерновых является повышение индекса урожая, который иллюстрируют представленные на рисунке 3.1 исследования по Пшенице. Это произошло, прежде всего, благодаря уменьшению длины соломины посредством привлечения в скрещивания генов карликового роста (англ. *dwarf genes*), которые содержатся сегодня у большинства современных сортов.

Такие гены могут привести, конечно, кроме укороченного роста в высоту, также и к уменьшению роста корней в

...но в заключении только одна цель: урожай сочетается с качеством

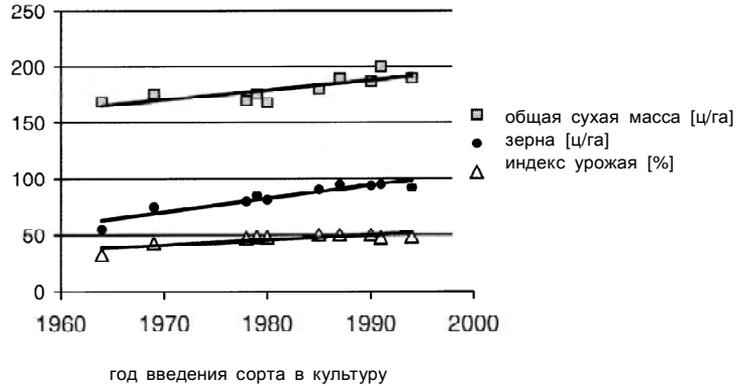
определение:  
выход биомассы

определение:  
индекс урожая

увеличение  
урожая благодаря  
повышению  
общего выхода  
биомассы и  
индекса урожая

повышение  
индекса урожая  
благодаря  
короткостебель-  
ным сортам

**Рис. 3.1.**  
Урожайность [ц/га], а также доля зерна в общем выходе биомассы [%], при сравнительном возделывании сортов пшеницы различного времени создания (по данным Shearman, 2001, переработано)



глубину и сильному поражению болезнями, если для болезни обнаруживается благоприятный микроклимат, и она легко внедряется в листочки на колосе.

Поэтому рост в высоту не должен быть сильно ограниченным и селекционную цель условно можно называть «высокий карлик». Это говорит о том, что, по меньшей мере, для пшеницы и ячменя возможности увеличения урожая создавались посредством повышения индекса урожая.

### Выход энергии

До сих пор мы рассматривали урожайность как выход сухой массы с единицы площади. При этом не учитывался тот факт, что сухая масса может очень сильно различаться по содержанию энергии. Так, в таблице 3.1 представлены три различных культуры: пшеница как представитель крахмалосодержащих зерновых, горох как богатый белком представитель бобовых и рапс как богатое жиром масличное растение.

По выходу биомассы и урожайности зерна пшеница превосходит рапс, а тот, в свою очередь, горох. Как показывают данные таблицы 3.1, тем не менее, интересно, что по выходу белка они очень похожи. Если урожаям об-считывать на убранное количество энергии, вместо сухого вещества, то рапс выглядит лучше, чем при использовании урожая зер-на. Это основано на различном содержании энергии различными

**Табл. 3.1.** Состав зерна и урожайность озимой пшеницы, гороха и рапса озимого (в среднем по ФРГ, 2006)

	Пшеница	Горох	Рапс озимый
Состав зерна [%]			
Углеводы	84	70	28
Белок	13	28	24
Жиры	3	2	48
Урожайность [ц/га]			
Сухой массы	160	75	120
Зерна	80	38	40
Белка	10,4	10,6	9,6
Содержание энергии в зерне [Гигаджоуль/га]	137	71	105

веществами. Белок содержит энергии почти в два раза больше, чем сравнимое количество углеводов, а содержание энергии в жире ещё выше. В 1 центнере рапса содержится энергии столько же, сколько в 1,6 ц пшеницы.

### **Экономический выход урожая**

**Экономический выход урожая** является результатом **урожайности, себестоимости** и существующих **цен на продукцию**. Рост экономического выхода урожая достигается не только повышением урожайности, но и снижением себестоимости, например, экономией трудовых ресурсов, удобрений, или пестицидов, или же повышением закупочных цен, благодаря селекционному вкладу в повышение качества.

определение:  
экономический  
выход урожая

Селекция растений способствует экономии пестицидов, благодаря созданию устойчивых сортов, а также снижает затраты труда путем создания сортов пригодных для механизированного возделывания и уборки.

→ Глава 5

Лучшим примером о значении селекции в снижении себестоимости является, уже упомянутая в главе 1, сахарная свекла.

→ Вставка 1.1

У старых многосемянных сортов из высеянных соплодий проросло несколько проростков, которые необходимо было прореживать вручную, чтобы впоследствии каждому растению было достаточно места. Использование современных односемянных сортов позволило избавиться от этой трудоемкой ручной работы. По урожайности односемянных сорта принципиально не превосходят многосемянные, но по себестоимости продукции значительно. В 50-е годы прошлого века только весной затраты труда на посевах сахарной свеклы составляли 400 человеко/часов/га, по сравнению с современным показателем 50 ч при всем возделывании.

селекция на  
себестоимость

Экономический выход урожая, конечно, не показывает полной «стоимости» культуры. Не принимается во внимание, в частности, воздействие на урожай последующих культур, а бобовые, как показывают данные таблицы 3.1, оказываются в особенно невыгодном положении. Так как рапс является хорошим предшественником, он может повысить урожайность пшеницы на 10% по сравнению с выращиванием в чисто зерновом севообороте.

→ Табл. 3.1.

Не только различные культуры, но также и различные сорта одной и той же культуры могут различаться по своему действию на последующую культуру, например, благо-

даря различному размножению болезней, или благодаря различным соломыстым остаткам после уборки.

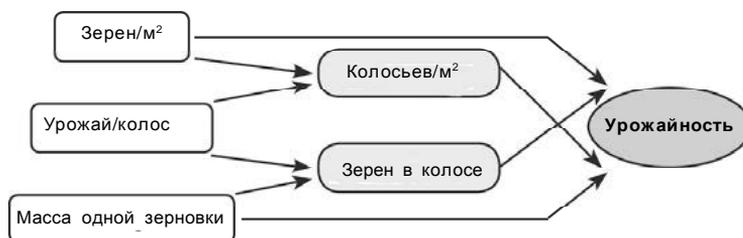
### Урожай и его компоненты

Урожай мысленно можно разложить на различные составные части, которые множественно взаимодействуют. Так, например, у зерновых урожай/м<sup>2</sup> складывается из числа колосьев/м<sup>2</sup>, числа зерен в колосе и массы зерновки. Распределение урожая на составные части возможно почти у всех культур как это видно на рисунке 3.2.

Какое значение для селекционера имеет такое распределение урожая на составные части? Это необходимо, если селекция на такой сложный признак, как урожайность, ведется по отдельным компонентам урожая.

селекция на  
составные части  
урожая

**Рис. 3.2.**  
Схема взаимодействия  
составных  
частей  
урожайностей



Поэтому особенно интересны те компоненты, которые мало зависят от условий окружающей среды и поэтому могут оцениваться уже на отдельных растениях, как например, величина зерновки. Другие компоненты урожая, как, например, число стеблей или стручков на растении, сильно зависят от условий среды и поэтому не пригодны в качестве селекционного критерия. Составные части урожая, конечно, как правило, отрицательно коррелируют друг с другом, так что селекция на составные части урожая автоматически одна не приведет к повышению урожая.

Интересно, но сорта с похожим урожаем могут очень сильно различаться по структуре своего урожая. Это представлено на примере четырех сортов пшеницы в таблице 3.2, которые при примерно похожем урожае, имеют очень различающуюся структуру урожая.

Интересно, но сорта с похожим урожаем могут очень сильно различаться по структуре своего урожая. Это представлено на примере четырех сортов пшеницы в таблице 3.2, которые при примерно похожем урожае, имеют очень различающуюся структуру урожая.

**Табл. 3.2.** Структура урожая различных сортов озимой пшеницы по результатам местных сортоиспытаний, 2006

Сорт	Урожайность [ц/га]	Колосьев/м <sup>2</sup>	Зёрен в колосе	Масса 1000 семян
Batis	88,4	485	37	51,8
Brilliant	90,2	495	43	44,2
Magnus	89,3	574	36	43,7
Schamane	91,1	516	37	49,0

## 3.2. Оценка урожая в полевых испытаниях

Создание урожайных генотипов, как правило, многоступенчатый процесс: в начале селекционного процесса имеется очень обширный исходный материал, который позже после тщательной оценки уменьшается и становится селекционным материалом. Этот метод представлен на рисунке 3.3.

Рисунок очень схематичный и главная задача селекционера расположена внутри, но для конкретных культур и с учетом технических возможностей, оптимальные размеры этой базовой схемы можно развернуть.

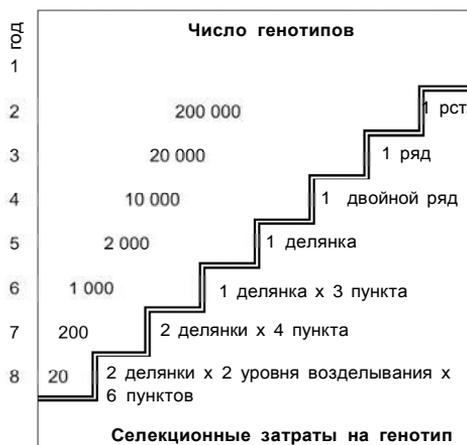
### Ранние поколения: оценка и «взгляд» (интуиция) селекционера

К началу селекционного процесса селекционер должен оценить очень обширный материал, и было бы слишком дорого, если бы весь этот материал убирался и взвешивался. Но также в этом мало смысла из-за того, что на ранних этапах часто оценивают урожай с одного растения, который сильнее зависит от окружающей среды, чем от генотипа. В качестве примера показано распределение урожайности 150 растений Рапса сорта «Jet Neuf» на рисунке 3.4, которые росли на одной и той же делянке в поле. Так как растения генетически были идентичными, можно обнаружить на рисунке изменчивость, за счет условий роста в пределах экспериментального участка. Общая изменчивость на фоне влияния условий среды и отбора наиболее урожайных растений не привели к генетическому улучшению.

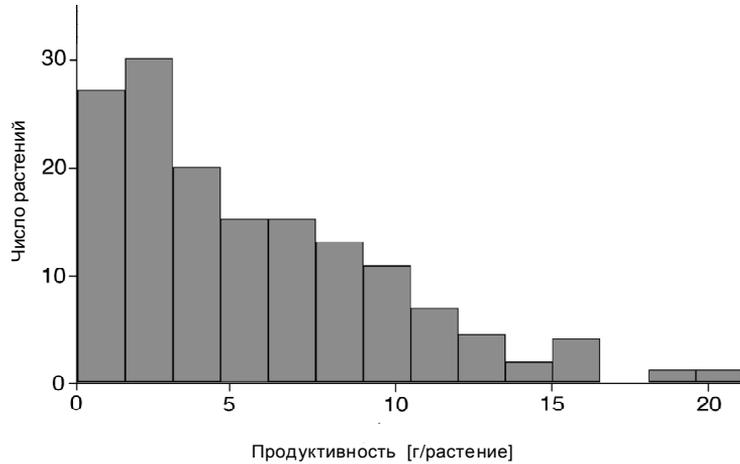
К счастью, генетическая изменчивость самая наибольшая в начальной фазе селекционного процесса. Многие признаки, которые не напрямую связаны с урожаем, могут оцениваться на отдельных растениях или нескольких растениях в ряду, как например, рост в высоту, неполегаяемость, время созревания и поражаемость болезнями. Эти признаки чаще всего не измеряют, а оценивают в баллах (подвергают бонитету). Под бонитировкой селекционер понимает оценку признаков по шкале от 1 до 9, которую можно очень быстро провести на тысячах растениях, или рядах.

многоступенчатая  
селекция

**Рис. 3.3.** Определение результативного выхода, представленного схемой, в селекции растений, на примере селекционного процесса самоопылителей



**Рис. 3.4.**  
Изменчивость  
продуктивности  
отдельных  
растений выше-  
упомянутого  
генотипа Рапса в  
зависимости от  
условий среды



непрямое опреде-  
ление урожая

Также некоторые качественные признаки, как например, содержание белка, могут определяться уже в ранних поколениях в небольших пробах урожая.

→ Рис. 3.3

Однако основная проблема селекции растений остается в том, что только позже в процессе отбора возможен учет урожайности. Как показывает схема на рисунке 3.3, в этой временной точке исключается более 90% генотипов. Хотя урожай и является почти всегда важнейшей целью, большинство решений по отбору происходит перед первой оценкой урожая. И не только по большинству, но и по самым труднейшим решениям. Однако, если данные деляночных опытов позволяют проводить относительно объективный отбор, то при принятии решений на ранних этапах селекции большое значение имеет **чутье (интуиция) селекционера**.

дилемма больших  
чисел

Хотя и на ранних этапах получают объективные наблюдения видимых признаков, таких, как рост в высоту, время цветения, или поражаемость болезнями.

объективные  
наблюдения и  
субъективный  
опыт

Наряду с этими «знаниями данных» селекционеру необходимы «знания опыта». Он знает, как правило, признаки родителей и знает, почему он может скрещивать определенных родителей. И он имеет внутреннюю картину идеального образа растения и посевов. При оценке типа роста растений и при бонитировке колосьев или зерен, опытный селекционер почти всегда предпочитает определенные формы, но часто не может объяснить, почему собственно. Так, у очень успешного селекционера по пшенице в посевах имелась определенная особенность, они при созревании соответствовали его представлению о «гармонической» смерти, хотя трудно сказать, как это влияло на урожай.

### Поздние этапы: деляночные опыты

Если во время начала селекционного процесса возможно только не прямое определение урожая, то на поздних стадиях выращивают, благодаря отбору, значительно меньшее число генотипов, которые убирают и взвешивают. Но определение урожая всё еще не точное, так как влияние окружающей среды на такие результаты опытов может быть очень большим.

Только на очень поздних стадиях селекционного процесса возможно надежное определение урожая. К этому можно добавить и возделывание в нескольких пунктах и часто в нескольких растениеводческих уровнях возделывания. Часто выбирается уровень с «местными» обработками и уровень с осознанно приведенным «стрессом», так как при условиях стресса четко выступает генотипическое различие.

Так, например, легче выявить устойчивые к болезням и неполегаемые сорта зерновых, если применять повышенные дозы азотных удобрений и исключить меры по защите растений.

Определение урожая в деляночных опытах не в последнюю очередь и техническая проблема. Как правило, используют маленькие делянки, от 5 до 20 м<sup>2</sup>, и посев и уборку производят специальными машинами для полевых опытов. Без таких машин, было бы совершенно не возможно проводить оценку урожая в современных объёмах. Машинная уборка сегодня не только дешевле ручной уборки, но и близка к практике.

Так, например, некоторые генотипы картофеля, с учетом формы их клубней, непригодны для машинной уборки, и этот признак не учитывался бы при шадящей ручной уборке, которая чаще всего использовалась при учете картофеля.

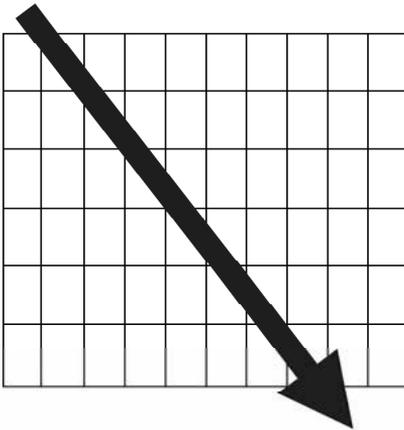
Использование уборочных машин при селекционных опытах имеет, конечно, и свои недостатки: при применении техники все делянки должны убираться одновременно, а это проблематично, если генотипы сильно различаются по их времени созревания. Было бы лучше и ближе к практике убирать каждый генотип тогда, когда он созревает. При одновременной уборке всех генотипов, часто раннеспелые формы оказываются в невыгодном положении, потому что с уборкой необходимо ждать, чтобы созрели поздние генотипы. Но у зерновых бобовых и капустных это может привести у раннеспелых типов к значительным потерям урожая из-за растрескивания бобов и стручков.

прямое определение урожая в нескольких пунктах и уровнях возделывания

близость к практике уборочных опытов

значение времени уборки

### Вставка 3.1. Лось и кролик — источники ошибок в полевых опытах

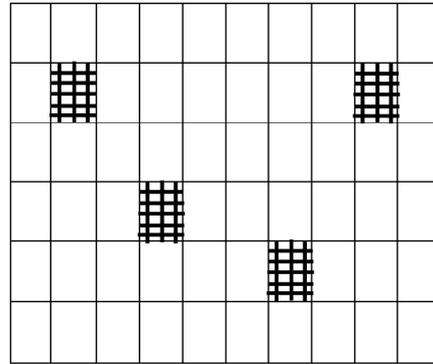


**Рис. 3.5:**

*Проход лося по опытному полю*

**Лось:**

Лоси редко заходят на опытные поля, иногда они спасаются там от охотников. Животное может лечь отдохнуть на поле и потоптать попавшиеся на его пути опытные делянки.



**Рис. 3.6:**

*Поедания кроликами растений на опытном поле*

**Кролик:**

Кролики предпочитают пожирать молодые растения рапса. При этом они избирательны. Они предпочитают генотипы с низким содержанием глюкозинолатов, потому что они слаще на вкус. Поэтому повреждаются только отдельные делянки.

Полевые опыты не являются «наилучшими», имеется всегда неподконтрольное влияние, как например, небольшие почвенные различия, различная глубина заделки семян, не полностью равномерное внесение удобрений и т.д. Это приводит к «ошибке опыта». При этом следует различать разные виды ошибок опыта. Это может объясняться повреждениями дикими зверями и птицами, с этим я встречался во время моей прежней деятельности в Швеции.

Повреждения лосями встречаются иногда на отдельных делянках. Поэтому в полевых исследованиях проверяемые генотипы распределя-

ют случайно (рандомизированно) на полевых делянках. Если этот генотип возделывается в поле с повторностями, то **случайные** ошибки, благодаря пригодной полевой оценке могут переоцениваться в полном объеме и поправляться. Это описывается в рекомендуемой литературе. Вред, который наносят кролики, встречается, напротив, **систематически** у отдельных генотипов. Здесь не помогают ни повторности, ни рандомизированное распределение, или статистика, но только охотница или охотник, или, возможно, забор. Не всегда систематических ошибок можно избежать в полевых опытах.

### Значение ошибки опыта

Полевые опыты закладываются всегда с повторениями и (или) в нескольких точках. Это позволяет статистически обработать результаты и оценить ошибки опыта. Мы не будем детально разбирать здесь теорию статистики, а лишь кратко остановимся на причинах ошибки опыта в полевых исследованиях. При этом следует различать два основных источника ошибок. Некоторые ошибки относятся только к немногим очень определенным генотипам (например, если семена одного сорта ненадлежащим образом сохранились или были плохо протравлены). Такие систематические ошибки приводят к ошибочной оценке соответствующего генотипа и это не должно повторяться ни в коем случае.

систематическая  
ошибка

Другие ошибки, напротив, распределяются случайно, и их может встретить каждый генотип с равной вероятностью. Такие ошибки появляются благодаря небольшим почвенным различиям, техническим неточностям при посеве и удобрениям. О них обычно сообщают, если говорят об ошибке опыта. Слово «ошибка» означает в этой связи не только то, что при проведении опыта была допущена фальшь, но что это может быть ошибкой доверия полученным результатам. В английском языке поэтому говорят также “experimental error”, а не “experimental mistakes”. Ошибка опыта может уменьшаться благодаря тщательным работам, но никогда не может целиком исключаться.

случайная ошибка

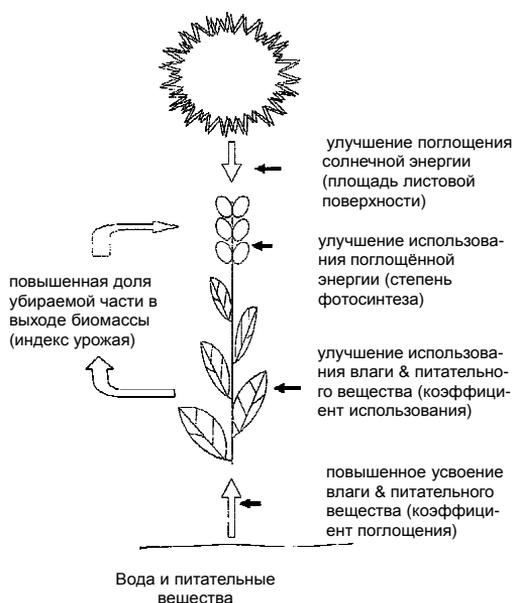
Все результаты опытов могут подвергаться влиянию случайных ошибок, размер которых, благодаря статистической оценке, может недооцениваться. Правильная закладка и оценка опытов, поэтому для опытов, связанных с селекцией растений, чрезвычайно важна. Различия между систематическими и случайными ошибками содержат примеры на вставке 3.1.

→ Вставка 3.1

### 3.3. Селекция растений и физиологические основы урожая

В классической селекции растений селекция на урожайность происходила чисто эмпирически. Селекционер выращивал интересующие его генотипы в поле и определял у них во время уборки продуктивность. Многие селекционеры задают вопрос, почему одни генотипы имеют более высокую продуктивность, чем другие, хотя это и очень интересно, но для работы не важно.

**Рис. 3.7.**  
Селекционные стратегии для повышения урожая.



→ Рис. 3.7

Многие физиологи растений придерживаются этого мнения в качестве «донаучного» и аргументируют, что урожай может целенаправленно и эффективно улучшаться, принимая во внимание физиологию урожайности. В этом отрывке говорится о факторах формирования урожая и поэтому можно обсуждать, как использовать физиологические знания для селекции и почему селекционер этого не делает.

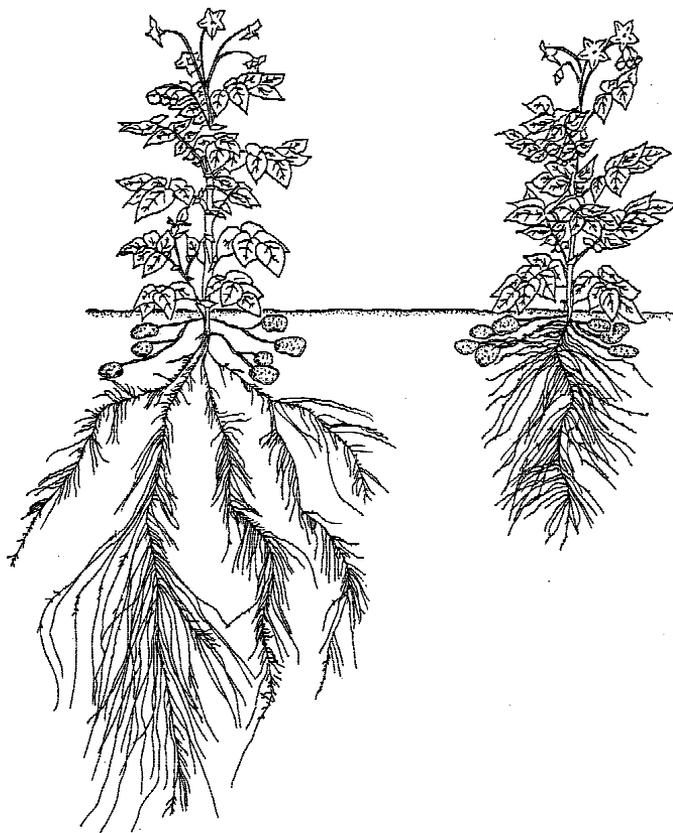
Рост одного растения в основном завязан на двух процессах: усвоения неорганического вещества из окружающей среды и преобразование этого вещества в богатые энергией органические связи. Соответственно этому эти решающие процессы являются с одной стороны усвоением воды и питательных веществ, а с другой стороны фотосинтезом. Эти процессы, формиру-

ющие урожай, схематично представлены на рисунке 3.7, и там же даны важнейшие селекционные мероприятия.

### Усвоение воды и питательных веществ

Вода и питательные вещества поступают из почвы через корневую систему; поэтому производительная корневая система имеет решающее значение. Кроме этого практическая селекция обращает внимание на подземные части растения, корнеплоды и клубнеплоды, которые представляют собой урожайную часть растения. Селекционер, конечно, осознает значение корневой системы, но технически это слишком расточительно, учитывать признаки корневой системы в полевых условиях у большого числа генотипов. Эта ситуация очень не удовлетворительная, потому что генетически обусловленное различие в росте корней может быть очень впечатляющим (рис. 3.8).

Большие генотипические различия в реакции на питательные вещества известны достаточно давно. Как показывает рисунок 3.9, две линии кукурузы в вегетационных опытах по-разному реагировали на недостаток фосфора. Такие различия в **эффективности питания** наблюдались более 50



**Рис. 3.8.**  
 Два сорта  
 картофеля,  
 с различной  
 корневой систе-  
 мой (Sattelmacher  
 et al. 1990)

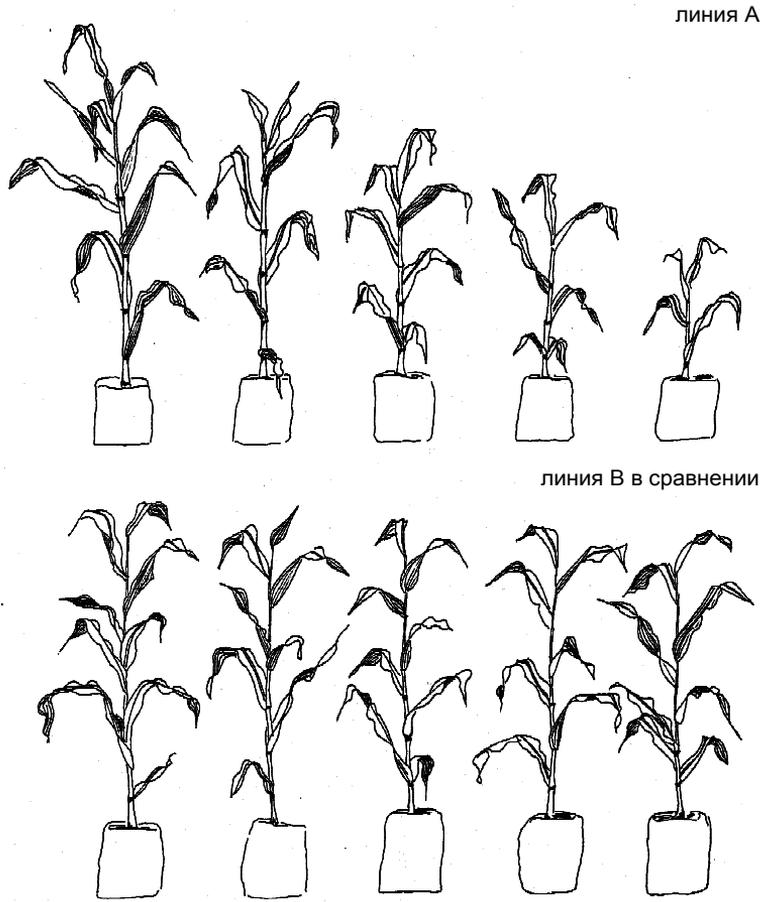
лет тому назад, но сейчас вновь обсуждаются с учетом экологических и экономических точек зрения. Понятие «эффективность питания» используется в литературе, к сожалению, в различном смысле.

Я называю генотип эффективно использующим питание только тогда, когда он при недостатке питания приносит урожай выше среднего уровня.

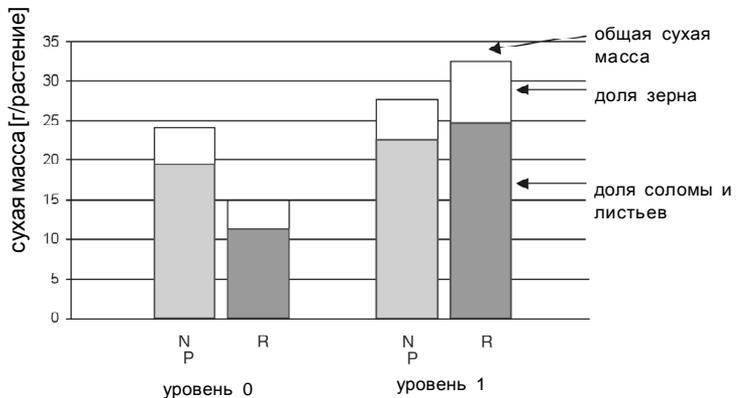
Генотипы с повышенной эффективностью питания при оптимальных условиях питания не являются обязательно урожайными. Это показано в модельном эксперименте с малокорневыми мутантами кукурузы, которые имеют сильно уменьшенную корневую систему. В вегетационном опыте с недостатком фосфора эти мутанты показали четко уменьшенный рост по отношению к нормальным формам (рис. 3.10). При оптимальном обеспечении фосфором, напротив, нормальные формы, эффективно поглощающие фосфор, превосходят мутантов. Это можно объяснить тем, что очень хорошая корневая система имеет большое значе-

определение:  
 эффективность  
 питания

**Рис. 3.9.**  
Рост двух линий кукурузы при обеспечении фосфора (в 50, 20, 5 и 1%) и нормальном (100%) обеспечении (Smith 1934)



**Рис. 3.10.**  
Влияние уровня фосфора на общую сухую массу, долю зерна, а также солому и листья у нормальных (N) и малокорневых (R) линий кукурузы. Уровень фосфора (P) 0 — недостаток; уровень фосфора (P) 1 — 200% расчётной потребности (из Sattelmacher et al. 1994, переработано)



ние и при недостатке фосфора; при оптимальном же обеспечении, напротив, представлен бурный рост, для которого потребление многих ассимилятов уже излишее.

Однако очень часто урожаи при высоком и низком обеспечении питанием тесно коррелируют друг с другом. Эффективность азотного питания Рапса подробно обсуждается во вставке 3.2.

значение корневой системы

→ Вставка 3.2

### **Вставка 3.2. Селекционное улучшение эффективности азотного питания (на примере рапса)**

#### **Проблема**

Рапс имеет высокую потребность в азоте и на практике обеспечивается высокими дозами минеральных удобрений. Вместе с урожаем с полей изымается определенное количество азота, как правило, менее значительное, чем вносилось с удобрениями, поэтому баланс азота также отрицательный. Это представлено в таблице 3.3. Данные показатели зависят, конечно, от места и от уровня урожайности. В целом, при сравнении рапса с пшеницей, часто отмечается избыток азота, который при промывном режиме может поступать в грунтовые воды. Расчет удобрения ограничивает избыток азота на предприятиях, в среднем, дозой 60 кг/га. Это не всегда достигается при возделывании рапса. Поэтому, чтобы добиться уменьшения внесения азота под рапс, необходимо создавать подходящие сорта.

#### **Эффективны ли старые сорта?**

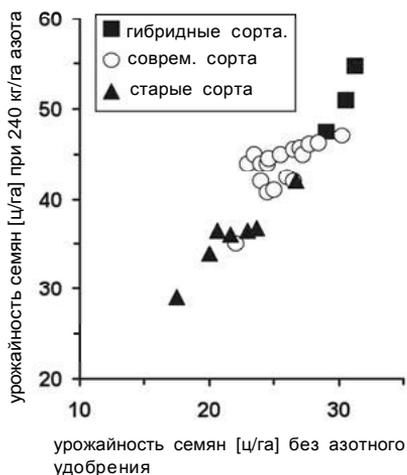
Некоторые полагают, что старые сорта более приспособлены к недостатку азота, чем современные сорта, которые во время селекционного процесса создавались при повышенных дозах азота. Сравнительные исследования старых и современных сортов в семи пунктах (рис. 3.11) показали, что новые сорта даже без азотных удобрений значительно превосходят старые сорта по урожаю семян. Независимо от уровня внесения азотных удобрений в этих исследованиях, новейшие гибридные сорта были всегда самые урожайные.

#### **Имеется ли генетическая изменчивость?**

Если старые сорта неэффективно используют азот, то встает вопрос, имеется ли при селекции новых сортов генетическая изменчивость, которую можно целевым образом использовать в селекционном процессе. Оценка урожая различных дигаплоидных линий (ДГ-линий, → Глава 12) от одной комбинации в семи точках, показала большую изменчивость (рис. 13.12), хотя оба родителя данной

**Табл. 3.3. Примеры азотного баланса у рапса озимого и пшеницы озимой [кгN/га]**

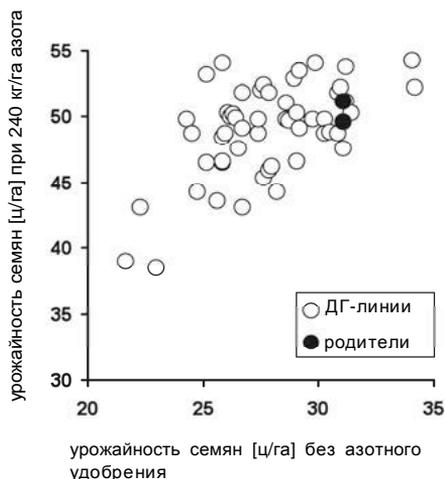
	<b>Рапс</b>	<b>Пшеница</b>
Удобрение	200	200
Усвоение азота	300	250
Вынос азота	130	180
Азот в урожайных остатках	170	70
Баланс азота (вынос-удобрение)	-70	-20



**Рис. 3.11.**

Сравнение старых и новых сортов Рапса при различном азотном питании (по Kessel et al. 1999).

комбинации проявили себя сходным образом. Но имелись некоторые линии, которые показывали высокие урожаи, как при высоком, так и при низком обеспечении азотом, однако большинство линий, у которых высокая урожайность была получена при высоких дозах азотного удобре-



**Рис. 3.12.**

Урожайность при низком, или высоком азотном питании, у одной расщепляющейся популяции Озимого рапса (по Nykako et al. 2003).

ния, при недостатке азота обеспечили низкую продуктивность. Селекция сортов эффективно использующих азот требует при оценке на урожайность фона с низким обеспечением азотом.

Эффективность питания состоит из двух частей:

- **эффективность усвоения**, способность при недостатке питания извлекать из почвы максимально большое количество питательного вещества, и
- **эффективность использования**, способность получать высокий урожай зерна на грамм поглощенного питательного вещества. Высокая эффективность использования основана на том, что собранный урожай имеет пониженное содержание питательного вещества. Во многих случаях это, однако, нежелательно, так как может означать пониженное качество. Поэтому высокая эффективность использования должна основываться, прежде всего, на усиленном перемещении питательных веществ из вегетативных частей растения в урожайные органы. Это приводит к высокому **индексу питательных веществ в урожае** (англ. *nutrient*

*harvest index*), который означает, какая доля количества питательного вещества общей надземной сухой массы содержится в урожайных органах. Генетическая изменчивость индекса питательных веществ в урожае является большой, прежде всего, при очень хорошем обеспечении питательными веществами. При недостатке питательного вещества, напротив, генетические различия в эффективности усвоения имеют решающее значение.

Особенность в связи с поглощением питательных веществ — это способность бобовых с помощью симбиотических бактерий поглощать азот из воздуха. Способность к поглощению азота симбиотическими бактериями выражена у различных генотипов по-разному и поэтому может повышаться селекционным путем.

фиксация азота  
из воздуха

Кроме того обсуждаются возможности у растений из других семейств (не бобовых), как например, у зерновых создавать сорта, которым не требуется много азотных удобрений. Вообще теоретически есть два пути это сделать. Один путь — поиск генотипов, способных вступать в симбиоз с азотфиксирующими бактериями. Второй путь — перенос необходимой генетической информации от бактерии в растение. Конечно, биологическая фиксация азота — очень сложный процесс, который управляется многими генами.

Сорта зерновых, способные связывать азот из воздуха, были бы интересны для развивающихся стран, в которых большинство крестьян не могут покупать минеральные удобрения. Для индустриальных стран эта концепция, напротив, менее убедительна. С одной стороны о Бобовых известно, что после уборки происходит значительное вымывание нитратов в грунтовые воды. С другой стороны преобразование воздушного азота в усвояемый растениями — процесс, связанный с затратами энергии. Потребность в энергии для фиксации биологического  $N_2$  такая же, что и для промышленного изготовления минеральных азотных удобрений, и Бобовые используют на это до 15% своего фотосинтеза. Если ассимиляция является фактором ограничивающим урожай, то биологическая фиксация азота поэтому должна четко окупать потери урожая.

### **Фотосинтез**

Фотосинтез является главным процессом для обеспечения энергией всех растений. При использовании солнечной энергии двуокись углерода и вода преобразуются в богатые энергией органические связи. Одновременно рас-

тению самому требуется для роста энергия; ее растение получает при дыхании, биологическом окислении богатых энергией связей. Наконец у большинства растений имеется «световое дыхание», при котором сокращаются богатые энергией органические связи. Для производства биомассы решающим является **чистый фотосинтез**, который является результатом продуктивности фотосинтеза за минусом расхода на дыхание и потерь на световое дыхание.

Эффективность фотосинтеза состоит, как и эффективность питания из двух частей: **усвоения света и использования света**.

усвоение света

Усвоение света определяется тремя факторами: площадью листьев, продолжительностью жизни листьев и расположением листьев. Площадь листьев, отнесенная к площади поверхности почвы, называется индексом листовой поверхности (ИЛП). ИЛП сильно зависит от условий окружающей среды, но также имеются генотипические различия. Для усвоения света благоприятным фактором является не только большая поверхность листьев, но и продолжительность жизни листьев, которая может уменьшаться из-за болезней.

индекс листовой  
поверхности

продолжитель-  
ность сохранения  
площади листьев:  
“stay green”

Но также имеются генотипы с большой продолжительностью сохранения площади листьев, у которых замедляется старение листьев (типы “stay green”).

расположение  
листьев

Расположение листьев очень важно для улавливания солнечного света. У зерновых оно является благоприятным, если верхние листья расположены вертикально, поэтому достаточно света может проникать к глубоко расположенным листьям посевов. Листья с широко развесистыми листьями оказывают сильное затенение, однако их преимущество может заключаться в том, что затенение испытывают и сорняки.

использование  
света

Эффективность использования света определяется **скоростью фотосинтеза**, которая является продуктивностью фотосинтеза на единицу поверхности листьев. Для скорости фотосинтеза существует большая изменчивость, как между различными видами, так и внутри вида, прежде всего, при очень высокой интенсивности света. В обычных посевах в Центральной Европе при данных интенсивностях света, напротив, изменчивость по скорости фотосинтеза незначительная.

Осмысливая биологическую эволюцию нужно сдержанно обсуждать возможность повышения скорости фотосинтеза. Зеленые растения существуют более одного миллиар-

да лет, и фотосинтез из-за своего центрального значения постоянно испытывал давление сильного природного отбора. Вероятнее всего он оптимизировал процесс, и благодаря селекции улучшать фотосинтез можно с большим трудом. Такие рассуждения исходят из того, что многие признаки удалось надежно улучшить, но они мало связаны с естественными условиями. Для примера расположение листьев — ассимилирующая верхняя поверхность у монокультур с высокой густотой стояния совсем другая, чем у дикорастущих одиночных растений.

Изучение фотосинтеза не должно быть слишком изолированным. Хотя фотосинтез и является первичным **источником энергии** (“**Source**”) растений, но образно говоря, этот источник бьется столько, сколько энергии может попадать в другие части растения (“**Sink**”), где она потребляется или накапливается.

Урожай поэтому не всегда ограничивается фотосинтезом, но при определенных условиях также и недостатком накопителя. Прекрасным примером для взаимодействия между источником и накопителем является картофель. У картофеля в листьях, которые являются источником, производятся ассимиляты, которые затем попадают в накопитель-клубни, где сохраняются. Но имеются тропические сорта, которые при господствующей в Европе долготе дня не образуют клубней. Такие сорта показывают из-за отсутствия накопления лишь скромный чистый фотосинтез. Кроме того, по отношению к европейским сортам картофеля возникает вопрос, ограничивается ли урожай в процессе фотосинтеза, или же были созданы недостаточные для накопления клубни. Это различие звучит, возможно, как софистика, но имеет решающее значение для вопроса о том, ведет ли селекция действительно к улучшению способности фотосинтеза и далее к увеличению урожая.

Интересно, что существует два различных биохимических способа фотосинтеза. Одни растения имеют, так называемый «С3-способ» фотосинтеза, при котором в цикле Кельвина в качестве первичного продукта образуется фосfogлицериновая кислота с 3 атомами углерода. Другие, «С4-растения» имеют альтернативный путь фотосинтеза, при котором в качестве первичного продукта образуется щавелевоуксусная кислота с 4 атомами углерода.

Различие между С3- и С4-растениями показывает возможность экологической адаптации. Несколько упрощенное использование световой энергии С3-растениями более

Source — источник, или Sink — накопитель, что ограничивает урожай?

С3- и С4-растения

эффективно, и, следовательно, они адаптированы к умеренным широтам, где обычно световая энергия ограничена фотосинтетическим потенциалом. С4-растения, напротив, используют  $\text{CO}_2$  и воду эффективнее и поэтому им лучше подходят тропические регионы, где свет и тепло имеются в избытке. Важнейшими тропическими культурами с С4-фотосинтезом являются кукуруза, просо и сахарный тростник. Все другие важнейшие культуры, напротив, являются С3-растениями, также распространенными в тропиках, как пшеница, рис, или соя.

селекция С4-риса  
и С3-кукурузы?

В этой связи возникает вопрос, не должны ли путем селекции преобразовываться в С4-растения, выращиваемые в тропиках культуры, и как, например, кукуруза, выращиваемая, в Центральной Европе, в С3-растения. С3- и С4-растения хотя различаются принципиально как по своей физиологии, так и по анатомии листа, но это различие по-видимому, контролируется генетически относительно легко, потому что, у близкородственных видов могут быть оба типа.

#### **Физиологические признаки как селекционные критерии**

Как мы видели, формирование урожая — сложный процесс, и для всех отдельных этапов существует более или менее большая генетическая изменчивость. Из этого факта вытекают сейчас интересующие физиологов и селекционеров совершенно противоположные выводы. Физиологи растений придают значение большему использованию причин генотипических различий по урожаю, тогда как селекционеры растений теснее рассматривают само растение, как “black box” — темная комната (или собственно как “green box” — зеленая комната), в котором протекает очень много сложных процессов, которые нельзя изучать поотдельности. Это позволяет рассматривать две различные стратегии для селекции урожайных генотипов:

Две основополагающих стратегии

- **«аналитическая стратегия»**, при которой формирование урожая рассматривается состоящим из отдельных биологических процессов, которые сегодня хорошо известны, должны анализироваться, и какой фактор ограничивает образование урожая; эти лимитирующие факторы затем улучшаются селекционными способами.

- **стратегия “green box”**, при которой урожай является результатом очень сложных взаимодействий многочислен-

ных биологических процессов, а растение для краткости рассматривается как «зеленая комната», и урожай определяется в точном соблюдении полевого опыта. При этом остается довериться растению, чтобы найти физиологический путь для увеличения урожая.

Практическая селекция растений решала в пользу стратегии “green box”; за редким исключением не оставляя без внимания соображения о физиологической основе урожая для селекции растений. Это вопрос взглядов, верен ли этот прогноз; для каждого ли случая был он успешен.

Благоприятными для обсуждения являются возможности использования физиологического исследования при выборе родителей. Если скрещивают два генотипа с высоким урожаем, то в потомстве надеются найти генотипы с повышенным генетическим потенциалом урожайности.

Но это возможно только тогда, когда высокая урожайная способность обоих родителей основана на различных генах, которые комбинируются при скрещивании. Чтобы найти такие комбинации, существует осмысленная стратегия, подбирать два генотипа с подобным уровнем урожайности, при котором урожай формируется физиологическим путем, возможно различающимся образом, или по другому говоря, при котором существуют различные шаги по обмену веществ, и потому также различные гены, ограничивающие урожай. Я не знаю ни одной селекционной программы, для которой родители подбирались бы таким образом.

Представление об одном факторе, лимитирующем урожай, слишком простое, как уже обсуждалось выше в обмене между источником и накопителем. Вместо отдельного признака наблюдаемого изолированно, проектировалась модель общего типа растения, в котором собирались все физиологические знания. Такую модель называют **идеотип**. К признакам, которые определены у идеотипа, относятся, например, рост в высоту, кущение или ветвление, структура урожая или расположение листьев. Идеотип одного растения зависит не только от вида (культуры), но и от условий возделывания, и цели — для экологического возделывания или для традиционного возделывания. На практике, концепция идеотипа почти никогда по настоящему не применяется, но большинство селекционеров держат в своих головах свой собственный идеотип.

физиология  
урожайности и  
выбор родителей

**Выводы:**

1. Повышение урожая благодаря селекции может достигаться различными путями: посредством увеличения производства общей биомассы одного растения; посредством повышения индекса урожая, а также доли урожайной части растения в биомассе; через увеличение экономического урожая посредством снижения производственных затрат, в которых, например, селекционируются устойчивые к болезням сорта, при возделывании которых экономятся средства защиты растений.
2. Определение урожая — многоступенчатый процесс. Так как, урожай отдельных растений сильно зависит от условий окружающей среды, к началу селекционного процесса оцениваются другие признаки, которые служат в качестве непрямого индекса для урожая. Только на более поздних этапах селекционного процесса урожай уже отобранного материала, определяется в точных полевых опытах.
3. Основопологающим процессом роста растений являются усвоение воды и питательных веществ и фотосинтез. Для всех отдельных процессов, причастных к образованию урожая, обнаруживается генетическая изменчивость. Конечно, создание физиологически важных свойств затратно, поэтому их можно применять при выборе родителей, для проверки урожая большого материала, кроме как в полевых опытах, альтернативы нет.

**Вопросы:**

1. Что понимают под индексом урожая (англ. *harvest index*) у зерновых?
  - соотношение урожая зерна к урожаю соломы;
  - соотношение урожая зерна к общему надземному урожаю биомассы;
  - соотношение надземной биомассы к биомассе корней.
2. В каком порядке расположен индекс урожая у рапса озимого, пшеницы озимой и кукурузы на силос?
3. Что понимают под индексом питательных веществ в урожае?
4. Почему урожай зерна рапса и пшеницы относительно убранных количества энергии нельзя сравнивать напрямую?
5. Назовите, пожалуйста, примеры признаков, которые у пшеницы имеет смысл оценивать в первых поколениях селекционного процесса.

6. Почему опыты по изучению урожая в делянках закладываются всегда в нескольких повторностях и/или нескольких пунктах?
7. Что понимают под «систематической» ошибкой опыта? Назовите, пожалуйста, пример.
8. Что понимают под эффективностью использования азота?
  - урожай зерна на единицу усвоенного азота;
  - урожай белка на единицу усвоенного азота;
  - содержание белка на единицу сухой массы зерна;
  - урожай биомассы на единицу усвоенного азота;
  - урожай зерна на единицу азота удобрений.
9. Почему расположение листьев у Зерновых может иметь влияние на урожай?
10. Что понимают у картофеля под «источником» и «накопителем»? Что является более важным для образования урожая? (ссылка: на некоторые вопросы нет простых ответов.).

**Рекомендуемая литература:**

Thomas (2006) как введение в опытно-полевое дело;  
Wallace и Yan (1998) о физиологических основах урожая и селекции растений.

Thomas E. 2006. Feldversuchswesen. Stuttgart: Ulmer.

Wallace D.H., Yan W. 1998. Plant Breeding and Whole-System Crop Physiology. Oxon: CAB International.

*«Проверяйте всё  
и лучшее  
оставляйте»*

Иоганн Вольфганг  
фон Гёте,  
немецкий поэт  
(1749–1832)

## **4. Качество**

### **4.1. Требования к качеству растительной продукции**

### **4.2. Три примера: рапс, пшеница, картофель**

### **4.3. Возможности и границы селекции на качество**

Требования к качеству растений очень сильно зависят от использования растительных продуктов, которое может простирается от еды для человека и животных и до технического потребления. Кроме этого понятие «качество» охватывает различные культуры с полностью отличающимися свойствами, и поэтому очень трудно написать что-то общее о «селекции на качество». Я буду представлять поэтому селекционные возможности влияния на качество на примере трех выбранных культур: рапса, пшеницы и картофеля. В заключение нужно вывести из этих примеров верные обобщения.

### **4.1. Требования к качеству растительной продукции**

Растения использовались человеком уже тысячелетия, прежде всего в трех отраслях: для человеческого питания, в качестве корма животных и сырья. Требования к качеству растительной продукции сильно зависят от направления использования и подвержены сильному изменению в течение времени. В последнее время обозначился растущий интерес к воздействию растений на здоровье, который описывается под лозунгом «функциональная пища».

#### **Растения для питания человека**

В настоящее время следует полагать, что для человеческого питания качество как селекционная цель должно сто-

ять на переднем плане. У многих зерновых культур имеются мутанты, протеин которых содержит очень высокую долю важных аминокислот: лизина, метионина или проламина. Но сегодня используется больше сортов, созданных селекционным путем. В индустриальных странах ценность зерновых определяют после переработки.

переработка  
важнее, чем  
сортовые  
признаки

Так, например, у пшеницы полнозерновой продукт имеет очень много белка и повышенное содержание витамина, чем хлеб из белой муки тонкого помола; это различие много больше, чем существующая генетическая изменчивость для этого признака. Перед качеством сегодня на переднем плане стоит другая цель, которая больше связана с переработкой, чем с собственно качеством продукта, пригодного напрямую в пищу, такая как хлебопекарное качество у пшеницы, жаростойкость рапсового масла, или кулинарные свойства у картофеля (развариваемость). На этих примерах мы позже еще остановимся.

В селекционных программах стран третьего мира, напротив, качество растительного продукта питания для человеческого питания является высоким показателем работы. В этих странах, в отличие от Европы, потребность в белке покрывается почти исключительно из растительных продуктов. Там, где пшеница, ячмень, кукуруза или картофель служат основными продуктами питания, высокое содержание и качество белка являются первоочередными целями.

дополнительно  
желаемые  
вещества

### **Растения на корм животных**

Качество играет центральную роль у растений, которых поедают животные, или же они кормятся ими, это, прежде всего, кормовые злаковые травы, кормовые бобовые и кукуруза на силос. В этом случае перевариваемость имеет большое значение, которое, конечно, зависит не только от генотипа, но также от системы возделывания и времени уборки. Зерновки (как плоды) перерабатываются и сегодня преобладают в комбикормовой промышленности. В этом случае используется очень большое количество добавок, чтобы содействовать усвояемости, например, витамины, аминокислоты и ферменты. Часто проще производить синтетическим путем определенные желательные аминокислоты и добавлять их в корм, чем генетически модифицировать аминокислотный состав.

В противоположном случае, когда растительные продукты содержат ингредиенты нежелательных веществ, которые

вливают на потребление пищи или оказывают тормозящий эффект на рост, весьма дорогостоящим мероприятием является устранение таких веществ промышленным способом.

удаление нежела-  
тельных веществ

образец, в  
качестве примера  
— рапс

Тем самым у некоторых растений использование в кормлении животных ограничивается, и требованием к селекционному качеству является то, чтобы снизить или полностью удалить селекционным путем содержание нежелательных ингредиентов. Лучшим примером является рапс, к которому мы вернемся в следующем разделе.

### Растения как возобновляемые источники

С начала ведения сельского хозяйства растения используются не только в качестве еды, но и как источник энергии и сырья. О селекции энергетических растений уже говорилось.

→ Глава 1.4:  
энергетические  
растения

С селекционной точки зрения энергетическое использование растений часто не является реальной проблемой, так как соответствующие требования к качеству обычно не очень конкретны. Использование растений в качестве сырья, напротив, требует очень специфических признаков. Также использование растений очень традиционно; прядильные растения конопля и хлопчатник относятся к старейшим культурным растениям человечества. Традиционное использование растений в качестве сырья сегодня значительно расширено с учетом новых технологий. Таблица 4.1 дает взгляд на некоторые области применения.

Разнообразие возможностей применения сильно зависит от того, что является важнейшим веществом, накапливаю-

Цель	Сырьё	Виды растений	Примеры
Получение энергии	Растительные масла Алкоголь Древесина/ целлюлоза	Масличные растения Крахмало/ сахароносные растения Деревья/травы	Рапс Сахарный тростник Тополь/ кукуруза
Химия масел/красок	Растительные масла	Масличные растения	Лён масличный
Композитные вещества	Растительные волокна	Прядильные растения	Конопля, крапива
Бумага	Древесина/ целлюлоза	Деревья/травы	Папирус
Упаковочный материал	Растительные волокна Крахмал	Прядильные растения Крахмалоносные растения	Конопля Пшеница, картофель
Одежда	Растительные волокна	Прядильные растения	Конопля, лён долгунец

щимся в растении. Крахмал, или масло, в своем химическом составе генетически очень сильно могут различаться. **Крахмал** состоит из обеих форм, **амилазы** и **амилопектина**, которые с технической точки зрения имеют различные свойства. Как показывают данные таблицы 4.2, химический состав крахмала имеет различия не только между культурами, но и внутри культуры. Перечисленные в таблице изменения происходят спонтанно, за исключением трансгенного амилопектина в картофеле, который будет рассмотрен более подробно в главе 13.

У **масличных растений** имеется ещё большая генетическая изменчивость по химическому составу, чем у крахмалоносов.

Это имеет значение как для пищевой промышленности, так и для использования в качестве сырья. Растительные масла с различным составом жирных кислот могут использоваться в промышленности по переработке масла для обширной отрасли по изготовлению моющих веществ, косметики или текстиля (табл. 4.3). Для такого использования растительные масла имеют больше преимуществ перед минеральными маслами, и поэтому применение растительных масел в качестве ценного сырья экономически и экологически целесообразнее, чем в качестве энергетического источника. Об использовании масел мы вновь будем говорить в связи с рапсом.

### Растения как функциональная пища

Под “functional food” (русский перевод «функциональная пища») понимают продукты питания, содержание которых изменено таким образом, что по отношению к традиционному составу в них преобладает более здоровая для человека часть. У продуктов, которые сегодня продаются, как правило, более здоровые для человека вещества добавляются в пищу при переработке.

Табл. 4.2. Содержание амилазы в крахмале у различных культур

Культура	Амилаза [% TS]
Пшеница	20–26
Кукуруза	25–28
Крахмалистая кукуруза	60–85
Восковидная кукуруза	0
Гладкосемянный, луцильный горох	30–45
Горох мозговой	50–85
Картофель	20–28
Амилопектиновый картофель	0–5

→ Глава 13  
Амилопектиновый  
картофель  
«Амфлора»

Табл. 4.3. Некоторые области применения растительного масла в качестве сырья (по FNR, изменено)

Область применения	Примеры
Смазочные вещества	Трансмиссионное масло, масло для пильных цепей, моторное масло, стрелочное масло
Косметика	Масла для купания, молочко против загара, крем для бритья, макияж
Чистящие вещества	Моющие средства, стиральные вещества, эмульгаторы
Биопластик	Полиамиды, полиуретаны
Строительные вещества	Линолеум, лаки, смолы, клеящие вещества

«Золотой рис»  
→ Глава 13

Известнейшим примером является маргарин с добавкой фитостерола, которому приписывается действие, снижающее уровень холестерина. Альтернативой этому является создание растений с высоким содержанием фитостерола в масле. Так как большинство этих добавленных признаков является трансгенными, то подробнее они будут описаны в главе 13.

Но упоминаем об этом здесь, потому что функциональная пища рассматривается многими медицинскими работниками со смешанным чувством, так как едва ли возможна точная дозировка, и слишком много веществ, необходимых для здоровья человека, безусловно не всегда хороши для здоровья.

## 4.2. Три примера: рапс, пшеница, картофель

### Рапс

Если необходимо особенно наглядно представить возможности селекционного улучшения качества растений, то в качестве образцового примера напрашивается рапс. Ни у одного культурного растения качественные признаки не были так значительно изменены за такое короткое время. Непосредственным следствием этого является шестикратное увеличение площадей под рапсом в Европе за период с 1975 по 2007 г. Во многих странах Европы и Северной Америки рапс распространился от неизвестного или малозначительного растения в главную культуру, которая сильно изменила сельское хозяйство.

Важнейшей основой возделывания рапса на семена является высокое содержание масла в семенах и также высокое содержание в них белка, который после отжима масла, остается в рапсовом шроте (жмыхе) и является высококачественным кормом.

→ Табл. 3.1

До начала 70-х годов прошлого века ценность рапса была ограничена, поскольку качество масла и соответственно шрота из прежних сортов рапса были значительно хуже, чем из других растений, содержащих белок и масло. Рапс смог получить сегодняшнее значение после полноценного селекционного изменения качества масла и шрота.

Различные масличные растения сильно различаются по химическому составу своих масел (табл. 4.4). Жирные кислоты могут иметь цепи различной длины с атомами углерода (C), при этом важнейшие жирные кислоты содержат 18 фит. Главной жирной кислотой у льна является линолено-

**Табл. 4.4. Состав жирных кислот <sup>a</sup> [% масла] у важнейших масличных культур, или различные качества масла у рапса (главные жирные кислоты выделены жирно и подчеркнуты)**

Культура	Насыщ. жирные кислоты <sup>b</sup>	Масляная кислота С 18 : 1	Линолевая кислота С 18 : 2	Линоленовая кислота С 18 : 3	Эруковая кислота <sup>c</sup> С 22 : 1
Подсолнечник	11	16	<u>72</u>	1	-
Соя	19	24	<u>49</u>	8	-
Лён	10	18	14	<u>58</u>	-
Рапс: содержащий эруковую кислоту	12	11	14	8	<u>55</u>
без эруковой кислоты	8	<u>60</u>	20	10	< 2
HOLLi <sup>d</sup>	5	<u>78</u>	12	3	< 2

<sup>a</sup> первое число показывает число атомов углерода, второе число, количество двойных связей  
<sup>b</sup> сумма пальмитиновой кислоты (С16 : 0) и стеариновой кислоты (С18 : 0)  
<sup>c</sup> включая кислоту (С20 : 1)  
<sup>d</sup> высокомасляная кислота, низко линоленовая кислота; объяснения смотри в тексте

вая кислота, а у сои и подсолнечника — линолевая кислота. Характерным признаком для рапса было первоначально высокое содержание **эруковой кислоты**, которая не встречается в других масличных культурах. Уже в 40-х годах прошлого века было отмечено, что у крыс после скармливания рапсового масла наблюдались повреждения сердечной мышцы и другие нарушения здоровья. К этому приводило высокое содержание эруковой кислоты, поэтому рапсовое масло рассматривалось как непригодное для человеческого питания.

Эруковая кислота — жирная кислота с длинной цепью, которая синтезируется на начальном этапе из масляной кислоты (рис. 4.1). Имеются мутанты, у которых первый шаг синтеза эруковой кислоты (22 С атома) блокируется; эти мутанты содержат вместо нее в масле семян масляную кислоту, прежде всего. После скрещивания с такими мутантами, которое произошло в начале 70-х годов прошлого века, на рынке появились первые сорта рапса с полностью измененным составом жирных кислот, и сегодня возделываются сорта, совсем свободные от эруковой кислоты и пригодные в пищу.

Масла, кроме длины цепи, различаются также по количеству двойных связей. Жирные кислоты без «двойных связей» являются насыщенными, а с двойными связями — «ненасыщенными». Чаще всего насыщенными жирными кис-

насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты

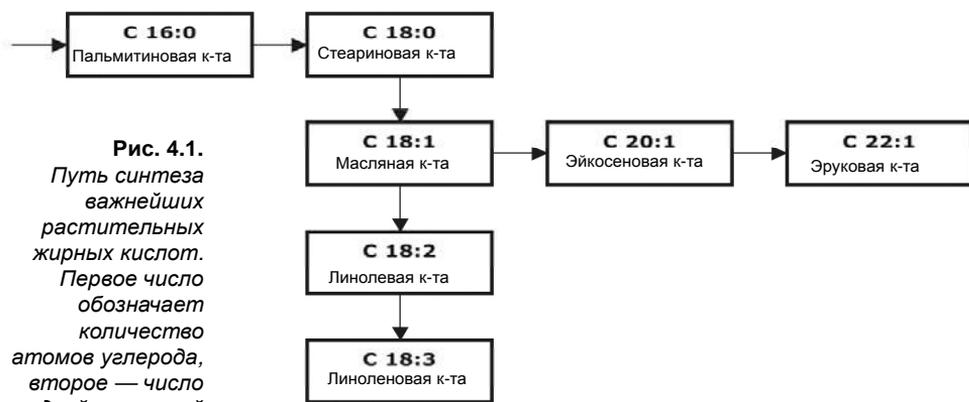
рапсовое масло особенно полезно

лотами являются пальмитиновая и стеариновая кислоты (рис. 4.1).

Насыщенные жирные кислоты считаются менее полезными, а так как рапс без эруковой кислоты содержит меньше насыщенных жирных кислот, чем все другие растительные масла, то рапсовое масло особенно полезно для человеческого питания.

Хотя первые сорта, свободные от эруковой кислоты, и имели высокое качество масла, но рапсовый шрот не использовали в качестве корма. Он содержал **глюкозинолаты**, которые после поедания образовывали токсические продукты распада и приводили к плохому поеданию корма и нарушениям здоровья животных. Поэтому второй целью селекции на качество у рапса был поиск генотипов, свободных от глюкозинолатов; и эта цель почти достигнута. При исследовании многих сотен генотипов был найден один польский сорт с очень низким содержанием глюкозинолатов, что позволило перенести этот признак в селекционный материал. Конечно, содержание глюкозинолатов управляется большим числом генов, и поэтому неизвестны генотипы, которые полностью свободны от глюкозинолатов. Сегодня возделываются так называемые **двунулевые сорта**, которые практически свободны от эруковой кислоты и имеют только около десятой части от прежнего количества глюкозинолатов.

Если освобождение от эруковой кислоты и уменьшение содержания глюкозинолатов, в качестве непосредственно селекционной цели, стали очевидны, то значение других качественных признаков при селекции рапса оценивается



**Рис. 4.1.**  
Путь синтеза важнейших растительных жирных кислот. Первое число обозначает количество атомов углерода, второе — число двойных связей

по-разному. Впоследствии показано, каким трудным может быть решение в будущей селекционной работе.

В дискуссии о качестве рапса рассматривалось с одной стороны масло, а с другой стороны рапсовый шрот. Как упоминалось, **рапсовое масло** для человеческого питания очень здоровое. Оно содержит, конечно, относительно высокую долю многократных ненасыщенных жирных кислот, линолевой и линоленовой. Хотя особенно линоленовая кислота, как омега-3-жирная кислота, с физиологической точки зрения очень ценная, но легко окисляющиеся многократно ненасыщенные жирные кислоты приводят к тому, что рапсовое масло не очень стойкое и, прежде всего, не выдерживает сильное нагревание. Поэтому оно должно использоваться как салатное масло (холодное приготовление), но не как жир для жарки (горячее приготовление) или для приготовления маргарина.

холодное и горячее приготовление

Для горячего приготовления и для изготовления маргарина, кокосовый, или пальмовый жир подходят много лучше. Альтернативой является технически гидрогенизированное рапсовое масло.

Но кокосовый и пальмовый жир имеют высокую долю насыщенных жирных кислот и при гидрогенизации возникают трансжирные кислоты, которые не считаются полезными. Идеальным было бы рапсовое масло с очень высокой долей масляной кислоты, а также незначительной долей насыщенных жирных кислот, но также и с низким содержанием линоленовой кислоты. Благодаря десятилетней работе в Университете Гёттингена это получилось, так как были найдены мутанты с низким содержанием линоленовой кислоты и мутанты с высоким содержанием масляной кислоты. Эти мутанты сначала имели очень низкую урожайность, но интенсивная работа селекционных фирм была успешной, в результате которой созданы урожайные «HOLLi»-сорты (от англ. High Oleic Low Linolenic — с высоким содержанием масляной кислоты и с низким содержанием линоленовой кислоты). Они содержали 76% масляной кислоты и 3% линоленовой кислоты. Такие сорта возделываются в Германии с 2008 г.

«Рама — лучший рапсовый маргарин»

HOLLi-рапс

Производство рапсового масла из таких сортов происходит в полностью закрытой цепи, включающей сортировку, упаковку и маркировку, и начинается оно с подготовки семян у селекционера, возделывания под особым контролем качества, уборки площадей и доставки семян вплоть до окончания цепи продуктами функциональной пищи. Подоб-

высокоэруковый  
рапс

ный подход осуществляется и с другими масличными культурами, прежде всего с высокомасличным подсолнечником.

Наряду со стандартным качеством и HOLLi-рапсом имеются еще и другие подходы к качеству. Особо следует упомянуть о сортах с высоким содержанием эруковой кислоты, которые имеют достаточно большие площади возделывания.

Рапсовое масло из этих сортов используется для приготовления смазочных материалов. Оно используется на таких работах, при которых происходят потери масла, например в цепных пилах на лесоразработках. Преимущество растительного масла лежит в том, что оно менее токсично для других растений и, прежде всего, его лучше использовать с точки зрения технологии добывания, чем минеральные масла.

**Рапсовый шрот** из двулулевых сортов используется ограниченно в свиноводстве, так как, несмотря на то, что селекционным путем удалось достаточно сильно уменьшить содержание глюкозинолатов, но шрот все-таки содержит глюкозинолаты. При скармливании жвачным это не играет роли. Но в молочном животноводстве использование рапсового шрота ценится гораздо меньше, чем соевого. Хотя содержание белка в них и одинаковое, рапсовый шрот имеет повышенное содержание гемицеллюлозы и лигнина и в связи с этим худшую перевариваемость. Он также имеет и другие нежелательные вещества (табл. 4.5). Интересным и возможным способом решения этой проблемы является вовлечение в скрещивание генов **семян с желтой оболочкой**, так как желтые семена имеют тонкую семенную кожуру и в связи с этим незначительное содержание сырой клетчатки, в сравнении с семенами с черной оболочкой. Эта связь между окраской семян и содержанием сырой клетчатки значительно облегчает работу селекционеру, так как семена лег-

Табл. 4.5. Химический состав рапсового шрота двулулевых сортов (по Shahidi 1990 и Thies 1994, переработано)

Ценные вещества	47%	Нейтральные вещества	20%	Нежелательные вещества	33%
Белок	38,4%	Сахароза	7,6%	Гемицеллюлоза	13,0%
Минеральные вещества	6,8%	Глюкоза	5,0%	Лигнин	4,7%
Витамины	1,1%	Целлюлоза	4,9%	Фитиновая кислота	3,9%
Холин	0,7%	Крахмал	2,5%	Синаполиэстер	3,5%
				Другие фенолы	3,2%
				олигосахариды	2,5%
				прочие	2,2%

ко отбирать с учетом их окраски, в то время как для определения сырой клетчатки требуется определенное количество затрат. Конечно, желтосемянность рапса имеет сложный механизм наследования, и до сего дня не удалось создать полностью желтосемянные сорта

### Пшеница

**Хлебопекарное качество** пшеницы можно привести в качестве примера для особенно сложных и хорошо исследованных качественных признаков. В соответствии с техническими требованиями к помолу и выпечке, переработке и качеству муки, теста и выпечки, все допущенные сорта пшеницы в Германии подразделяются на четыре группы качества.

группы качества

От наивысшей к низшей ступени они подразделяются: группа Е (элитная пшеница), А (качественная, или ресуспендированная пшеница), В (хлебопекарная, или основная для помола пшеница), и класс С для прочих пшениц, которые как правило, являются фуражными. Дополнением для класса С является индекс К — пшеница для кексов. Таблица 4.6 дает обзор числа сортов и их относительного значения в отдельных группах качества. Существует четкая тенденция к увеличению возделывания сортов с высокими хлебопекарными качествами. Если в 1975 г. сорта групп качества А и Е занимали менее, чем 40% от общих площадей возделывания, то сейчас эта доля составляет почти 60%.

Важнейшим критерием качества является «объемный выход», объем хлеба, который может выпекаться из определенного количества муки. Целью является максимально большой объем, потому что тогда хлеб имеет тонкопористую рыхлую структуру, которая наиболее желательна для

		1975		1990		2005	
Группа качества	Объемный выход	Число сортов	Площадь размножения [%]	Число сортов	Площадь размножения [%]	Число сортов	Площадь размножения [%]
Е	от высокого до очень высокого	2	1,2	6	10,3	15	11,1
А	от среднего до высокого	18	37,7	16	32,6	40	48,6
В	от низкого до среднего	12	51,2	20	49,5	31	30,0
С	низкий	6	9,9	4	7,6	7	10,3

непрямые  
признаки  
определения  
качества

пшеничного хлеба. Но так как определять это относительно затратно, то при селекции пшеницы на хлебопекарные качества сначала учитывают различные непрямые качественные признаки, к которым относятся: число падения, содержание сырого протеина, показатель осаждения, крупчатость, гигроскопичность (влагоёмкость) муки.

Для этого достаточно небольшого количества зерна. Мукомольные свойства муки описываются показателем зольности и выходом муки (например, тип 550).

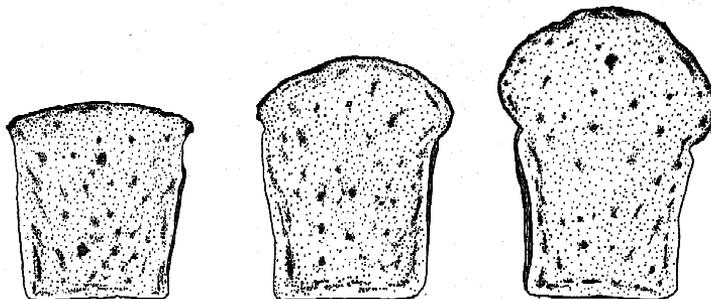
Действительная оценка хлебопекарного качества может происходить только благодаря прямым методам с пробной выпечкой. При этом предложен «смешанный экспресс-метод» для оценки клейковинного крахмала пшеничной муки, при котором маленькие хлебцы выпекаются по точно стандартизированным и сравнимым условиям.

Главным критерием оценки является объемный выход. При этом эластичность и качество поверхности теста оцениваются органолептически. Но это требует большого количества зерна для исследований. Установление стандарта качества и метода исследования происходит благодаря деятельности «комиссии по качеству выпечки», постоянно развивается и приспосабливается к меняющимся требованиям. Основу этому заложили ежегодные статистические данные продуктов растениеводства Института Макса Рубнера в Детмольде.

прямые признаки  
определения  
качества

Качество выпечки может определяться, как количеством, так и структурой накопленного протеина зерна. Высокое **количество протеина** действует благоприятно на качество выпечки. Но этот признак тесно связан с условиями окружающей среды, и, кроме этого, сорта с равным содержанием протеина различаются качеством выпечки. В настоящее время разрабатывается новая оценка качества, которая в меньшей степени ориентирована на содержание сырого протеина. Поэтому селекция пшеницы сегодня концентрируется в большей степени на чисто генетически связанном **качестве протеина**.

Влияние качества протеина на пригодность к выпечке интенсивно изучалось. Это один из немногих примеров того, как причинное объяснение качества непосредственно использовалось в селекции растений. Накопленный в зерне пшеницы протеин состоит в основном из двух групп, **глюадицина** и **глютенина**. Молекулы глюадицина относительно небольшие, тогда как части глютенина соединяются друг с другом посредством дисульфидных мостиков в очень боль-



**Рис. 4.2.**  
 Результат  
 пробной выпечки  
 из муки С-  
 пшеницы (слева),  
 V-пшеницы  
 (в середине),  
 и E-пшенице  
 (справа).

шие молекулы. Глиадинин определяет, прежде всего, вязкость теста, а глютеин его плотность и эластичность.

Благодаря **электрофорезу** можно разделить глиадинин зерна пшеницы на 75 молекул, а глютеин — примерно на 40. Генетика состава протеина хорошо изучена, и сегодня из известных компонентов можно составлять около 600 миллионов различных образцов протеина. Поэтому неудивительно, что каждый образец сорта пшеницы исследуют электрофорезом, и, таким образом, можно обычно контролировать, к какой партии пшеницы относится сорт.

Для селекционера ошеломляющим является тот факт, что определенный и разделенный электрофорезом протеин оказывает влияние на качество выпечки. Многие селекционеры учитывают данные этого анализа при планировании скрещиваний, так если при скрещивании у обоих родителей будут отсутствовать важные «качественные показатели», то никогда не может быть получено потомство с удовлетворительным качеством. Если оба родителя имеют необходимые показатели для хорошей выпечки, то при помощи электрофореза идентифицируют в ранних поколениях те растения, у которых это наследовалось, и потомство этих растений нуждается позже в более детальной оценке в полевых опытах.

В заключение следует сказать, что описанное здесь качество хлеба основано только на происхождении хлеба и хлебцев из чистой пшеничной муки. Для полнозернового хлеба и хлеба из смешанных сортов качество муки оценивается по другим показателям, а для муки из цельного зерна создаются специальные стандарты ящичной выпечки. Совершенно другие стандарты качества требуются для кексов, где выпечка должна быть не рыхлой и воздушной, а плотной и хрустящей, или для других направлений использования, как например, изготовление продуктов из теста.

электрофорез для  
 определения  
 сорта зерна

электрофорез  
 для определения  
 качества

### Картофель

Качество картофеля — очень сложный признак, потому что картофель используется очень разностороннее: в 2005 г. в Германии 23% (для сравнения в 1978 г. 40%) использовалось для потребления в свежем виде, 25% (9%) — в переработанном виде; 31% (12%) — для промышленной переработки, например, на крахмал и спирт, 6% (7%) составляет посадочный материал и 15% (32%) — на корм. Доля, используемая для питания человека, частично промышленно перерабатывается; так в Федеративной Республике около половины картофеля потребляется в виде чипсов, картофеля фри и картофельных вареников. Эти различные цели представляют разные и часто весьма специфические требования к качеству.

Селекционеру по картофелю следует принимать во внимание очень длинный список качественных признаков. Как представлено в таблице 4.7, этот список становится всё длиннее и длиннее в процессе селекции, так как комплекс свойств, которые будут определены в дальнейших поколениях, могут быть исследованы на ограниченном материале. Для полного описания качества сорта в общей сложности используются 35 различных признаков. Эти качественные критерии здесь не показаны подробно; мы хотим остановиться только на двух наиболее интересных, окраске и вкусе.

Табл. 4.7. Селекция на качественные признаки в селекционном процессе картофеля (схематично по различным источникам)			
Год	Число генотипов	Кустов/генотип	Признаки отбора
1	(Скрещивания)		
2	(Положение семян)		
3	100000	1	Форма клубня, окраска мякоти, глубина глазка
4	5000	10	Форма клубня, глубина глазка, время созревания, содержание крахмала, окраска сырого клубня, пригодность для приготовления чипсов
5	500	25	Картофель фри, пригодность для варки, потемнение при варке, вкусовые качества
6	100	100	Время созревания, окраска сырого клубня, содержание алкалоидов, пригодность для приготовления чипсов и картофеля фри, пригодность для варки, потемнение при варке, вкусовые качества, содержание редуцирующих сахаров, чувствительность к посинению
7	10	2000	Время созревания, окраска сырого клубня, содержание алкалоидов, пригодность для приготовления чипсов и картофеля фри, пригодность для варки, потемнение при варке, вкусовые качества, содержание редуцирующих сахаров, чувствительность к посинению, лёжкость, устойчивость к позеленению, устойчивость к механическим повреждениям
8	0-5	(начало всех проверок)	

**Окраска** картофеля хороший пример для селекционной цели, на которую должен обращать внимание селекционер, хотя это совершенно бессмысленно, объективно говоря. И цвет коры, и цвет мякоти могут варьировать от темно-синего до серого и от желтого до снежно-белого, но это не имеет никакого значения для вкуса или другого качественного признака.

Тем не менее, потребители имеют твердые устоявшиеся представления, как должен выглядеть картофель; так например, столовый картофель в Германии должен быть желто-мясым, а в Англии беломясым. Так как окраска кожуры и мякоти — признаки генетически обусловленные и могут легко распознаваться по отдельному клубню, то для селекционера выполнить желание потребителя — очень простая задача.

**Вкус** картофеля — напротив, очень важная и очень трудно достижимая селекционная цель. С одной стороны, очень просто определить вкус картофеля; в отличие от хлебопекарных качеств пшеницы, не нужно никакого специального оборудования, картофель надо варить и есть. Но с другой стороны имеется недостаток, что вкус может определяться не любыми химическими и физическими методами.

В то время как в случае со многими селекционными экспресс-методами, человек должен дегустировать несколько сотен образцов в день, немногие люди готовы съесть несколько сотен клубней картофеля в день, тем более, что те же самые люди должны попробовать все генотипы для сравнения, в целях достижения сопоставимых результатов.

Большое число качественных признаков, учет привычек потребителя к существующим сортам, всё это очень затрудняет появление на рынке новых сортов картофеля. Картофель является одним из немногих культурных растений, у которого конечный потребитель при покупке полностью информируется о сорте и поэтому сорта выбираются по своему собственному вкусу. Когда в 2005 г. селекционер решил убрать свой сорт картофеля «Линда» с рынка и захотел заменить новым сортом, то протестовали многие потребительницы, дикторы-ведущие, и был разгневан сам министр-президент.

Такие всеобщие знания сортов имеются кроме картофеля еще у нескольких культур, прежде всего, у яблони и у винограда. Это объясняет также то, почему распространенные сорта столового картофеля часто в течение десятилетий занимают большие площади возделывания. Здесь так-

селекционная цель без объективного значения, но легко достигается

селекционная цель имеет большое значение и трудно достижима

спор о сорте Линда

же можно провести параллель с сортами яблок и винограда; почти все распространенные сорта винограда (например, Рислинг, Сильванер, Мюллер-Торгау, Бургундский поздний и Троллингер), также как и важнейшие сорта яблонь (например, Голдпармен, Гравенстайнер, Кокс оранж, а также Грани Смит и Голден Делишес) имеют возраст более 100 лет.

### **4.3. Возможности и границы селекции на качество**

После описания трех примеров нужно обсудить некоторые общие вопросы селекции на качество.

#### **Важность селекции на качество**

Рапс, пшеница и картофель были выбраны в качестве примеров, потому что у них качество является очень важной селекционной целью. У большинства других сельскохозяйственных культур качество как селекционная цель является вторичной, или вообще не ставится. Что определяется важностью, когда определенные признаки ставятся в качестве селекционной цели?

Просматривая лучшие примеры селекции на качество — рапс, пшеницу, столовый картофель, пивоваренный ячмень и сахарную свеклу, обратим внимание, что все эти культуры перерабатываются в промышленных условиях. Столовый картофель является единственным исключением. Доля промышленной переработки картофеля возрастает, и поэтому селекция картофеля сильно зависит от этого. Подобно этому селекция пшеницы происходит почти только с учетом оценки признака качества выпечки, хотя в Германии использование пшеницы в пищу человека и на корм имеет примерно равное значение.

Имеется две причины тому, что селекция на качество для культур, связанных с промышленной переработкой, имеет очень большое значение. С одной стороны, для промышленной переработки основные признаки качества, как правило, хорошо изучены, и поэтому в промышленности четко определен желаемый химический состав культуры.

Для селекционера гораздо проще работать, если имеются селекционные методы определения признака с химически четкими свойствами, чем производить отбор по таким расплывчатым признакам, как «хороший вкус», или

промышленная  
переработка  
определяет  
критерии качества

«высокая кормовая ценность». Так, успех с рапсом был возможен только потому, что были созданы простые эспресс-методы определения содержания эруковой кислоты и глюкозинолатов, с помощью которых можно было ежедневно анализировать тысячи проб.

Высокое значение, которое занимает качество в селекции промышленно перерабатываемых культур, имеет также еще и вторую основу. У этих растений фермер должен урожайную часть продавать и, следовательно, учитывать разнообразие выбора пожеланий заказчика, так как сорта с нежелательными качественными признаками либо совсем не будут покупаться, либо будут куплены по сниженной цене. В особом случае, при возделывании по договору это требуется даже при выращивании конкретного сорта.

Таким образом, селекционеры пытаются неизбежно выполнить требования, указанные промышленностью.

Недостаток качества у растительных сырьевых веществ сегодня позволяет исправлять это положение при промышленной переработке, конечно часто путем привлечения добавок. Таблица 4.8 показывает в качестве примера очень длинный список добавок для пшеничного хлеба, так, что вы можете критически спросить, как, на самом деле, определены в качестве выпечки проверенные генетические свойства сорта.

То, что в пищевой промышленности испробовали всё, что необходимо для соблюдения требуемых качественных признаков, как селекционной цели, очевидно разумно и в конечном итоге повышает качество нашей пищи. Критически, я хотел бы отметить, однако, что в текущей селекции растений некоторыми качественными свойствами пренебрегают. Они, несомненно, являются важными, однако это поддерживается промышленным лобби. Так, например, в селекции трав качество кормов и в селекции овощных и плодовых вкус и содержание витаминов, селекционным путем достигается менее интенсивно, чем это было бы желательно. Как показывают данные таблицы 4.9, по содержанию витамина С у яблонь имеется очень большая генетическая изменчивость. Все приведенные в таблице сорта имеют возраст более 100 лет; существует миф, что старые сорта несомненно полезнее и витаминизированнее, чем новые «высокополезные» сорта.

возделывание по договору

**Табл. 4.8. Добавки к пшеничному хлебу, прежде и теперь Герта Беккер (моя мать) «Сэндвичный хлеб» (продажа в ICE)**

Пшеничная мука, вода, дрожжи, соль	Пшеничная мука, вода, солодовые пшеничные хлопья, солодовое пшеничное зерно, семя льна, дрожжи, солодовая ячменная мука, клейковина, растительное масло, соль, соевая мука, сахар, сироп глюкозы, мука буковых орешков, эмульгатор: E 471, E 172a, Консервант: E 282, средство для обработки муки: E 300
------------------------------------	--

Табл. 4.9. Генетическая изменчивость содержания витамина С у сортов яблонь (по Schuphan, 1961)

Сорт	Витамин С [мг/100 г свежей массы]
Geheimrat Oldenburg	3,1
Minister von Hammerstein	5,1
Golden Delicious	8,0
Kaiser Wilhelm	14,9
Boskoop	16,4
Freiherr von Berlepsch	23,5

Качество:  
селекция, или  
технология?

В некоторых описанных примерах качество определяется исключительно генетически, например, состав жирных кислот рапсового масла и окраска мякоти картофеля почти не зависят от условий внешней среды.

Другие качественные признаки вытекают только из взаимодействия генотипа и окружающей среды. Хлебопекарные качества пшеницы являются хорошим примером: для **количества протеина** едва ли имеется генетическое предрасположение, но гораздо сильнее влияет окружающая среда, особенно обеспечение азотом. **Качество протеина**, напротив, прежде всего, определяется генотипом.

Качество: генотип,  
или окружающая  
среда?

В заключении нужно отметить качественные признаки, на которые можно влиять исключительно технологическим путем. Наиболее очевидным примером являются требования к растениям картофеля, для того, чтобы специально не селективировать сорта. Если от генотипа с большими клубнями нужно получить клубни относительно небольшого размера, то этого можно достигнуть соответствующими технологическими мероприятиями, например, густотой стояния растений.

#### Стоимость качества

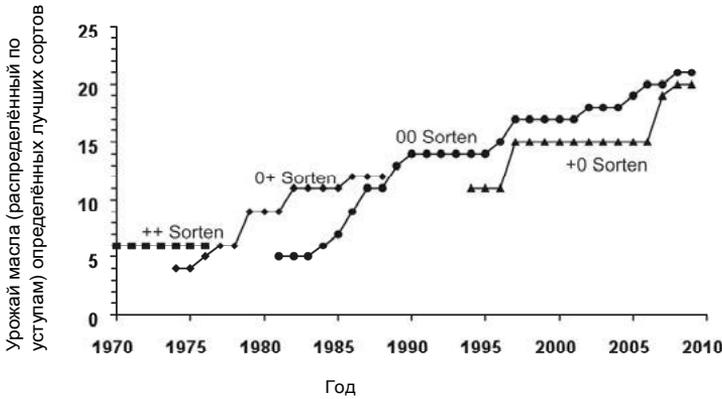
«Качество стоит  
урожая»

Старая селекционная мудрость гласит, что каждая новая селекционная цель приводит к снижению урожая. Это не очень правильная реакция на неудовлетворительный результат селекционной работы, но снова и снова наблюдаемая и хорошо объясняемая взаимосвязь. Возможно, лучшим примером к этому высказыванию является рапс.

На рис. 4.3 хорошо видно, что как первые сорта, свободные от эруковой кислоты («0+ сорта»), так и первые бедные глюкозинолатом сорта («00 сорта»), имели урожайность значительно ниже чем возделываемые в тоже время сорта без этих признаков. Также первые высоко эруковые сорта («+0

От автора перевод: высокое содержание витамина С отрицательно сказывается на вкусе яблок, а высокое содержание бета-каротина на вкусе моркови.

Селекционное значение отдельных качественных признаков зависит также от того, как широко они генетически детерминированы, или как широко они могут улучшаться технологическими мероприятиями.



**Рис. 4.3.** Рост урожайности у сортов рапса различных групп качества. Приведена оценка урожая масла лучших, допущенных в Госреестр, сортов (описания по шкале качества были выравнены).

сорта») имели урожайность значительно ниже. Благодаря интенсивной селекционной работе в течение нескольких лет удалось создать высокоурожайные качественные сорта, у которых не наблюдалось отрицательных качественных признаков и без сомнения они имели высокую урожайность.

Имеются биометрические, биологические и селекционные основы «цены» урожая. На основе **биометрических основ** селекционный успех по определенному признаку тем незначительнее, чем больше других признаков учитывалось одновременно. Если, например, из 1000 линий рапса у 10% отмечено пониженное содержание глюкозинолата, а из этой доли только 10% имели повышенное содержание протеина, таким образом, отобранная часть составила только 10 линий. Если будем выбирать еще 10% с пониженным содержанием линоленовой кислоты, то селекция на урожайность будет уже невозможна.

В целом можно сказать, что, чем больше признаков учитывается в селекции, тем менее интенсивной будет работа над каждым отдельным признаком, так как к завершению селекционного процесса может ничего не остаться.

Поэтому виды на увеличение урожая тем незначительнее, чем больше наблюдается качественных признаков. Эти перспективы дополнительно сокращаются потому, что часто обратная связь между урожаем и качеством имеет **биологические основы**. Как упоминалось в главе 3.1, производство протеина для одного растения требует много больше энергии, чем производство равного количества крахмала. Поэтому легко объяснимо, что во всех правилах существует негативная связь между содержанием протеина и урожаем, это показывают данные в таблице 4.10 на культуре пшеница, взятой в качестве примера.

много селекционных признаков = незначительный селекционный выход

негативная корреляция  
→ Глава 3.1.

Табл. 4.10. Распределение сортов пшеницы по урожаю и содержанию сырого протеина, согласно описаниям Госреестра за 2005 г. [число сортов]

		Содержание сырого протеина								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Урожай	9			2	1					
	8	1	3	5	5	3	1			
	7		1	5	13	10	4			
	6			3	10	6	6	5		
	5			1		3	6	5	2	1
	4							1	1	
	3								1	
	2							1	1	1
	1									1

В конце концов, сочетание урожая и качества затрудняется также чисто **селекционными основами**, так как желаемые качественные признаки нельзя найти в обычном материале. Для лучшего примера снова возвращаемся к рапсу: как отсутствие эруковой кислоты, так и малое содержание глюкозинолатов были открыты в спонтанных мутациях у ярового рапса, ко-

торый уступает по урожайности озимому.

неприспособлен-  
ный исходный  
материал

При скрещивании материала, несущего эти признаки, с селекционным материалом озимого рапса, были перенесены частично и нежелательные признаки от ярового рапса, прежде всего, слабая зимостойкость. Поэтому сорта рапса с новыми качественными признаками сначала имели пониженные урожаи, как это и показано на рисунке 4.3.

Долгосрочная и интенсивная селекция на качество возможна только при соответствующих инвестициях. И снова посмотрим на рапс в качестве примера: как упоминалось, повышение содержания белка в рапсовом шроте — важнейшая селекционная цель. Несмотря на это селекционеры по рапсу работают не очень интенсивно над этой целью, так как в настоящее время в Германии содержание протеина при закупочной цене на рапс не учитывается. Если повышенное содержание протеина не оплачивается, то высокое содержание протеина для сорта не имеет рыночного аргумента, поэтому не нужна интенсивная селекционная работа, а отрицательная корреляция между содержанием масла и белка может в долгосрочной перспективе привести к снижению содержанию белка.

В заключение следует определить, что установление селекционной цели является важнейшей и труднейшей задачей для селекции растений. С одной стороны, должно быть как можно меньше селекционных целей, чтобы селекционный процесс шел наиболее интенсивно, с другой стороны, чтобы сорт получился успешным, естественно, необходимо обращать внимание на хозяйственно-важные признаки. Опытный селекционер однажды сказал: «Селекция растений является искусством транжирить»; но также подходит и интерпретация много цитируемого высказывания Горбачё-

ва: «Кто слишком много транжирил, тот расплатится жизнью».

**Выводы:**

1. Требования качества направлены на будущее применение растительного продукта. Наряду с использованием в пищу человеку и животным, для селекционера особенно интересным является растущая востребованность в сырье, потому что при этом учитываются очень специфические требования к составу крахмала или жирных кислот.

2. У рапса за последние два десятилетия качественные признаки, благодаря селекции, значительно изменились; из сегодняшних двулулевых сортов получают масло свободное от эруковой кислоты и шрот с малым содержанием глюкозинолатов. У пшеницы важнейшим сильно измененным признаком качества является хлебопекарное качество; этот признак является очень сложным и зависимым от многочисленных компонентов. Для некоторых факторов хлебопекарного качества известны ответственные гены, и они могут комбинироваться целевым образом. Картофель является примером культуры, у которой необходимо учитывать очень большое число различных качественных признаков, которые могут иметь значение в зависимости от целей использования клубней.

3. Важность, которую вносит селекция на качество, определяется, главным образом, хозяйственным значением встречающихся признаков. Перспективы селекционного улучшения качества тем больше, чем яснее можно химически определить желаемое качество. Интенсивная селекция на качество влияет на стоимость повышения урожая.

**Вопросы:**

1. Современные сорта рапса известны под названием «двулулевые сорта». Что понимается под этим, и почему это название не совсем правильное?

2. Что понимают под названием «насыщенные» и «ненасыщенные» жирные кислоты? Почему это различие имеет значение?

3. Какое значение имеет эруковая кислота (отрицательное, положительное) для использования рапсового масла? (Дополнение: некоторые вещества являются не только отрицательными, или только положительными).

4. Какой из следующих ответов (только один) является верным? Почему трудно повысить содержание масла в рапсе селекционным путем?

– потому что оно очень сильно зависит от условий окружающей среды;

– потому что оно определяется очень дорогим химическим анализом;

– потому что уровень его уже очень высокий и, кроме этого, негативно связан с урожаем семян;

– потому что он легко увеличивается благодаря высоким дозам азотного удобрения, и поэтому его не нужно учитывать в селекции;

– потому что этот признак связан только генетически, и его можно повысить только путем генной инженерии, что в Европе практически запрещено.

5. Вследствие чего использование рапсового шрота ограничивается в животноводстве?

6. Какими методами может учитываться хлебопекарное качество пшеницы?

7. Почему селекция на качество пшеницы часто проводится электрофорезом протеина семян?

8. Как связан урожай сортов пшеницы с содержанием протеина? Как можно объяснить эту связь биологически?

9. Назовите, пожалуйста, по одному примеру для очень просто, или относительно трудно определяемого качественного признака картофеля.

10. Назовите, пожалуйста, три культуры, у которых для большинства потребителей названия сортов являются привычными и учитываются в своих решениях продавцами.

#### **Рекомендуемая литература:**

Сайт «Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe» [www.fnr.org](http://www.fnr.org) об использовании растений в качестве сырья; Lindhauer (2009) о качестве пшеницы; Möllers и Becker (2006) о качестве рапса.

Lindhauer M.G. 2009. Weizen als Lebensmittel // Christen O. (Hrsg.). Winterweizen. Frankfurt: DLG-Verlag, S.317–335.

Möllers C., Becker H.C. 2006. Inhaltsstoffe und Qualitätsbildung // Heyland K.-U., Hanus H., Keller E.R. (Hrsg.). Handbuch des Pflanzenbaues. Bd.4. Stuttgart: Ulmer. S.63–68.

## 5. Устойчивость и толерантность

### 5.1. Устойчивость против болезней и вредителей

### 5.2. Стратегии селекции на устойчивость

### 5.3. Толерантность против абиотических стрессов

Только немногие культурные растения могут полностью реализовать свой генетический потенциал, так как они подвергаются многочисленным стрессовым факторам, которые уменьшают урожай. Эта глава посвящена возможностям, которые повышают естественные силы сопротивляемости растений по отношению к болезням, вредителям, неблагоприятным климатическим и тяжелым почвенным условиям. При этом различают устойчивость к болезням и вредителям и толерантность к абиотическим стрессовым факторам.

Для введения к этой главе в таблице 5.1 приведены некоторые примеры, которые ясно дают понять о далеко идущих селекционных целях по устойчивости и толерантности. Под устойчивостью понимают генетическую способность растений противостоять заражению болезнями или вредителями или уменьшать ущерб повреждений паразитами. Генотипы, которые менее чувствительны к абиотическим стрессовым факторам, я называю, толерантными. Толерантность — это другая, чем устойчивость реакция организма и она никогда не дает однозначного и совершенного ответа.

### 5.1. Устойчивость против болезней и вредителей

Для понимания устойчивости необходимо учитывать и особенности паразита, так как это два организма в посто-

*«...зафиксировано, что сорта ведут себя по отношению к болезни чрезвычайно по-разному, если сейчас еще нет отселектированных сортов, которые были бы абсолютно устойчивы к паразитарным грибам, как в той рекламе, в которой эта вероятность повсеместно утверждается.»*

Вильгельм Римпау (1842–1903), немецкий землевладелец и селекционер растений

понятие: устойчивость

понятие: толерантность

Табл. 5.1. Примеры устойчивости и толерантности в качестве селекционных целей	
Стрессовые факторы	Селекционная цель (Культура)
<b>Биотические:</b>	
Вирусы	Устойчивость к желтой мозаике (ячмень)
Бактерии	Устойчивость к парше (картофель)
Грибы	Устойчивость к мучнистой росе (пшеница)
Нематоды	Устойчивость к нематоду (картофель)
Насекомые	Устойчивость к кукурузному мотыльку
<b>Абиотические:</b>	
(кукуруза) Засуха	Толерантность к засухе (кукуруза)
Жара	Толерантность к жаре (просо)
Холод	Зимостойкость (рапс)
Недостаток питания	Эффективность использования фосфатов (рис)
Кислые почвы	Толерантность к алюминию (ячмень)
Засоление	Толерантность к засолению (пшеница)

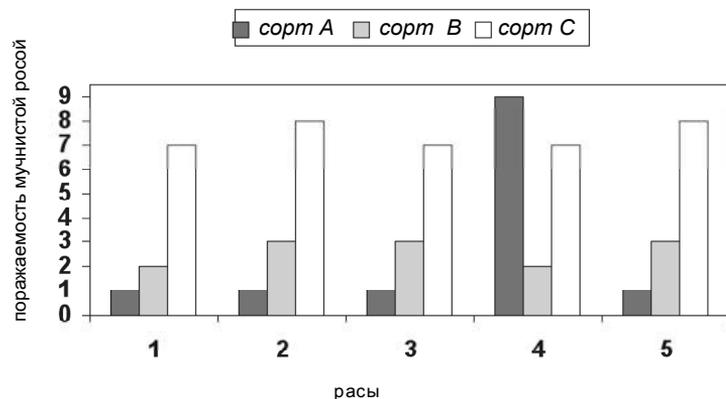
янном динамичном взаимодействии друг с другом: различные генотипы хозяев противостоят различным генотипам (расам) паразитов. Если благодаря селекционным мерам изменяется восприимчивость хозяина к болезням, тем самым индуцированное отбором давление может привести к изменениям в генетическом составе популяции паразитов.

### Два различных типа устойчивости

На рис. 5.1 схематично представлена реакция трех сортов ячменя на заражение различными расами мучнистой росы. Эти три сорта показывают различные примеры своей реакции на заражение болезнью: сорт А почти не поражается четырьмя из пяти рас, но расой № 4 очень сильно; сорт В напротив поражается всеми расами, но равномерно и относительно слабо; сорт С сильно поражается всеми расами. Сорт С является очень восприимчивым, тогда как сорта А и В представляют собой два разных типа устойчивости, у которых в литературе используются различные понятия (табл. 5.2).

Эти различные названия типов устойчивости отражают разные вопросы устойчивости: концептуальные пары моногенный/полигенный характеризуют способ наследования, временный/длительный — являют собой отношение к эпидемиологии, и другие понятия также описывают выражен-

**Рис. 5.1.**  
Поражаемость болезнями трех сортов ярового ячменя после заражения пятью различными расами мучнистой росы (схематично); 1 — нет поражения, 9 — очень сильное поражение.



ность устойчивости, причем вертикальный/горизонтальный, возвращают нас к виду графического представления подобного рисунку 5.1.

Несмотря на некоторую путаницу в литературе, следует отметить, что имеется два основных различающихся типа устойчивости. Для обоих этих

типов, в дальнейшем я буду использовать понятия **моногенный** и **полигенный**, потому что именно это характеризует их важнейшее различие в селекционном смысле.

Моногенная устойчивость основана на отдельных генах, которые относительно просто могут быть целенаправленно встроены в сорта, тогда как полигенная устойчивость контролируется многими генами, и поэтому селекционеру тяжелее с ней работать, и она используется в меньшей степени.

### Моногенная устойчивость

Моногенная устойчивость может быть обнаружена после достаточно интенсивных поисков вероятно почти ко всем болезням растений и используется очень часто в практической селекции.

Взятая в качестве примера таблица 5.3 показывает, как в селекции немецких пшениц используется ген устойчивости к мучнистой росе. Некоторые из этих генов содержатся в очень многих сортах, другие используются очень редко. Интересно, что некоторые гены устойчивости используются только в озимой, а другие — только в яровой пшенице.

Большинство сортов имеют те же два или три гена устойчивости к мучнистой росе. Из допущенных в 2009 г. 111 сортов озимой пшеницы только у 12 моногенная устойчивость не имела никакого вклада.

Данные таблицы 5.3 показывают, что используемые в качестве важнейших источ-

Тип устойчивости	Тип А: моногенный	Тип В: полигенный
	временный расоспецифический полный качественный вертикальный	длительный неспецифический частичный количественный горизонтальный

определение:  
моногенная и  
полигенная  
устойчивость

Табл. 5.3. Используемые в немецкой селекции пшениц гены устойчивости к мучнистой росе (по данным Госсортслужбы 2009 г.)

Ген устойчивости	Источник устойчивости	Число сортов пшеницы	
		озимой	яровой
Pm	<i>T. aestivum</i> , Normandie	—	9
Pm	Неизвестный	28	7
Pm	<i>T. aestivum</i> , Asosan	1	—
Pm	<i>T. aestivum</i> , Chul	1	—
Pm	<i>T. aestivum</i> , Kolibri	—	7
Pm	<i>T. carthlicum</i>	36	13
Pm	<i>T. dicoccum</i>	33	3
Pm	<i>T. timopheevi</i>	43	—
Pm	<i>Secale cereale</i>	14	—
Pm	<i>T. aestivum</i> , Normandie	—	3
MIAx	<i>T. aestivum</i> , Axona	1	—
MIHa2	<i>T. aestivum</i> , Haven	2	—
U	неизвестный, различный	10	3

ников устойчивости при селекции пшеницы гены происходят не только из соответствующих сортов, но также не менее чем из трех диких видов пшениц, а также ржи. О значении диких видов можно привести много подобных примеров, так, много сортов ячменя содержат устойчивость от дикого вида *Hordeum spontaneum*, и в настоящее время 83% всех немецких сортов картофеля получили устойчивость от дикого вида *Solanum demissum*. Поэтому в качестве источников устойчивости родственные дикие виды имеют очень большое значение. Методы переноса отдельных генов от диких видов к культурным будут описаны позже.

### Гипотеза ген на ген

В типичном случае моногенная устойчивость полностью предотвращает поражение болезнью, но эффективна не против всех рас паразита. Классические исследования по этому вопросу были проведены в 50-х годах прошлого века американцем Н.Н. Flog, который идентифицировал на льне 26 генов устойчивости к ржавчине и определил, что каждому из этих генов соответствует раса ржавчины льна, которая может поражать устойчивые растения. Flog сформулировал на основе этого **Гипотезу ген на ген: каждому гену устойчивости** хозяина соответствует **ген вирулентности** паразита, и последний своей вирулентностью преодолевает устойчивость растения. Схематично это показано в таблице 5.4: Растение может нести в локусе устойчивости аллель восприимчивости или устойчивости, а у паразита в гене вирулентности аллель авирулентную или вирулентную. Только при комбинации устойчивости растения с авирулентностью паразита четко проявляется устойчивость. Такие взаимосвязи ген на ген известны сегодня для многих систем «хозяин–паразит», и как правило, при моногенной устойчивости появляются вирулентные расы паразита.

Табл. 5.4. Схема гипотезы «ген на ген»\*

Генотип паразита	Генотип хозяина	
	восприимчивость	устойчивость
Авирулентность	+	-
Вирулентность	+	+

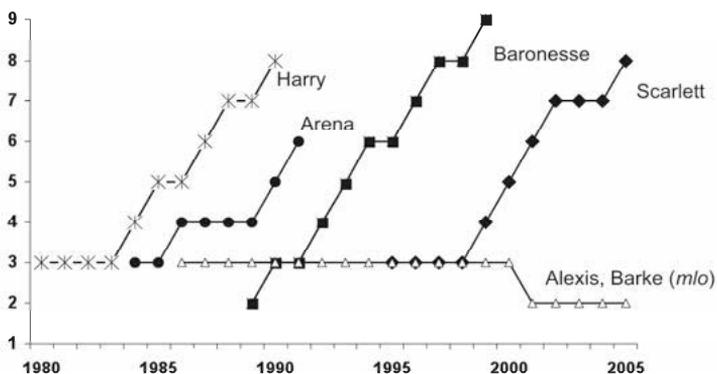
+: Развитие болезни возможно  
 -: Развитие болезни отсутствует (устойчивость)

\* учитывались только гомозиготы

### Долговечность моногенной устойчивости

моногенная  
устойчивость не  
является  
длительной

Возникновение вирулентных рас приводит к тому, что, моногенная устойчивость, как правило, не является длительной. Важно отметить, что сорта с высокой устойчивостью после долголетнего возделывания очень сильно поражаются, так как в популяции возбудителя вирулентные расы, которые сначала встречались редко, имели селектив-



**Рис. 5.2.** Временные изменения в поражаемости мучнистой росой сортов ярового ячменя (показатели в соответствии с данными Госреестра).

ное преимущество и затем их частота значительно возросла.

Это развитие показано на рисунке 5.2 для некоторых сортов ярового ячменя, которые длительно возделывались и занимали большие площади.

Если первоначально устойчивый сорт поражается, то говорят об исчезновении устойчивости. Это явление может происходить по двум причинам: первая — устойчивость не менялась, но изменился спектр рас паразита; вторая — этот процесс не бывает внезапным, а как видно на рисунке 5.2, происходит в течение ряда лет

«исчезновение»  
устойчивости

Снова и снова обсуждается вопрос, обязательно ли моногенная устойчивость является нестабильной. Для селекции идеально было бы, если моногенная устойчивость являлась бы долговечной. Фактически, имеются такие примеры моногенной устойчивости, когда она сохраняет свое действие очень долго. На рисунке 5.2 это видно на сорте «Alexis».

→ Рисунок 5.2

Этот сорт несёт ген устойчивости «Mlo», используется уже десятилетия у многих сортов, и, несмотря на это, всё ещё эффективен. Данные таблицы 5.2 показывают некоторые примеры того, что моногенная устойчивость часто эффективна только очень короткое время, но иногда может использоваться очень долго. Однако, даже с «долговечной» моногенной устойчивостью следует ожидать, что она может быть преодолена однажды паразитом.

### Полигенная устойчивость

Полигенная устойчивость контролируется многими генами; она основана на совместном действии нескольких генов, которые по отдельности не известны. Поэтому селек-

Табл. 5.5. Долговечность моногенной устойчивости (по Niks et al., 1993)			
Культура	Сорт	Болезнь, или вредитель	Долговечность [годы]
Фасоль лима	Thatcher	Мучнистая роса	0
Пшеница	Clement	Жёлтая ржавчина	1
Пшеница	Flevina	Жёлтая ржавчина	5
Пшеница	Manella	Жёлтая ржавчина	14
Пшеница	Felix	Жёлтая ржавчина	18
Кочанный салат	Avoncrisp	Филлоксеры	>20
Яблоня	Winter Majetin	Мучнистые червцы	>148

ционеру сложнее ориентироваться в своем материале, чем при моногенной устойчивости с целевыми определенными генами. Он должен использовать трудный способ отбора по количественным признакам.

Полигенная устойчивость очень широко распространена и может быть найдена практически против всех болезней. Большинство поражений болезнью предотвращаются не полностью, но в благоприятных случаях поражения болезнью оказываются настолько малыми, что не могут воздействовать негативно на урожай, или качество.

Полигенная устойчивость складывается из нескольких компонентов, которые влияют на поражаемость болезнью в различных стадиях:

- снижение вероятности появления инфекции,
- замедление распространения возбудителя болезни в растении-хозяине, и
- уменьшение образования органов размножения возбудителя.

компоненты  
устойчивости

При некоторых болезнях те или иные компоненты являются преобладающими и могут улучшаться отбором, при других болезнях, напротив, все компоненты равнозначны, и устойчивость может проистекать из комбинации отдельных компонентов.

полигенная  
устойчивость  
является  
длительной

Полигенная устойчивость считается долговечной и, по сравнению с моногенной устойчивостью, это без сомнения верно. Но остается открытым вопрос, не может ли долговечная полигенная устойчивость приводить к отбору паразитов с повышенной агрессивностью.

#### **Устойчивость против вирусов, бактерий, нематод и насекомых**

В нашем климате большинство грибковых заболеваний наносит наибольший ущерб, и поэтому селекция на устойчивость стоит на переднем плане. Но фундаментальные пути и проблемы селекции устойчивых сортов похожи при всех болезнях и вредителях.

Против вирусов, бактерий и нематод имеется точно так же, как и против грибковых болезней, как моногенная ус-

тойчивость с взаимоотношениями ген на ген, так и полигенная устойчивость. Так как во многих случаях химическая борьба против болезней и вредителей является невозможной или дорогой, то селекция на устойчивость приобретает всё растущее значение. Вироzy имеют значение, прежде всего, у вегетативно размножаемых растений, но вирус желтой мозаики у озимого ячменя и ризомании у сахарной свеклы представляют серьезную проблему.

Селекция на устойчивость против насекомых имеет большое значение, прежде всего, в тропических и субтропических странах. Также против некоторых насекомых имеется моногенная устойчивость, со связями ген на ген, при которой через некоторое время появляются вирулентные расы насекомых.

Против большинства насекомых-вредителей известна только полигенная устойчивость. Разные генотипы отличаются сильной поражаемостью, но основаны не на реальной устойчивости, а на предпочтениях поведения насекомых. Если насекомое может выбирать в селекционном питомнике между различными генотипами, то часто появляются определенные менее привлекательные генотипы. Если на поле выращивают только такие генотипы, то они также будут поражаться.

Против некоторых вредителей, прежде всего, против гусениц бабочек, очень эффективен генноинженерный подход, который сегодня широко используется: после трансформации гена из бактерии *Bacillus thuringiensis* (Bt), растения могут образовывать токсин, который убивает гусениц. Этот токсин используется как биологическое средство защиты растений. Он действует специфически только против определенных насекомых-вредителей. Конечно, наблюдаются расы насекомых, у которых существует устойчивость против Bt-токсина, так что пока неясно, как длительная Bt-устойчивость может быть использована в растениях.

устойчивость к вирусам

устойчивость к насекомым

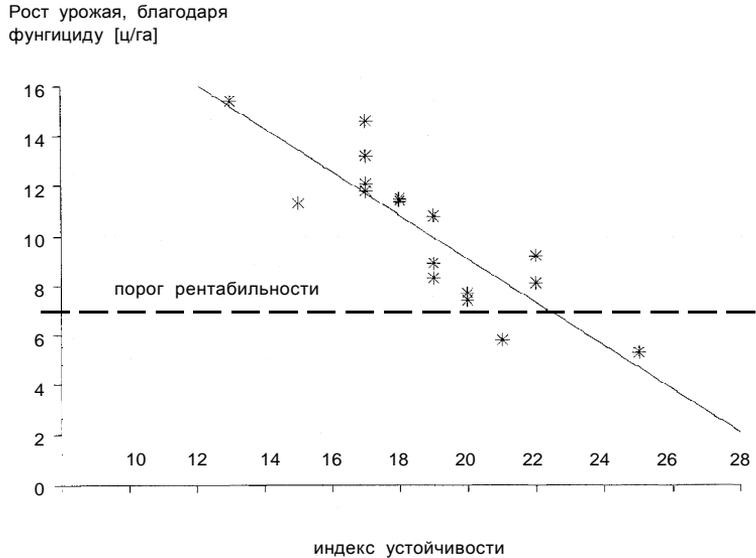
Bt-устойчивость  
→ Глава 13.  
Генная инженерия

## 5.2. Стратегии селекции на устойчивость

К борьбе с вредителями и болезнями, кроме селекции на устойчивость, относятся также технологические мероприятия, такие, как, например, севооборот, время посева, или другие химические или биологические возможные средства защиты растений. Это представлено на примере рапса во вставке 5.1.

→ Вставка 5.1

**Рис. 5.3.** Связь между устойчивостью 17 сортов озимой пшеницы и ростом урожая после применения фунгицида (по Zimmermann, 1990; сорта с высоким индексом устойчивости имеют хорошую устойчивость против нескольких грибковых болезней).



#### Вставка 5.1: Селекция на устойчивость и защита растений (на примере рапса)

Влияние селекции на устойчивость должно рассматриваться вместе со всеми другими возможностями борьбы с болезнями растений: селекция на устойчивость является частью «интегрированной защиты растений». Для селекционеров это требует значительных знаний о наиболее важных болезнях, имеющих очень большое значение для возделываемого вида. Они должны знать, какие отдельные болезни являются важными, как они распространяются, какие селекционные возможности у него имеются для генетического контроля этих болезней и какие другие, возможно, более простые, способы борьбы с этими болезнями известны.

Эти соображения представлены в следующем списке из важных примеров болезней рапса.

**Phoma** (гниль корневой шейки и стебля): традиционно одна из важнейших болезней рапса в Германии. Таким образом, все сорта проверяются на общую широкую устойчивость. Селекционеры имеют в наличии многочисленные источники устойчивости. Защита растений, благодаря применению фунгицидов, может значительно уменьшать поражаемость фомозом.

**Plasmidiophora** (кила) приводит к очень значительным потерям урожая, но встречается локально. Это почвенная болезнь, против которой нет химических средств защиты; на пораженных площадях могут возделываться только устойчивые сорта. Селекция на устойчивость возможна при использовании генов устойчивости из других видов, но связана с затратами (→ Вставка 11.1).

**Verticillium** («ненормальное созревание», рапсовое увядание): Вредоносность возрастает, широко распространенное заболевание. Имеется генетическая изменчивость в восприимчивости в нормальном селекционном материале, химическая защита растений затруднена.

**Sclerotinia** (белая плесень): Вредоносность возрастает, широко распространено. До сих пор нет доступных устойчивых сортов, вряд ли известны источники устойчивости. Защита растений относительно легко поддерживается применением фунгицидов при своевременном прогнозировании, или биологическими средствами защиты растений (“Contans”).

**Вирозы:** Вредные повреждения являются спорными, отсутствуют значимые симптомы, поэтому воздействие на урожай трудно оценить. Селекция на устойчивость возможна благодаря скрещиванию с другими видами, но весьма затратна. Применение химических средств защиты растений невозможно. В заключение следует упомянуть, что почти все болезни рапса могут считаться «болезнями севооборота». Их значение будет уменьшаться при более длительных промежутках и меньших площадях рапса, однако с точки зрения селекционера и производителя данной культуры, это не является хорошим решением.

Табл. 5.6. Характеристика важнейших болезней озимого рапса в Германии

Болезнь	Значение		Возможности защиты	
	Вредоносность	Наличие	Селекция растений	Защита растений
Phoma	очень сильная	очень распространённое	очень хорошая	средняя
Plasmiodiophora	очень сильная	редкое	очень хорошая	нет
Verticillium	сильная	растущее	трудная	трудная
Sclerotinia	сильная	растущее	очень трудная	хорошая
Virose	Не ясная	распространённое	очень хорошая	нет

Часто бывает необходимым сочетать несколько мероприятий, которые в переменной связи стоят друг за другом. Рисунок 5.3 показывает, как эффект воздействия обработок фунгицидами на пшенице зависит от устойчивости возделываемых сортов. Разобрано два случая. В первом случае показано отсутствие сорта, который одновременно был бы устойчив против всех грибковых болезней, и поэтому даже на сортах с высокой устойчивостью применение фунгицидов дает четкое увеличение урожая. В другом случае существует ясная взаимосвязь между применением фунгицида и генетически обусловленной восприимчивостью к болезням. У сортов с хорошей устойчивостью опрыскивание фунгицидами является расточительным и ненужным.

### **Механизмы устойчивости**

Выбор оптимальных селекционных методов существенно зависит от физиологического механизма устойчивости. Моногенная устойчивость у многих культур основана на повышенной чувствительности: она лежит в основе **сверхвосприимчивости (сверхчувствительности)**, после внедрения возбудителя в течение нескольких часов происходит отмирание клеток вблизи зоны инфицирования. Возникает некроз, который сначала так мал, что фотосинтетически активная листовая поверхность почти не уменьшается. Obligатные биотрофные паразиты, которым для питания необходима живая клеточная ткань, не могут поэтому широко распространяться по растению.

Кроме сверхчувствительности имеется большое число других механизмов устойчивости: внедрение возбудителя болезни может быть затруднено кутикулой или образованием раневой перидермы. Многие растения содержат алкалоиды или другие вещества с антимикробным эффектом. Часто инфекция приводит к образованию низкомолекулярных веществ, так называемых фитоалексинов. Многие растения после поражения грибковыми паразитами образуют хитиназен, так как хитин у высших растений не найден, но в составной части клеточных стенок грибов имеется, и он также является защитным механизмом. Фитопатологи говорят в этом случае о «толерантности», а селекционеры различают «подлинную» устойчивость и более позднее понятие «толерантность», используемое для абиотических стрессовых факторов.

### **Обнаружение устойчивости**

Устойчивые генотипы могут быть обнаружены на трех различных уровнях:

- на растущих растениях в поле,
- на прорастающих растениях в теплицах, или лабораториях, и
- на изолированных кусочках ткани, или отдельных клетках.

Селекция в поле является составной частью любой селекционной программы. В ранних поколениях оценивается поражаемость болезнью, и почти всегда первый учет урожайности получают и проводят без применения химических средств защиты растений.

Таким образом, обнаруженная устойчивость отбирается постоянно, прямо или косвенно. Давление болезни может быть повышено путем подбора подходящего места иссле-

дования, выращивания набора особенно восприимчивых сортов и искусственным заражением. Но, тем не менее, проявление большинства заболеваний и, таким образом, селекционная чувствительность изменяются в зависимости от года.

Широко распространен отбор искусственно зараженных сеянцев в теплице. Для многих болезней он может быть проведен очень рано и с очень небольшими затратами на оценку поражаемости.

Большинство известных рас следует идентифицировать, чтобы классифицировать отдельные моногенные расы. Но и для полигенной устойчивости отбор в теплице может быть полезным. Полигенная устойчивость в поле часто перекрывается именно моногенной устойчивостью и, следовательно, их можно разделить, только если заражение проводилось при контролируемых условиях и вирулентной расой. Конечно, селекция на прорастающих растениях должна перепроверяться в поле, так как устойчивость может быть зависима от стадии развития растения. Иногда прорастающие растения устойчивы, а старые листья взрослых растений восприимчивы (**ювенильная устойчивость**), в других случаях, напротив, взрослые растения менее чувствительны, чем проростки (**возрастная устойчивость**)

Сегодня почти у всех видов возможна регенерация целых растений из отдельных клеток. Поэтому открывается потрясающая возможность селекции в пробирке, при которой тысячи клеток растут в одной чашке Петри, и после помещения туда токсина, выделенного из паразита, могут быть отобраны редкие устойчивые генотипы. Тем не менее, большинство устойчивостей основано на очень сложном взаимодействии растения и паразита, например, на уже упомянутой сверхвосприимчивости, при которой, в искусственной системе клетка–токсин она не может быть обнаружена.

Таким образом, первоначальные большие ожидания, связанные с клеточной культурой, не оправдались.

### Применение молекулярных маркеров

Так как тесты на устойчивость часто затратны, то может быть очень интересным, определять устойчивость косвенно, с помощью молекулярных маркеров. Значение молекулярных маркеров позже будет описано точнее, использование маркеров в селекции на устойчивость представлено здесь.

селекция на прорастающих растениях

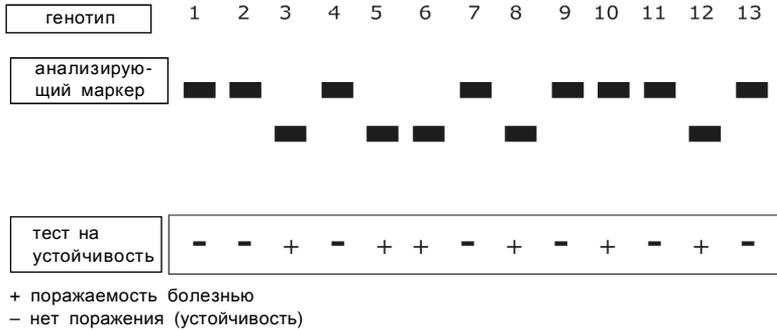
устойчивость может быть зависима от стадии

*От переводчика: в большинстве случаев потомство растений, полученных из регенерированных устойчивых клеток являлось восприимчивым.*

селекция при клеточной культуре

→ Глава 7.5. Идентификация отдельных генов с молекулярными маркерами

**Рис. 5.4.**  
Схема  
маркерной  
селекции на ген  
устойчивости



Скрещивают генотип, несущий ген устойчивости с восприимчивым генотипом. Растения потомства (например,  $F_2$ ) можно охарактеризовать с точки зрения их восприимчивости или устойчивости, и одновременно изучить с большим количеством молекулярных маркеров. Почти все эти маркеры не будут связаны с устойчивостью. Если Вам повезет (или Вы изучите очень большое число различных маркеров), будет найден маркер, у которого все или почти все устойчивые растения будут нести другую маркерную аллель, чем у восприимчивых растений. Такой случай изображен на рисунке 5.4. Объяснение состоит в том, что ген для этого маркера сцеплен с геном устойчивости, оба эти гена расположены рядом на хромосоме и образуют одну группу сцепления. Благодаря использованию таких маркеров можно очень просто, не обращая внимание на окружающую среду, определять уже на молодом растении, несет оно ген устойчивости, по наличию–отсутствию маркера.

Естественно, новые гены устойчивости находить с помощью молекулярных маркеров невозможно. Поиск новых генов устойчивости проводят на основе изучения генетических коллекций в тестах на устойчивость. Только тогда, когда такой новый ген устойчивости будет найден, следующим шагом будет поиск молекулярного маркера. Тогда, конечно, селекционное использование устойчивости, благодаря использованию маркера, будет значительно облегчено. Поэтому сегодня в селекционных программах увеличиваются тесты на устойчивость, благодаря замене маркерным анализом.

#### **Стратегии по использованию генов устойчивости**

В принципе, при каждой устойчивости, которая широко используется в возделывании, существует опасность того,

что она может быть преодолена паразитом. Как быстро это произойдет, зависит в значительной степени от биологии возбудителя болезни, то есть, как легко паразит может распространиться через воздух, облигатный он или факультативный, будет ли он иметь несколько поколений в год и будет ли он, благодаря половому процессу, быстро образовывать новые генотипы. Оптимальная стратегия, чтобы добиться возможно долговечной устойчивости, зависит от конкретной болезни и требует тесного сотрудничества между селекцией растений и фитопатологией. Предлагаются многочисленные стратегии, среди которых ниже показаны пять важнейших.

пять стратегий

- Использование полигенной устойчивости. Как указано выше, полигенная устойчивость значительно долговечнее, чем моногенная. Но если имеется моногенная устойчивость, то ее, как правило, предпочитают, так как в селекционной практике она проста в обращении, и прежде всего, потому что идеально подходит для защиты, с учетом ограничений во времени селекционного процесса. Вид поля, абсолютно без признаков болезней, как для селекционера, так и для производителя продукции, конечно, заманчив, поэтому постоянно ищут пути добиться эффективной защиты от болезней благодаря моногенной устойчивости.

полигенная  
устойчивость

- Поиск новых источников устойчивости. Так как моногенная устойчивость эффективна в течение ограниченного времени, то должен постоянно осуществляться поиск новых не использованных генов устойчивости. Часто такие гены могут быть обнаружены у диких родственников культурных растений. Такие гены следует передавать в селекционный материал, что конечно затратно, и сначала должно быть предусмотрено, чтобы их действие не было временным.

постоянно новые  
источники  
устойчивости

- Ген-менеджмент. Спектр рас возбудителя изменяется не внезапно, а изменения могут быть наблюдаемы в течение ряда лет. Это позволяет поэтому определить, против какого гена патогенность присутствует только в очень незначительной частоте, и такие гены могут затем эффективно использоваться в течение длительного времени. Если гены в течение длительного времени не применяют, то больше не имеется вирулентных рас, и «рециклинг» таких генов возможен. Теоретически управление генами очень эффективно, но практически трудно осуществимо. Так, для ярового и озимого ячменя предлагается, из эпидемиологических соображений, не применять гены устойчивости, но

«управление-  
генами, ген-  
менеджмент»

таким предложениям селекционеры следуют только ограниченно.

«пирамида»

- Пирамида. Под образованием «пирамиды устойчивостей» понимают комбинирование большого числа генов устойчивостей против болезни в одном генотипе. Возбудитель может поражать такой генотип, если у него для всех генов устойчивости одновременно имеются гены вирулентности.

многолинейные сорта

- Многолинейные сорта. У многолинейных сортов заменяют несколько генов устойчивости, но по-другому, чем при образовании пирамиды (пирамидирование), то есть создают комбинацию этих генов, но не в одном генотипе, а в сорте. Этот сорт представляет собой смесь различных линий, обладающих широкой генетической идентичностью, но несущих различные гены устойчивости. Селекция многолинейных сортов требует также как и «пирамидирование» очень высоких затрат для защиты против только одной болезни. Эта стратегия плохо применима и может применяться только тогда, когда определенная болезнь имеет решающее значение.

В заключение следует отметить, что едва ли существует много путей, чтобы достигнуть длительной эффективной устойчивости, потому что каждый из этих путей может содержать и недостатки. Эта проблема не решается и не решаема: окончательная длительная устойчивость вероятно никогда не будет достигнута, и селекция на такую устойчивость останется всегда невыполнимой задачей селекции растений.

### **Успехи селекции на устойчивость**

Селекция на устойчивость имеет растущее значение, также потому, что, благодаря малопольному севообороту усиливаются многие болезни растений. Несмотря на выявленные трудности, у селекции растений в общем и целом это получается, потому что уровень устойчивости у современных сортов постоянно улучшается. Данные таблицы 5.7 показывают это на примере пшеницы.

По всем важнейшим болезням сегодня более чем половина сортов имеет незначительную восприимчивость. Также имеется несколько сортов, у которых присутствует одновременно частичная устойчивость даже ко всем болезням.

генетическое разнообразие и сортосмеси

Высокое давление болезни часто возникает при относительно низком разнообразии нашего сельского хозяйства. Несколько видов возделываются на больших площадях, а

из них в свою очередь всего лишь несколько распространенных сортов. Болезни и вредители, которые могут заразить эти сорта, встречаются поэтому в условиях, способствующих оптимально быстрому распространению. Для увеличения генетического разнообразия уже десятилетия предлагают возделывать смеси из нескольких сортов. По сравнению с выращиванием одного генотипа в чистом виде, сортосмеси теоретически имеют следующие преимущества:

#### Преимущества сортосмесей

- часто определенный сорт в одном году неожиданно сильно поражается определенной болезнью; риск эпифитотий при возделывании смесей уменьшается;
- увеличение вирулентных рас на протяжении многих лет замедляется, если смешивались сорта с различными генами устойчивости;
- скорость распространения болезни в посевах снижается.

Последний из названных эффектов смесей является особенно актуальным, если возбудитель имеет короткий жизненный цикл, как например, мучнистая роса.

Мучнистая роса проходит в течение вегетационного периода хозяина чаще всего четыре поколения. Если исходить из скорости размножения 1 : 40, то из каждой споры мучнистой росы, которая к началу вегетационного периода поражает поле, после трехкратного размножения возникает 64000 спор. Благодаря возделыванию смесей, состоящих из двух разных устойчивых сортов, в среднем скорость размножения становится 1 : 20, то есть уменьшается вдвое, и из одной споры после трехкратного размножения возникает «только» 8000 спор.

Теоретические преимущества сортосмесей подтверждались многочисленными экспериментальными опытами. Часто сортосмеси показывают преимущества в урожае 2–4%, незначительную поражаемость болезнями и большую надежность в получении урожая. Тем не менее, возделывание смесей очень редко переходит в практику из стадии опы-

**Табл. 5.7. Успехи в селекции на устойчивость у озимой пшеницы в Германии: доля сортов с незначительной восприимчивостью (балл поражения от 1 до 4 по шкале от 1 до 9) от общего сортимента (по описаниям Госреестра)**

Болезнь	1986, %	1996, %	2006, %
Мучнистая роса	53	65	81
Листовой септориоз <sup>1</sup>	31	29	50
Желтая ржавчина	37	80	66
Бурая ржавчина	55	48	64
Фузариоз колоса	12	51	54
Бурая пятнистость	42	52	55
Все 6 болезней	3	9	18
<b>Число сортов в целом</b>	<b>60</b>	<b>65</b>	<b>113</b>

<sup>1</sup> септориоз только после 1988 г.

эпидемиология:  
пример, мучнистая роса

тов. К такому практическому применению относят смеси ярового ячменя, которые в Дании в 1989 г. занимали 15% и в ГДР 94% от всех посевов этой культуры.

сортосмеси очень  
успешны в ГДР

Большой эксперимент с возделыванием сортосмесей был проведен в ГДР. Здесь очень долгое время в производстве преобладали несколько сортов, так в 1978 г. на 400000 гектарах общей площади посевов ярового ячменя возделывались только два сорта: «Триумф» и «Надя», которые также несли моногенную устойчивость против мучнистой росы. Таким образом, всё больше увеличивалась поражаемость болезнью и всё больше возрастали расходы фунгицидов. Тогда с 1985 г. на большой площади стали возделывать сортосмеси, которые состояли из 3–5 компонентов, предварительно проверенных и одобренных для этих смесей.

смесь А: Сорт  
«Ами»

Компоненты сортосмесей несли различные гены устойчивости к мучнистой росе и были очень похожи по высоте растений, времени созревания и качественным характеристикам. Смеси как сорта имели собственные названия (Ами, Беми, Геми и т.д.) и также как сорта обрабатывались и продавались. В течение нескольких лет почти всё производство ярового ячменя в ГДР было переведено в смеси, что привело к снижению поражаемости мучнистой росой и сокращению применения фунгицидов.

С исчезновением ГДР закончилось и возделывание смесей зерновых в Германии.

недостатки  
сортосмесей.

Почему выращивание различных смесей не могло быть успешным? Были высказаны опасения, что выращивание смесей может привести к возникновению рас со сложной вирулентностью; эту опасность можно было также распознать при раннем непрерывном наблюдении за спектром рас. Официальные экспертизы, рекомендации и выращивание смесей существуют, но в нынешней организации сортоведения это связано с определенными трудностями.

возделывать  
несколько  
различных  
сортов!

Также при возделывании сортосмесей сталкиваются с большим сопротивлением перерабатывающей промышленности, в которой свою технологию имеет каждый из сортов, и, следовательно, много предпочтительнее партии из чистых сортов.

Многие положительные эффекты сортосмесей могут быть также достигнуты, если, по крайней мере, в компании или в регионе растут различные сорта, или другими словами, если генетическое разнообразие существует не внутри поля, но внутри региона. Почти всегда имеется большее число очень хороших сортов для использования, которые в пределах своих возможностей практически равноценны.

Необходимо избегать широкого возделывания только одного сорта.

**Пример из истории:**

**Поражение *Helminthosporium* у кукурузы в США**

Опасность узкого генетического разнообразия внезапно привела в начале 1970-х гг., в Соединенных Штатах к значительному поражению части кукурузного пояса грибковым заболеванием кукурузного листа *Helminthosporium maydis*. Все возделываемые в США тогда сорта были гибридные, которые содержали одинаковую стерильную цитоплазму. Было известно, что эта цитоплазма обладает высокой восприимчивостью к *Helminthosporium maydis*.

Эта болезнь впервые была отмечена в 1961 г. на Филиппинах, появилась через несколько лет в Мексике, и в 1968 г. ее в первый раз отметили на юге США. С сегодняшней точки зрения понятно, что продолжающийся на общей площади рост восприимчивых сортов кукурузы способствовал неминуемой катастрофе. В 1970 г. погибло 15% урожая кукурузы, а в некоторых южных штатах потери составляли более чем 50% и имели для некоторых фермеров катастрофические последствия.

→ Глава 17.1:  
Селекция гибридов – значение цитоплазмы

### **5.3. Толерантность против абиотических стрессов**

Селекция на устойчивость к абиотическим стрессовым факторам отличается в двух отношениях от селекции на устойчивость к вредителям и болезням: с одной стороны, это проще, поскольку нет взаимодействия двух организмов, и улучшение толерантности, следовательно, длительное и постоянное, а с другой стороны, оно является более трудным, поскольку абиотические факторы стресса, такие как «холод» или «засуха» являются понятиями более сложными и менее определенными, и к ним могут быть применены редкие селекционные методы в защищенном грунте или в лабораториях.

Важнейшими абиотическими факторами являются:

- недостаток или избыток воды,
- слишком высокие или слишком низкие температуры,
- незначительное или слишком высокое наличие минеральных питательных веществ, и
- засоление почвы.

важнейшие абиотические стрессовые факторы

Селекция на толерантность к каждому из этих факторов стресса связана с очень конкретными проблемами и не может быть представлена здесь в полной мере. В качестве примеров рассматриваются зимостойкость, толерантность к засухе и толерантность к высокому содержанию алюминия в почве.

### **Зимостойкость**

Зима в наших широтах является важнейшим абиотическим стрессовым фактором. В зависимости от года она может сопровождаться различными условиями, которые должны преодолевать растения: ранние морозы в начале зимы, очень низкие температуры в середине зимы, длительное сохранение снежного покрова, или поздние заморозки к началу оттаивания растений весной. «Зимостойкость» является поэтому примером очень сложной толерантности, которая состоит из ряда отдельных, частично независимых друг от друга свойств.

Прямой вред от мороза основан на образовании кристаллов льда в межклеточном пространстве, при котором разрушаются мембраны. Растения могут быть защищены благодаря действию двух различных механизмов.

механизмы  
толерантности к  
морозу

Некоторые виды имеют толерантность по отношению к образуемым кристаллам льда, хотя у них и есть некоторые повреждения, которые являются обратимыми. Другие виды производят вещества, которые полностью препятствуют образованию кристаллов льда, как, например, гликоль, который также используется и в автомобилях, где его добавляют в воду в качестве антифриза.

Повреждения при длительных морозных периодах основаны часто не напрямую на пониженной температуре. Благодаря движению почвы при меняющихся температурах это может привести к повреждению корней и меньшему контакту между корнями и почвой. Кроме того в замерзшей земле вода труднодоступна, поэтому во время зимы растения чаще засыхают, чем замерзают.

замерзать, или  
засыхать?

### **Толерантность к засухе**

Толерантность к засухе является во многих частях мира необходимым условием для любой продукции растениеводства. При этом для растений речь идет как о коротких периодах засухи, которые не наносят вред, но и о таком явлении, когда при незначительном количестве воды получают небольшой, но надежный урожай.

Толерантность к засухе может быть основана на различных механизмах, которые имеют различный эффект в зави-

симости от ситуации. Важнейшими из этих механизмов являются:

- эффективное поглощение воды мощной корневой системой,
- сокращение потерь воды через устьица и кутикулу, и
- способность уменьшать водный потенциал в тканях для поддержания физиологических процессов.

механизмы  
толерантности к  
засухе

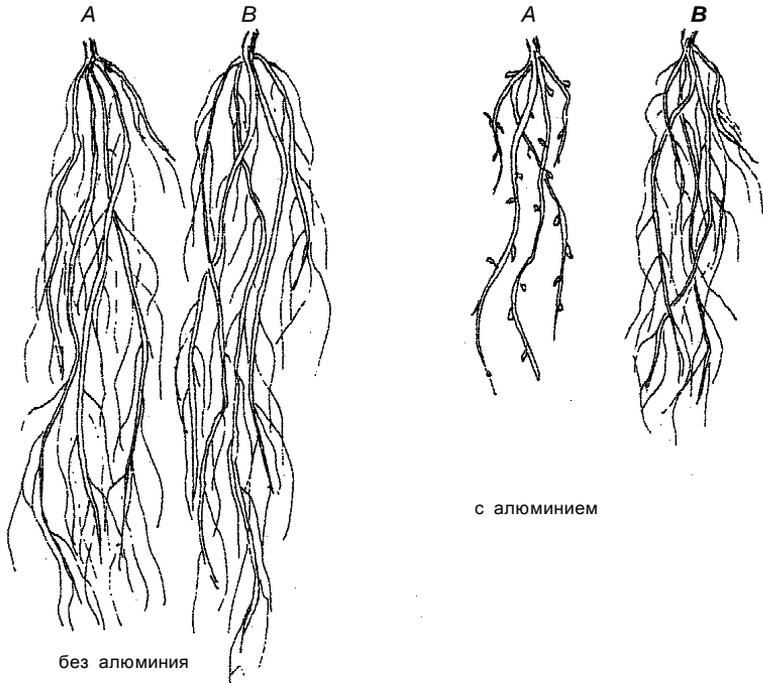
В зависимости от климатических условий, «засуха» имеет разный смысл и требует разных стратегий селекции. В Центральной и Северной Европе на легких почвах засуха может наносить вред ранним летом, когда после посева яровых культур выпадает малое количество осадков. По отношению к такой засухе являются толерантными такие генотипы, которые имеют быстрорастущую корневую систему и могут использовать запасы влаги из более глубоких слоев почвы. В аридных областях, напротив, ситуация полностью другая, здесь годовое количество осадков составляет 200–300 мм, и запасов влаги в почве практически нет. Здесь требуются генотипы, которые бы могли формировать урожай при очень малых количествах влаги. В регионах субтропиков годовое количество осадков связано с очень коротким периодом дождей. В таких условиях требуются быстрорастущие генотипы, которые должны закончить свое развитие до начала периода засухи. Они собственно не являются толерантными против стресса засухи, но должны избегать развития в стрессовых условиях (англ. *escape reaction*).

### **Высокая концентрация алюминия**

Алюминий в почве в высоких концентрациях действует на растения токсично. Эта проблема особенно возникает при низких значениях рН, так как тогда концентрация ионов алюминия в почвенном растворе возрастает. Токсичность алюминия имеет место прежде всего на тропических почвах с кислыми разностями и является приоритетом для селекции на толерантность к алюминию в таких условиях.

Большие различия в алюминиевой толерантности отмечают как между различными видами, так и между генотипами внутри одного вида. Толерантность обусловлена либо более низким усвоением алюминия, либо более слабыми повреждениями при метаболизме от высоких концентраций алюминия. Характерным признаком токсичного действия алюминия является торможение роста корней. На рисунке 5.5 показано, как при пониженном рН и высокой концент-

**Рис. 5.5.**  
Рост корня чувствительного (А) и толерантного (В) генотипа ячменя в питательном растворе рН 4 после добавления 50 мМ алюминия (по Lundborg и Mathiasson, 1991).



рации алюминия восприимчивые генотипы практически не образуют боковых корней. У толерантных генотипов, хотя вся корневая масса также снижает рост, формирование боковых корней происходит без помех.

#### **Обнаружение стрессоустойчивости**

При каждой оценке урожайности происходит непрямой отбор на толерантность к стрессовым факторам. Влияние многих стрессовых факторов год от года сильно отличается. Поэтому, например, селекция на зимостойкость в полевых условиях затруднена, так как часто зимы бывают умеренно мягкие, и невозможно найти различия между генотипами.

Эффективность природных стрессовых факторов может искусственно усиливаться. Озимые зерновые можно выращивать в ящиках, расположенных в естественных условиях, при которых мороз воздействует особенно сильно, и, кроме этого, они не покрываются защитным действием снежного покрова.

Для селекции на толерантность к засухе имеются устройства, при которых осадки уменьшают с помощью подвижной крыше (англ. *rain-cut shelter*).

Часто генотипы испытывают в экстремальных местностях, в которых особенно сильно следует ожидать наступле-

усиление  
стрессовых  
условий

проверка в  
экстремальных  
местностях

ния определенных стрессовых факторов. Для селекции на зимостойкость предлагаются местности, в которых испытуемый вид обычно не возделывается, потому что зимы слишком суровы в среднем в течение года.

Урожаи в таких местах, кроме распространенных мест возделывания, конечно невелики; поэтому оценка на урожай не проводится, но ведутся наблюдения за выращиванием на небольших участках.

Контролируемые условия для селекции на толерантность создавать часто затруднительно. Хотя вы можете отбирать на зимостойкость, путем помещения растений на время в морозильной камере, однако зимостойкость гораздо более сложное явление, чем просто толерантность к низким температурам.

Благоприятная ситуация для оценки толерантности на алюминий заключается в том, что понятно, как этот стрессовый фактор определяется. Как показано на рисунке 5.5, в питательном растворе на основе роста корней сравнительно легко оценить и распределить большое количество генотипов по толерантности. Кроме того, поскольку толерантность к алюминию наследуется моногенно, это свойство может быть относительно легко улучшено селекционным путём.

По толерантности к стрессовым факторам при селекции *in vitro* в культуре клеток возможно иметь упомянутые преимущества, так же, как и по устойчивости к болезням. Таким образом, около 40 лет пытаются с переменным успехом отбирать генотипы при повышенной концентрации солей в среде.

Конечно, для толерантности по отношению к большинству абиотических стрессовых факторов, корневая система имеет центральное значение, и этот фактор не может быть выявлен на уровне отдельных клеток. Поэтому возможности селекции *in vitro* по созданию толерантных генотипов следует в целом оценивать скептически.

### **Значение генетического разнообразия**

Часто абиотические стрессовые факторы год от года сильно отличаются и непредсказуемы. Поэтому и с этой точки зрения богатое генетическое разнообразие возделываемых сортов имеет большое значение. Всегда, если отдельный генотип возделывается на большой площади, существует риск потери урожая из-за непредвиденных экстремальных климатических условий. То, что сказано в раз-

селекция при контролируемых условиях

→ Рисунок 5.5

селекция *in vitro*

деле «Устойчивость», верно и для толерантности по отношению к абиотическим стрессовым факторам, разнообразие смесей часто оказывается выгоднее и безопаснее, чем использование отдельных генотипов в чистом виде.

#### **Пример из истории: вымерзание пшеницы в Советском Союзе**

Как и в примере из США, показанном в разделе 5.2, (большие потери урожая кукурузы из-за *Helminthosporium maydis*), в Советском Союзе в начале 1970-х гг. были большие потери, так как значительная часть пшеницы была уничтожена суровой зимой. Большую часть площади занимал один сорт. Этот сорт (Безостая 1) был популярен в связи с хорошими хлебопекарными качествами и высокими урожаями, но было известно, что его зимостойкость в суровые зимы была недостаточной. Тем не менее, на Украине в основном преобладал этот сорт. Зима 1971/1972 гг. была чрезвычайно суровой, и во многих местностях собрали половину обычного урожая.

В начале 1970-х гг. это было шоком, так как почти одновременно два самых мощных государства на земле встретились с гигантскими недоборами урожая. Важность богатого генетического разнообразия была тогда общепризнана. Хотя благодаря этому опыту мы сегодня имеем большее осознание проблемы, ситуация за последние десятилетия основательно не изменилась. Как показано в главе 2, она лежит не в первичных селекционных причинах: существует большое разнообразие сортов для выбора, но почти всегда на практике на больших площадях выращивают очень мало генотипов.

#### **Выводы**

1. При устойчивости к болезням и вредителям различают два типа. Моногенная устойчивость основана на действии отдельных генов; как правило, она нарушается вирулентностью паразита. Полигенная устойчивость является более долговечной по своей деятельности; но создавать селекционным путем ее труднее, и поэтому она используется реже.
2. Распространение болезней и вредителей уменьшается из-за генетического разнообразия. Оно может быть достигнуто путем возделывания большого числа различных генотипов в одном регионе, и благодаря сортосмесям.

3. Селекция на толерантность по отношению к абиотическим стрессовым факторам, таким как холод, засуха или повышенные концентрации алюминия в кислых почвах во многих регионах является важной проблемой. Такие стрессовые факторы являются часто очень сложными, и толерантность к ним контролируется многочисленными генами.

**Вопросы:**

1. Как называют устойчивость, которая наследуется одним геном?
  - монотонная
  - моногенная
  - моногамная
2. Почему вводит в заблуждение, когда говорят о «преодолении устойчивости»?
3. Почему селекция на устойчивость к вирусным болезням имеет большое значение?
4. Что понимают под «сверхчувствительностью»? Почему эту реакцию растений на восприимчивость к болезням селекционным путём относительно просто создать?
5. Какие факторы влияют на долговечность моногенной устойчивости?
6. Какие следующие высказывания (только одно) являются верными?
  - Молекулярные маркеры являются очень важными для нахождения новых генов устойчивости.
  - У известных генов устойчивости заменяется все чаще сложное тестирование устойчивости, благодаря анализу молекулярных маркеров.
  - Молекулярные маркеры могут использоваться только при полигенной устойчивости, так как число молекулярных маркеров очень велико.
7. Что понимают под «пирамидой» генов устойчивости (пирамидированием)?
8. Сортосмеси теоретически имеют много преимуществ, но практически почти не применяются. Почему? Как могут всё же достигаться многие благоприятные эффекты сортосмесей, благодаря производственному плану возделывания?
9. По каким причинам зимостойкость является трудной целью для селекционера?

10. Что понимают в связи с толерантностью к засухе под Escape-Стратегией (стратегия ухода)?

**Рекомендуемая литература:**

Раздел 10 в Hallmann et al. (2007) о механизмах устойчивости; раздел 21 в Asquah (2007) об устойчивости к абиотическому стрессу.

Asquah G. 2007. Principles of Plant Genetics and Breeding. Malden MA, USA: Blackwell.

Hallmann J., Quadt-Hallmann A., von Tiedemann A. 2007. Phytomedizin. Stuttgart: Ulmer.

## 6. Популяционная генетика

- 6.1. Некоторые основные понятия
- 6.2. Свободное опыление и инцухт
- 6.3. Селекция и мутации

Популяционная генетика изучает генетическую структуру популяций. Особый интерес представляет влияние репродуктивной системы, селекции и мутаций на генетическую структуру популяций растений. Базовые знания в области популяционной генетики важны для всех селекционеров, потому что селекционный отбор всегда происходит в популяциях растений. Популяционная генетика построена на основах классической и молекулярной генетики, базовые знания в этих областях представлены в следующих понятиях.

*«Я видел перед собой поставленный вопрос: Как будет вести себя менделеевское наследование при беспорядочном скрещивании. Менделеевский закон предусматривает только расщепления при абсолютном инбридинге, как он будет выполняться при полном отсутствии влияния людей».*

Вильгельм  
Вайнберг, 1908

### 6.1. Некоторые основные понятия

В этом разделе вводятся сначала некоторые понятия, которые имеют важное значение для характеристики популяций.

#### **Популяция**

Популяцией является группа растений, которая образует репродуктивное сообщество растений. Растения одной популяции объединены общим генетическим фондом (англ. *Genepool*), который передается при воспроизводстве потомства. Популяция непрерывна во времени, она состоит из следующих друг за другом поколений.

определение:  
популяция

#### **Репродуктивная система растений**

У высших растений существует, в основном, две репродуктивных системы, самоопылители и перекрестноопыля-

Табл. 6.1. Репродуктивные системы растений важнейших культур

Репродуктивная система растений	Пример	
Самоопыление Смешанный тип	Пшеница, ячмень, овес, рис, соя, горох, чечевица Рапс, бобы, сорго, хлопчатник	
Перекры́стное опыление	Конопля, инжир, шпинат Кукуруза, просо  Рожь, кормовые травы, клевер, сахарная свёкла, плодовые, капуста, горчица	двудомность  (различное время цветения) (самонесовместимость)

емые; в редких случаях встречается смешанный тип, включающий обе репродуктивные системы.

У **самоопылителей** размножение происходит благодаря оплодотворению женских гамет мужскими гаметами этого же растения.

У **перекры́стноопыляемых** оплодотворение, напротив, происходит гаметами различных растений. Имеются ряд механизмов, которые препятствуют самоопылению.

Репродуктивная система растений является весьма важной для генетической структуры популяции и для выбранных селекционных методов. Как мы увидим, самоопыление в нескольких поколениях растений приводит к растениям,

которые являются в значительной степени **гомозиготными**, в то время как при перекры́стном опылении растения по многим генам являются **гетерозиготными**. Поэтому селекционные методы для самоопылителей различаются, принципиально, от перекры́стноопыляемых. Репродуктивные системы растений отдельных важнейших видов приведены в таблице 6.1.

предотвращение самоопыления у перекры́стных

Перекры́стноопыляемые имеют различные механизмы для предотвращения самоопыления. Самым надежным способом для предотвращения самооплодотворения является разделение пола (**диэция**); это испытанный метод у людей и животных, но редкий у растений. При этом чаще всего можно найти, напротив, такие виды, у которых мужские и женские цветки возникают на одном и том же растении, но имеют **разное время цветения**.

определение: самонесовместимости

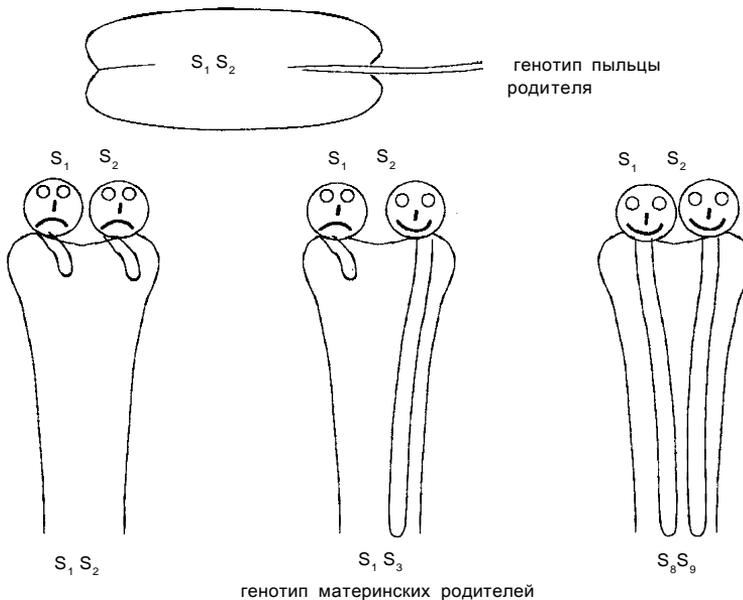
В этом случае могут раньше созревать или мужские органы (пыльники) (протоандрия), или женские органы (рыльца пестиков) (протогиния). До сих пор самым распространенным механизмом для предотвращения самоопыления является генетическая **самонесовместимость**. Под самонесовместимостью понимают генетический механизм, при котором предотвращается оплодотворение цветка пыльцой с этого же растения.

Имеются различные типы самонесовместимости, самая простая из них представлена на рисунке 6.1. Здесь самонесовместимость контролируется одним геном, у которого

имеется много аллелей. Оплодотворение возможно только в том случае, если пыльцевое зерно несет аллель самонесовместимости, который отличается от двух аллелей материнского растения (гаметофитная самонесовместимость). При спорофитной самонесовместимости механизм взаимодействия аллелей сложнее.

Благодаря самонесовместимости исключается не только прямое самооплодотворение, но и любое оплодотворение между различными растениями одного генотипа. Самонесовместимость была открыта, когда в конце девятнадцатого века закладывались большие плантации садов одного сорта. Несмотря на обильное цветение и хорошее посещение насекомыми, на деревьях отсутствовали плоды. Многие сорта плодовых на самом деле являются самонесовместимыми, и благодаря вегетативному размножению идентичны по этим генам, поэтому в посадки должны включаться для опыления и формирования плодов дерева сорта-опылителя с другим аллелем гена самонесовместимости.

Классификация растений на самоопылителей и перекрестноопыляемых — это, конечно, упрощение. Существует также смешанное оплодотворение (англ. *mixed mating*), при котором семена на одном и том же растении образуются частично от самоопыления, частично от перекрестного опыления. Некоторые важнейшие виды плодовых с смешанным оплодотворением приведены в таблице 6.1. Доля самоопы-



**Рис. 6.1.** Самосовместимость и самонесовместимость при взаимодействии S аллелей

→ Глава 6.1. ления, или перекрестного опыления зависит очень сильно у этих видов от генотипа и от влияния окружающей среды.

Кроме того, на репродуктивную систему культурных растений сильное влияние оказывает селекция. Так, в качестве примера, старые сорта рапса на 30% показывали себя как перекрестноопыляемые, но сегодня культура в результате влияния селекции рассматривается как самоопылитель, и таким образом неосознанно происходит избавление от перекрестноопыляемых, в результате чего доля перекрестного опыления у современных сортов рапса находится вероятнее всего ниже 10%. Также исходно чистые перекрестноопыляемые кукуруза и рожь в результате селекционной работы приобрели смешанное опыление. При этом механизмы для преодоления самоопыления были созданы селекционным путем (ЦМС).

→ Глава 17.  
Гибридная  
селекция

Генотипы кукурузы, которые сейчас используют в селекции гибридов, различаются не только по мужским и женским цветкам, но и являются частично самофертильными (20%). В гибридной селекции ржи используются самофертильные генотипы без самонесовместимости, у которых наблюдается около 40% самоопыления.

### Частота генотипов и аллелей

Важнейшей целью популяционной генетики является описание изменений генетической структуры популяций. Для генетической характеристики популяции существует два различных способа, между которыми нужно проводить четкое различие: в одной популяции либо учитывают частоту различных **генотипов**, либо частоту отдельных **аллелей**.

две перспективы:  
генотипы,  
или аллели

Каждый генотип имеет для каждого гена две аллели. Если в популяции встречаются аллели  $A$  и  $a$ , то, следовательно, имеются генотипы  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ .

Эти два способа описания популяции представлены на примере в таблице 6.2. Популяция-пример из 200 растений, может описываться, либо из относительной частоты трех генотипов (обозначенных прописными буквами  $P$ ,  $H$  и  $Q$ ), либо из относительной частоты обеих аллелей (обозначенных строчными буквами  $p$  и  $q$ ).

Популяционная генетика имеет дело с факторами, которые приводят к изменению частот аллелей и генотипов. Частота аллелей изменяется, прежде всего, благодаря мутациям и селекции. Каждое изменение частоты аллелей приводит обязательно к изменению частоты генотипов. С другой

стороны изменения частоты генотипов могут происходить без изменения частоты аллелей; это происходит при инцухте, на котором мы позже ближе остановимся.

Описание популяции с частотами аллелей, очевидно, проще, чем описание частот генотипов; так как  $p + q = 1$ , то достаточно знаний одной из двух частот аллелей.

Но только частота генотипа дает полное описание популяции; как мы видели, она может быть получена из расчета частоты аллелей. С другой стороны, невозможно вывести из частоты аллелей частоту генотипов; например, популяция была бы допустима, в которой были представлены три генотипа из таблицы 6.2 на 70, 100 и 30 растений; хотя здесь совершенно разные частоты генотипов, эта популяция имеет частоту аллелей  $p = 0,60$ .

Имеется, конечно, очень важная ситуация, при которой частота генотипов непосредственно высчитывается из частоты аллелей, а именно свободным опылением.

Частота аллелей, или частота генотипов?

→ Табл. 6.2

## 6.2. Свободное опыление и инцухт

Свободное опыление, или панмиксия (англ. random mating) обозначает, что любое скрещивание между двумя растениями одной популяции является равновероятным.

Ярким примером свободного опыления является ржаное поле: на цветке пыльники лопаются и выпускают пыльцу в воздух, так, что возникает большое облако пыльцы. Эта пыльца затем опускается на посеы ржи и оплодотворяет женские органы цветка.

Тем не менее, абсолютно свободное опыление — понятие условное. Это потребовало бы, чтобы каждый генотип имел равное количество женских цветков, производил бы равное количество пыльцы, цветение происходило бы одновременно, и чтобы при оплодотворении отсутствовал бы выбор между различными генотипами пыльцы. Ни одно из этих условий обычно полностью невыполнимо, тем не менее, репродуктивная система у большинства перекрестно-

определение: свободное опыление

перекрестное опыление и случайные скрещивания

Табл. 6.2. Частота генотипов и аллелей в одной популяции				
Генотип	Число растений	Частота генотипов	Аллель	Частота аллелей
AA	100	$P = 0,50$	A	$P = p + S H = 0,60$
Aa	40	$H = 0,20$		
aa	60	$Q = 0,30$	a	$q = Q + S H = 0,40$
Сумма	200	$P + H + Q = 1$		
				$p + q = 1$

пыляющихся растений очень близка к свободному опылению.

**Равновесие Харди-Вайнберга**

Генотипы популяции от свободного опыления находятся в так называемом равновесии Харди-Вайнберга. Оно получило свое название по имени английского математика G.H. Hardy и штуттгартского врача и любителя естествоиспытателя W. Weinberg, которые в 1908 г. независимо друг от друга обнаружили фундаментальные законы для популяций перекрестноопыляемых.

Равновесие Харди-Вайнберга является простым для понимания, если исходить из поколения высших растений, представленных на рисунке 6.2. Если в одной из популяций гаплоидные гаметы имеют частоту аллелей  $p$  и  $q$ , то возможные генотипы после случайного скрещивания могут быть показаны в комбинации квадрата, нарисованного на рисунке. При этом после случайного оплодотворения частоты генотипов приведены как продукт соответствующих гамет, для  $AA$ , как  $p \times p$ , для  $Aa$ , как  $p \times q$  и  $q \times p$ , и для  $aa$  как  $q \times q$ . После свободного опыления частота генотипов  $AA$ ,  $Aa$  будет как  $p^2$ ,  $2pq$  и  $q^2$ . В мейозе генотип  $AA$  образует только споры с аллелью  $A$ , а генотип  $Aa$  по половине спор с аллелями  $A$ , или  $a$ . Частота аллелей  $A$  после мейоза составляет  $p^2 + pq = p(p + q)$ . Так как,  $p + q = 1$ , то частота  $A$  и  $p$  поэтому неизменна. Соответственно сохраняет аллель  $a$  частоту  $q$ . Популяция при случайных скрещиваниях находится в равновесии.

Godfrey H. Hardy  
(1877–1947)  
Wilhelm Weinberg  
(1862–1937)

Равновесие Харди-Вайнберга имеет три существенных свойства:

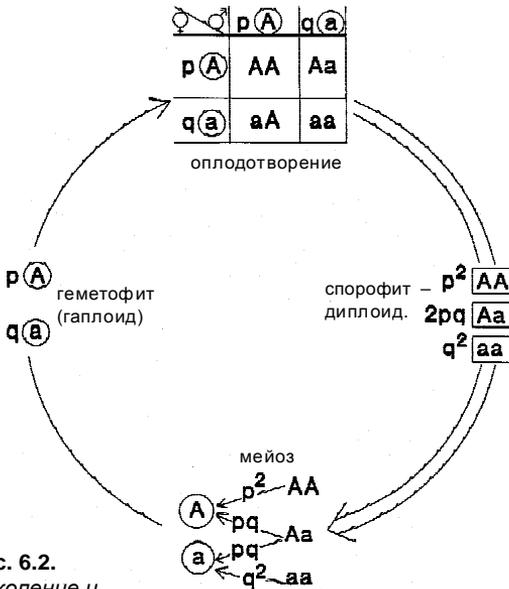


Рис. 6.2. Поколение и равновесие Харди-Вайнберга.

- Частота генотипов является результатом частоты аллелей; поэтому частоты генотипов популяций от случайных скрещиваний постоянны, поскольку частоты аллелей не изменяются.

- Этот постоянный состав одной популяции (равновесие Харди-Вайнберга) достигается уже благодаря одному поколению свободного опыления.

- В равновесии Харди-Вайнберга имеют место генотипы AA, Aa и aa с частотами  $p^2$ ,  $2pq$  и  $q^2$ .

Особенно интересные выводы допускает 3-й пункт. Если популяция содержит аллели, которые являются редкими, то популяции от случайных скрещиваний имеют очень характерную структуру. Для примера Мы возьмем две аллели, у которых, одна (A) имеет частоту 99%, а другая (a) 1%, итак  $p = 0,99$  и  $q = 0,01$ . Это приводит к частотам генотипов:

Генотип AA:  $p^2 = 0,981$

Генотип Aa:  $2pq = 0,0198$

Генотип aa:  $q^2 = 0,0001$

Мы видим в этом примере, что редкие аллели встречаются в популяции почти исключительно у гетерозиготных генотипов: генотип Aa встречается в 198 раз чаще, чем гомозиготный рецессивный генотип aa. Это в основном последствия того, что редкая аллель является рецессивной. Предположим сначала, что аллель является с желаемым признаком.

редкие аллели в популяциях от случайных скрещиваний

Такой признак было бы трудно найти в популяции, так как он обнаруживается только в очень редких рецессивных гомозиготных генотипах. Таким образом, популяции при свободном опылении очень богаты редкими аллелями, которые обычно не видны. Селекционным мероприятием, обнаруживающим это богатство, является инцухт, к которому мы вернемся в следующем разделе.

редкая аллель с желаемым признаком

Если наследование редкой аллели (a), напротив, является нежелательным свойством, то, как это следует из равновесия Харди-Вайнберга, такая работа редко приводила к успеху. Конечно, именно по этой причине также трудно удалять такие аллели из популяции. Как мы позже увидим, селекция против редких рецессивных аллелей при свободном опылении с помощью отбора практически неэффективна.

редкая аллель с нежелательным свойством

Поэтому в популяциях от случайных скрещиваний многочисленные неблагоприятные аллели могут быть скрыты. Сами аллели наследуют сильные дефекты, или даже летальные и остаются действовать на низких частотах в популяции; это называют **генетическим грузом** (англ. *genetic load*).

определение: генетический груз

### Инцухт, инбридинг

Под инцухтом понимают систему размножения растений, при котором скрещивание с генетически подобными растениями более вероятно, чем при случайном скрещивании.

определение: инцухт

Самым сильным инцухтом, является **самооплодотворение (самоопыление)**. Это наиболее важный способ инцух-

та у растений и поэтому мы будем рассматривать только этот случай.

Генетические последствия самоопыления показаны на рисунке 6.3. Сначала мы исходим из скрещивания между двумя родителями, которые отличаются только одним геном.

→ Рис. 6.3

самоопыление:  
гетерозиготность  
уменьшается  
вдвое, а гомози-  
готность увеличи-  
вается соответ-  
ственно

Гомозиготные генотипы имеют после самоопыления только гомозиготное потомство, у гетерозиготных генотипов, напротив, только половина потомства гетерозиготна, а другая половина гомозиготна. Таким образом, несколько самоопылений приводит к быстрому увеличению гомозиготности. После пяти последовательных самоопылений только 3% растений остаются гетерозиготными. При полной гомозиготности частота обоих генотипов (AA и aa) является равной частоте аллелей (p и q).

При рассмотрении более чем одного гена этот прогноз в принципе такой же. Отличия от ранее рассмотренной ситуации с одним геном такие:

- После самоопыления возникают гомозиготные генотипы не только двух родительских генотипов, а путем создания рекомбинаций и новые генотипы; в этом и заключается селекционный смысл скрещивания гомозиготных родителей.

инцухт  
по нескольким  
генам

- Генотипы, которые гомозиготны по всем генам одновременно, существуют реже, чем те, которые являются гомозиготными по одному гену; поэтому даже после нескольких самоопылений большинство генотипов являются еще гетерозиготными для некоторой части генов.

определение:  
инцухт-  
коэффициент

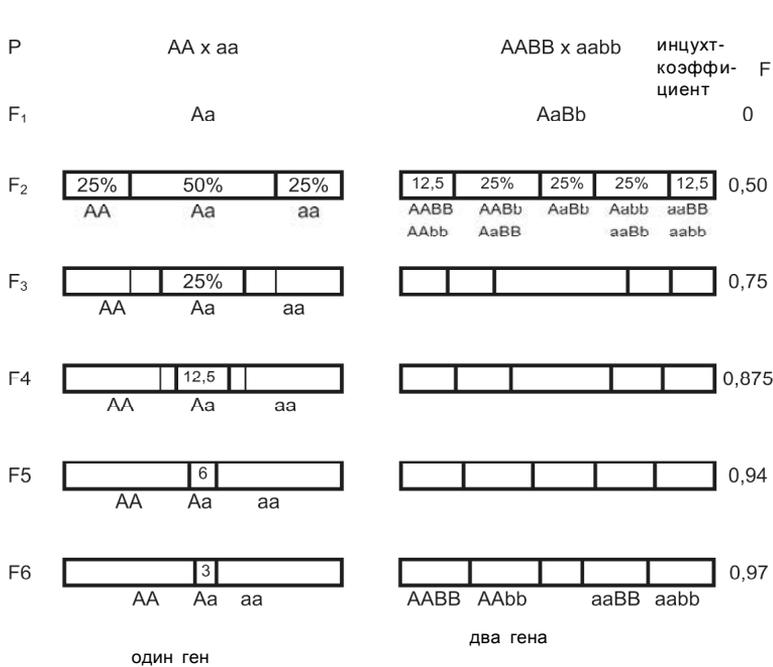
Степень инбридинга можно количественно определить **инцухт-коэффициентом**, который измеряет снижение гетерозиготности.

Мы называем гетерозиготность в исходной, неотселектированной популяции  $H_0$ , а гетерозиготность в одном поколении t как  $H_t$ , таким образом, инцухт-коэффициент этого поколения:

$$F_t = (H_0 - H_t) / H_0$$

Инцухт-коэффициент F может принимать значения от 0 до 1; без инцухтирования  $H_0 = H_t$  и инцухт-коэффициент при этом равен 0; при полной гомозиготности  $H_t = 0$  и инцухт-коэффициент при этом равен 1.

Инцухт-коэффициент независим от числа генов, он имеет только различные значения: если родители различаются только по одному гену, то через пять самоопылений 97% растений становятся гомозиготными; если растения, напротив различаются по многим генам, то у растений в среднем 97% этих ге-



**Рис. 6.3.**  
Увеличение гомозиготности при самоопылении для одного или двух генов.

нов становятся гомозиготными. При очень большом числе генов гомозиготные растения встречаются очень редко.

Инцухт-коэффициент является мерой для относительного сравнения гетерозиготности исходной популяции; он всегда относится к исходной популяции, которая определяется, как «беспородная». Так коэффициент инцухта не является абсолютной мерой, поскольку какая-то доля от общего числа генов является гомозиготной; это зависит не только от коэффициентов инцухта, а зависит также от того, как велика была генетическая изменчивость и, какой была гетерозиготность в исходной популяции.

**Небольшие популяции**

До сих пор мы молчаливо предполагали, что изучаем очень большие популяции. В селекции это действительно бывает часто, но не всегда. Для небольших популяций из нескольких растений многие утверждения, сказанные выше, можно применить только ограниченно: так, например, при редкой аллели а ( $q = 0,01$ ) частота гомозиготного генотипа aa составляет только 0,0001, и может реализоваться только в очень больших популяциях. В популяции из 10 растений частота генотипа aa может быть только 0, или 0, 10, или больше.

В небольших популяциях встречаются две особенности, случайный эффект, дрейф, и систематический эффект, ин-

определение дрейфа

**цухт.** Под дрейфом понимают случайные колебания частот аллелей в ходе последующих поколений.

Существует популяция, которая состоит, например, только из 5 растений, поэтому в создании такой популяции принимали участие 10 гамет. Эти половые клетки происходят от предыдущего поколения; но они представляют не обязательно точно такие частоты аллелей этого поколения, они могут варьировать случайно. Эти случайные эффекты выборки могут быть тем сильнее, чем меньше популяция. Особенно важным является дрейф, когда частота аллелей близка к 0 или 1; вы можете представить, что на самом деле произошло, что случайно в передаче от одного поколения к другому одна аллель теряется в популяции, а другие фиксируются. Этот эффект дрейфа не может быть отменен: также если в более поздних поколениях численность популяции увеличивается, благодаря потерям дрейфа потери аллелей остаются, и в популяции будут в наличии только фиксированные аллели.

«Потеряно значит потеряно, закреплено значит закреплено»

В селекции любой жесткий отбор неизбежно приводит к дрейфу: если, например, после очень суровой зимы выжили лишь несколько растений из популяции, что заманчиво; но в то же время и опасно использовать эти несколько растений для создания новой популяции. Заманчиво, так как такая новая популяция, конечно, будет иметь более повышенную зимостойкость, но может также быть и опасным, так как благодаря дрейфу ценные благоприятные аллели для всех других признаков, характеризующих устойчивость и качество, могут быть потеряны.

инцухт в небольших популяциях

Также небольшие популяции приводят к **инцухту**. Если, к примеру, популяция состоит всего из пяти растений, то при случайном скрещивании пятая часть всех возможных скрещиваний будут являться самоопыленными видами скрещиваний. При самонесовместимости это и не может быть самоопылением, но в следующем поколении это приводит к скрещиваниям с братьями и сестрами и сводными братьями и сестрами

Дилемма при долгосрочном отборе

Инцухт в небольших популяциях увеличивается с каждым поколением. Даже в относительно больших популяциях следует поэтому ожидать долгосрочного увеличения инцухта. Это приводит при долгосрочном отборе к селекционной дилемме: с одной стороны, максимально возможная часть популяции должна проходить через отбор, чтобы избежать дрейфа и инцухта, с другой стороны, селекционный успех естественно больше, чем жестче вы проводили отбор.

### 6.3. Отбор и мутации

Отбор и мутации — два фактора, которые даже в больших популяциях приводят к изменению частот аллелей. Сначала рассмотрим влияние каждого из этих факторов в отдельности, а затем очень кратко общую ситуацию взаимодействия этих факторов.

#### Отбор

Отбор означает в общем случае, что различные растения популяции сильно отличаются по вкладу в следующее поколение. Относительный вклад генотипа в следующее поколение называется **пригодностью**.

определение:  
отбор и пригодность

Генотип с наибольшим потомством получает при этом значение 1, другие генотипы имеют значение между 0 и 1. Понятие пригодности относится исключительно к репродуктивной функции: активно растущее растение с высокой биомассой, если оно не образует семян, имеет пригодность 0.

В качестве примера, рассмотрим ген, аллель которого является рецессивом. Мы предполагаем, две различные ситуации:

- эффект отрицательный, и отбор направлен против, и
- имеет то преимущество, что отбор, благоприятен для этой аллели.

Три возможных генотипа имеют значения пригодности

Генотип:	AA	Aa	aa
Пригодность (1.)	1	1	1-s
Пригодность (2.)	1-s	1-s	1

Относительный недостаток пригодности называют **коэффициентом отбора**, и обозначают символом  $s$ . Большее значение  $s$  эквивалентно сильному отбору; генотип не проявляется в следующем поколении, если он является летальным, или элиминируется посредством селекционного отбора, то есть  $s = 1$ .

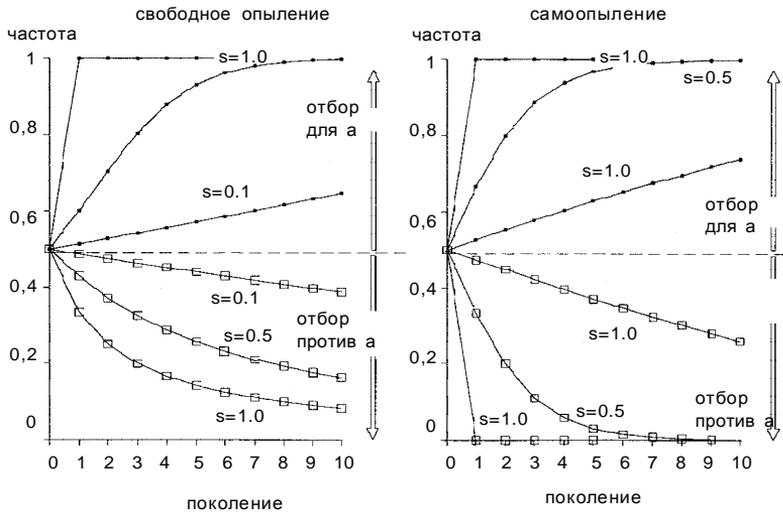
определение:  
коэффициент отбора

Эффективность отбора зависит не только от коэффициента отбора, но также и от определенной частоты аллелей и от системы скрещиваний. Отбор в пользу или против рецессивно действующей аллели показан на рисунке 6.4.

→ Рис. 6.4

Рассмотрим сначала ситуацию случайного скрещивания, показанную на рисунке слева. При низких коэффициентах отбора ( $s = 0,1$ ) изменения в частоте аллелей проявляются медленно, почти линейно, и аналогичны в обоих направлениях. При усиленном отборе, напротив, они различаются по обоим направлениям. Частота рецессивной аллели увеличивается

**Рис. 6.4.**  
Изменения частоты аллели *a* при отборе в пользу, или против этой аллели



просто; при  $s = 1$  это может закрепляться уровнем жесткости отбора в популяции, так как только гомозиготные рецессивные генотипы вносят свой вклад в следующее поколение. Такие аллели удаляются из популяции, однако это невозможно при практически максимально возможном коэффициенте отбора  $s = 1$ , снижается частота сильно только в первых поколениях, чтобы затем изменяться очень медленно. Это происходит потому, что при свободном опылении в соответствии с равновесием Харди-Вайнберга, те редкие аллели, которые имеются в наличии, являются почти исключительно гетерозиготными, и поэтому не могут быть отобранными.

Свободное опыление: отбор против редких рецессивных аллелей мало эффективен

При свободном опылении рецессивная аллель может также быстро закрепиться в популяции, но практически не удаляется из нее. К каждой рецессивной аллели имеется доминантная аллель, и это, конечно, верно и с точностью до наоборот: при случайном скрещивании доминантные аллели могут быстро удаляться из популяции, но практически не закрепляются.

Теперь рассмотрим отбор в популяции самоопылителей, где представлены только гомозиготные генотипы. Для такой популяции мы имеем в двух, описанных выше ситуациях, следующие значения пригодности:

Генотип:	AA	aa
Пригодность (1.)	1	1-s
Пригодность (2.)	1-s	1

Рисунок 6.4 показывает, что у самоопылителей отбор быстрее и эффективнее, и что успех в обоих направлениях отбора протекает равно быстро. Самая большая разница между популяциями от свободного опыления и от самоопыления состоит в отборе к рецессивно действующей аллели; такой отбор при свободном опылении имеет очень маленькую эффективность, у самоопылителей напротив, очень эффективен. Благодаря самоопылению популяция может эффективно «очищаться» от нежелательных рецессивных аллелей, а желательные редкие аллели легче обнаруживаются.

самоопыление:  
отбор эффективнее и быстрее

Как показывает рисунок 6.4, при больших коэффициентах отбора ожидается, что отбор после 10 поколений останавливается, или, по крайней мере, происходит очень медленно. В выраженности важнейших хозяйственных признаков принимают участие очень многие гены, но только с небольшим различием между аллелями.

Это объясняет, тот факт, что в селекции можно наблюдать успешный отбор очень часто в виде длинной линии. Классический пример этого описан во вставке 6.1.

→ Вставка 6.1

### Мутация

Мутация — изменение структуры или числа генов организма. Это могут быть изменения информации, сохраняемой в ДНК, или хромосомные числа. Мутации могут быть спонтанными или индуцированными. Различают **генные мутации** (изменение отдельных пар оснований), **хромосомные мутации** (изменения внутри структуры хромосом), или **геномные мутации** (изменения числа целых хромосом, или хромосомных наборов).

определение:  
мутация

Ниже будут рассмотрены только генные мутации.

→ Глава 12

Спонтанные мутации являются редкими событиями, и чтобы понять их точную частоту, требуются большие усилия и очень тщательное проведение эксперимента. Частоте мутаций на кукурузе, легко узнаваемых морфологически, посвящены обширные классические исследования, которые J.L. Stadler провел в 1940 г.

спонтанная  
мутация

Небольшой отрывок из этих работ приведен в таблице 6.3. Как вы можете видеть, частоты спонтанных мутаций отдельных генов могут быть самыми разными. В популяционно-генетических расчетах, как правило, исходят из нормы в 10 мутаций на 1000000 гамет; тем не менее, это несколько умозрительно.

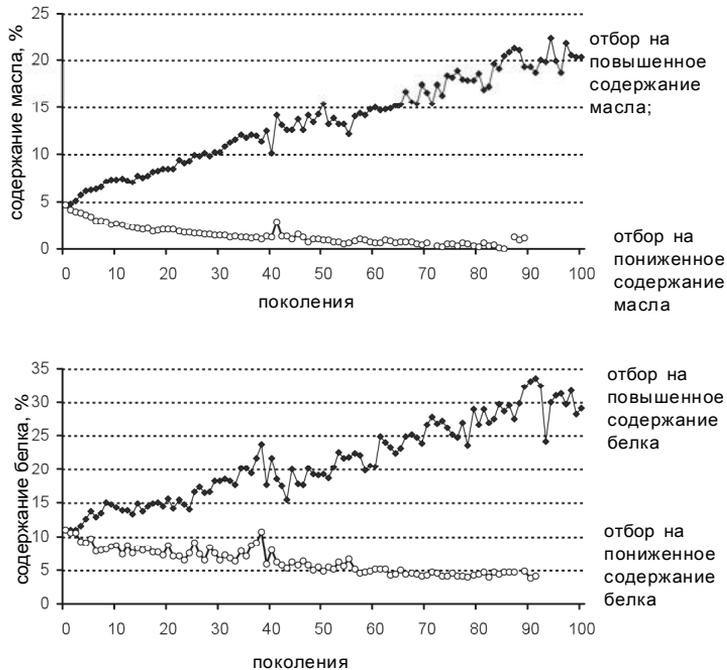
Мутации, перечисленные в таблице 6.3, все возникли в направлении от доминантного к рецессивному генотипу.

### Вставка 6.1: Долгосрочный отбор на содержание масла и белка у кукурузы

В университете Иллинойса (США) в 1896 г. был начат знаменитый долгосрочный эксперимент, который продолжается и до сего дня. Он должен был изучить, насколько сильно состав зерна может изменяться, благодаря отбору. Сначала 163 початка сорта “White Burg” были проанализированы на содержание масла и белка и разделены на четыре популяции, с высоким, или низким содержанием масла, или белка. С тех пор проводится непрерывный отбор в каждом поколении по всем четырем направлениям. Результаты работы после 100 поколений показаны на следующем рисунке.

Эти результаты являются неожиданными, на первый взгляд, потому что теория, показанная на рисунке 6.4, создает впечатление, при отбо-

ре границы отборов сталкиваются скоротечно. Это также верно, когда рассматривают отдельные гены с большим коэффициентом отбора. Наиболее селекционно интересные признаки, как содержание масла и белка, изучаемые здесь, управляются многими генами, каждый из которых подлежит только низкому давлению отбора. Таким образом, можно на протяжении многих поколений почти линейной селекционной работы добиться успеха. При отборе на повышение содержания масла и белка границ не отмечалось, поэтому есть тенденции к снижению селекционного успеха. При отборе на низкое содержание белка, однако, существует физиологический предел: очевидно, что зерновка кукурузы должна иметь около 5% белка, чтобы быть способной к прорастанию.



**Рис. 6.5.**  
Изменения в  
содержании  
масла, или белка,  
благодаря 100  
поколениям  
искусственного  
отбора (по Dudley  
и Lambert, 2004).

Табл. 6.3. Частота спонтанных мутаций по признакам зерна кукурузы (по Stadler из Suzuki et al., 1989)			
Мутация	Эффект	Число проверенных гамет	Мутаций на миллион гамет
R→r	Бесцветный, вместо красного алейронового слоя	554786	492
I→i	Окрашенный, вместо бесцветного алейронового слоя	265391	106
Pg→pg	Красный вместо пурпурного алейронового слоя	647102	11
Y→y	Бесцветный, вместо желтого эндосперма	1745280	2
Sh→sh	Сморщенный эндосперм	2469285	1
Wx→wx	Эндосперм, содержащий амилопектин	1503744	0

Мутации в противоположном направлении называют **возвратными мутациями**, они возникают гораздо реже; частота появления возвратных мутаций составляет порядка одной десятой от «обычных» мутаций.

Можно предложить два общих правила:

- Мутации от доминантной к рецессивной аллели появляются много чаще, чем наоборот.
- Эффект рецессивных аллелей, как правило, благоприятнее, чем доминантных.

Из этого следует, что эффект от мутаций, как правило, невыгоден. Это объясняется тем, что мутации на молекулярном уровне основаны на случайных вариациях последовательности ДНК.

Таким образом, могут происходить замены аминокислот или даже прерываться трансляция.

Гораздо реже бывает, что функция фермента улучшается, чаще его функции полностью теряются. Тем не менее, это не правило, поскольку в диплоидных клетках нормальные копии гена все еще присутствуют. Такие мутации являются рецессивными и становятся эффективными только будучи гомозиготными.

### Мутация и отбор

Так как мутации являются очень редким явлением, и вряд ли приводят к изменениям в частоте аллелей, можно было бы предположить, что они бессмысленны для селекции растений. Мутации несут при этом возможность получения генетической изменчивости в популяциях. Как упоминалось, мутации имеют особенно неблагоприятные и нежелательные эффекты, и, следовательно, выступают против естественного отбора. Поэтому в популяции существует **равно-**

мутации, чаще всего, невыгодны и рецессивны

**весие частот** для долгосрочных и неблагоприятных аллелей: неблагоприятные аллели действительно подавляются путем естественного отбора, но они постоянно создаются заново, благодаря мутациям. Таким образом, в природных популяциях долгосрочно поддерживается наличие и сохранение неблагоприятных аллелей. Это имеет большое селекционное значение, так как аллели, которые с точки зрения естественного отбора являются «вредными», с точки зрения селекции могут быть весьма желательными.

**Выводы:**

1. Для генетической структуры популяции репродуктивная система имеет решающее значение. Различают самоопылителей и перекрестноопылителей; у последних имеется генетическая самонесовместимость, или другие механизмы, которые предотвращают самоопыление. Структура популяции может быть описана, либо частотой генотипов, либо частотой аллелей.
2. При свободном опылении, частоты генотипов могут быть рассчитаны из частоты аллелей; после одного случайного скрещивания у генотипов достигается равновесие Харди-Вайнберга, которое больше не может быть изменено, пока не изменится частота аллелей. Редкие аллели встречаются при этом равновесии почти исключительно у гетерозиготных генотипов. Инцухт приводит к увеличению гомозиготности; степень инцухта измеряется коэффициентом инцухта  $F$ . Небольшая численность популяции также приводит к инцухту.
3. Эффект отбора зависит от коэффициентов отбора и от системы скрещивания. Отбор является малоэффективным, если рецессивно действующие аллели должны удаляться из популяции от свободного опыления. Считается, что краткосрочные мутации мало эффективны, так как они встречаются очень редко. Но в долгосрочной перспективе равновесие между мутациями и естественным отбором способствует поддержанию генетической изменчивости в популяции.

**Вопросы:**

1. У каких важных культурных растений тип репродуктивного размножения представляет собой сочетание самоопыления и перекрестного опыления?

2. Какие три наиболее важных механизма для предотвращения самоопыления?

3. Какое из следующих высказываний является верным (только одно)?

– Частота генотипов получается путем возведения в квадрат частоты аллелей;

– Частота генотипов может быть всегда рассчитана по частотам аллелей;

– Частоты аллелей могут быть всегда рассчитаны по частотам генотипов.

4. Три популяции (1, 2 и 3) имеют следующие частоты генотипов. Какая из этих популяций находится в равновесии Харди-Вайнберга? Почему?

	1	2	3
AA	0,16	0,30	0,25
Aa	0,48	0,40	0,50
aa	0,36	0,30	0,25

5. Какова средняя гетерозиготность в потомстве полностью гетерозиготного растения, которое дважды было самоопылено?

6. Какие два эффекта имеет очень небольшая по численности популяция?

7. В чем отличие понятия «фитнес-пригодность» в популяционной генетике, от разговорного использования данного слова, например, «фитнес-студия»?

8. Что такое коэффициента отбора?

9. Как вы можете объяснить, что при очень длительном отборе (100 поколений) наблюдается еще линейный успех, и не достигнуты границы отбора?

10. Почему отбор и мутации ведут к стабильному равновесию частот аллелей популяции?

#### **Рекомендуемая литература:**

Seyffert (2003) об основных классической генетики; Schüler et al. (2001) как краткое введение; Falconer и Mackay (1996) как надежная стандартная оценка.

Falconer D.S., Mackay T.F.C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Harlow, UK: Longman.

Schüler L., Swalve H., Götz K.-U. 2001. Grundlagen der Quantitativen Genetik. Stuttgart: Ulmer.

Seyffert W. (Hrsg.) 2003. Genetik, 2. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag.

*«Взрослые люди имеют склонность к числам. Если вы им расскажете о новом друге, они спросят Вас. Сколько ему лет? Как много он весит? Как много заработал его отец? Затем вы подумаете, а зачем вам это знать».*

*«Маленький принц», Антуан де Сент-Экзюпери, французский писатель (1900–1944)*

## 7. Количественная генетика

- 7.1. Количественная изменчивость
- 7.2. Наследуемость
- 7.3. Взаимодействие генотип-среда
- 7.4. Анализ генетической ценности
- 7.5. Идентификация отдельного гена (QTL-анализ)

Особенностями наследования количественных признаков занимается количественная генетика, она принадлежит наряду с популяционной генетикой к важнейшим основам селекции растений. Две причины могут вести к появлению непрерывной изменчивости:

- на значения признака могут влиять факторы окружающей среды, и
- в формировании признака могут принимать участие несколько, или даже очень много генов.

Почти всегда обе причины одновременно имеют место. Кроме того может происходить взаимодействие между генотипом и средой. С использованием молекулярных маркеров можно разделять количественную изменчивость по вкладу отдельных генов (англ. QTL — quantitative trait loci — локус количественного признака).

### 7.1. Количественная изменчивость

Генетика как современная наука имеет свою отправную точку в экспериментах Менделя по скрещиванию гороха, однако известно, что современники Менделя придавали им мало внимания. Это было, вероятно, потому что Менделем были изучены свойства только с четко различающимися признаками, так, например, белый/красный цвет цветка и гладкая/морщинистая форма семян. Такие **качественные** признаки с **прерывистой изменчивостью**, при которой

Таблица 7.1. Селекционные цели с качественной, или количественной изменчивостью		
Селекционная цель	Качественная изменчивость	Количественная изменчивость
Урожайные признаки	Карликовый рост (зерновые) Односемянность (сахарная свёкла)	Урожайность Масса одного семени Урожайный индекс Усвоение питательных веществ Интенсивность фотосинтеза
Качество	Отсутствие эруковой кислоты (рапс) Окраска кожуры (картофель)	Содержание белка Перевариваемость Объем выхода Кулинарные свойства Вкус
Устойчивость	Устойчивость к нематоде (картофель) Толерантность к алюминию	Устойчивость к Фомозу Зимостойкость Толерантность к засухе

встречаются два или три четко различимых типа, являются скорее исключениями. Для подавляющего большинства признаков между отдельными растениями существуют постепенные, **количественные** различия: как в естественных популяциях, так и в селекционном материале наблюдают **непрерывную изменчивость**. Некоторые из селекционных целей, которые рассмотрены в 3-, 4- и 5-й главах, классифицированы в таблице 7.1, это могут быть качественные, или количественные признаки.

Законы Менделя в целом были признаны для наследования качественных признаков, затем последовали жаркие дискуссии, применимы ли те же механизмы наследования также для количественных характеристик. Только после нескольких десятилетий интенсивных исследований было уточнено, что качественные и количественные свойства подлежат одним и тем же законам наследования. Характерным для наследования количественных признаков является то, что с одной стороны эти признаки подлежат влиянию окружающей среды, а с другой стороны в наследовании одного признака могут принимать участие несколько или даже много генов.

### Влияние окружающей среды

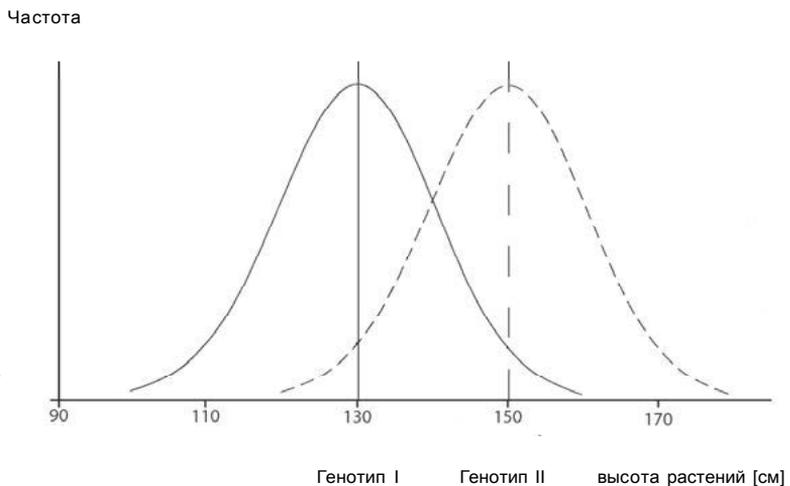
Картина проявления признаков растения зависит не только от их генотипа, но и от условий окружающей среды. Хорошим примером значимости факторов среды является окраска цветка у китайской примулы (*Primula sinensis*). Этот вид примулы образует в прохладной оранжерее при 15 °С красные цветки, при высокой температуре от 30 °С, напро-

генетически  
индуцированная  
норма реакции

тив, цветет белыми. Если Вы переместите во время образования цветков растения из холодной оранжереи в теплую, то на одном и том же растении могут появиться и красные, и белые цветки. Таким образом, каждое растение имеет генетический потенциал для образования цветков с красной окраской; но фактическая экспрессия красной окраски цветка зависит от условий конкретной окружающей среды. Для такой качественной характеристики, как окраска цветка, воздействие окружающей среды является исключением, а для количественных признаков, напротив, правилом. Картина проявления признаков растения является результатом генетически индуцированной нормой реакции на преобладающие условия среды. Такие условия среды, как свет, почвенное плодородие, ущерб от вредителей и т.д., как правило, для каждого растения в поле немного отличаются. Поэтому растения того же генотипа показывают некоторые изменения в экспрессии количественного признака, и оценка наблюдений следует непрерывному распределению частот. Распределения частот различных генотипов могут пересекаться, как схематически показано на рисунке 7.1 на примере высоты растений.

В такой ситуации генотип не может быть надежно выявлен по единственному растению; генетические различия между ними могут быть измерены только при выращивании многих растений каждого генотипа, благодаря сравнению средних значений двух генотипов.

Наблюдаемое измерение одного растения или потомства называется **фенотипическим значением**. Оно состоит из



**Рис. 7.1.**  
Распределение частот по высоте растений для двух генотипов

**генотипического значения и воздействия окружающей среды.**

Генотипическое значение является средним значением генотипа растения, которое возделывалось при разных условиях окружающей среды. Оба генотипа на рисунке 7.1 имеют по высоте растений генотипическое значение от 130 до 150 см. Воздействие окружающей среды может быть положительным или отрицательным и привести к тому, что фенотипическое значение может находиться выше или ниже генотипических значений.

Можно также выразиться по-другому: фенотипическое значение является тем, что можно увидеть или измерить, генотипическое значение является тем, что наследуется. То, что это могут быть два принципиально разных подхода, лучше показывает краткий отвлеченный экскурс в селекцию животных: мужские особи крупного рогатого скота, как известно, не дают никакого молока, так что не имеют фенотипического значения для молочной продуктивности. Но они, конечно, наследуют гены молочной продуктивности, и основана она на оценке отмеченных наградами племенных быков. Генетическое значение по признаку молочной продуктивности животного-самца может определяться на основе результатов анализа женского потомства.

В области молекулярной генетики термин фенотип теперь часто используют по-другому: Если мутация в определенном гене не показывает видимого эффекта, молекулярные генетики говорят: «Мы не видим фенотипа». По терминологии количественных генетиков можно было бы сказать, однако, что мутация и ее исходная форма под влиянием условий эксперимента показали такое же фенотипическое значение. Если они не отличаются при различных условиях окружающей среды, они имеют те же генотипические значения.

Это различие между фенотипическим и генотипическим значением редко используется в молекулярной генетике, а влияние окружающей среды чаще всего игнорируется.

**Полигенная наследственность**

На количественные характеристики одновременно влияют многие гены; признаки, в наследовании которых совместно действуют многие гены, называются полигенными. В простейшем случае в проявлении одного признака принимают участие два гена. В качестве примера, в вставке 7.1 представлено наследование содержания эруковой кислоты у рапса.

определения:  
фенотипического  
и генотипического  
значения и  
воздействия  
окружающей  
среды

Имеют ли мужские  
особи крупного  
рогатого скота  
признаки молочной  
продуктивности?

молекулярная  
генетика и  
количественная  
генетика

→ Вставка 7.1

### Вставка 7.1: Количественная изменчивость при полигенном наследовании (на примере эруковой кислоты)

На Свалёфской селекционной станции (Швеция), работающий там селекционер Герман Нильссон-Эле провел в начале 20-го века прорывные исследования, на основе которых он объяснил количественную изменчивость взаимодействием нескольких генов (полигенов). Хотя менделевские законы наследования уже рассматривали несколько генов, но при этом каждый ген наследовал другой признак. Нильссон-Эле расширил эту теорию наследования на несколько генов, которые в аддитивном состоянии взаимодействовали в наследовании одного признака. Он изучил, прежде всего, наследование окраски зерновки у пшеницы. В дальнейшем в качестве примера простейшего наследования представлено содержание эруковой кислоты в семенах рапса.

#### Наследование содержания эруковой кислоты в семенах рапса и сурепицы

У рапса и сурепицы имеются, как эрукосодержащие, так и безэруковые генотипы. Для выяснения наследования этих различий, необходимы скрещивания.

#### Родители и $F_1$

Прежде все сорта имели высокое содержание эруковой кислоты. Так как, эруковая кислота для питания считается непригодной (вредной для здоровья), то, как у рапса, так и у сурепицы отбирались безэруковые мутанты ( $\rightarrow$  Глава 4.2). Хотя есть некоторые воздействия окружающей среды, но эрукосодержащие и безэ-



**Рис. 7.2.**

Содержание эруковой кислоты ( $P_1$ ,  $P_2$ ) и в  $F_1$ .

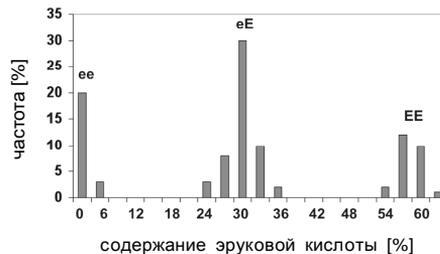
руковые генотипы очень легко различаются. После скрещивания, содержание эруковой кислоты у гибридов  $F_1$  находится посередине содержания у родителей (рис. 7.2).

#### $F_2$ у сурепицы

У сурепицы в  $F_2$  отмечено четкое расщепление 1 : 2 : 1 (рис. 7.3). Из этого следует, что оба родителя различаются только по одному гену. и для этого гена несут, аллели, или безэруковые (e), или эрукосодержащие (E).

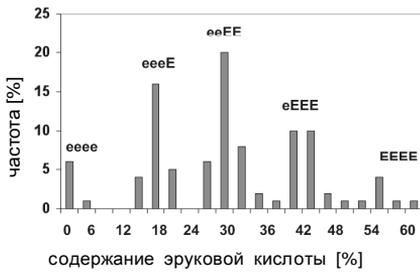
#### $F_2$ у рапса

У рапса наследование сложнее, так как у Рапса является амфидипло-



**Рис. 7.3.**

Содержание эруковой кислоты у родителей в  $F_2$  у сурепицы



**Рис. 7.4.**  
Содержание эруковой кислоты в  $F_2$  у рапса

идом (ААСС) и большинство генов удвоены ( $\rightarrow$  Глава 12.3: Полиплоидия). Содержание эруковой кислоты

представлено здесь пятью классами. Это может быть объяснено, тем, что родители различаются по двум генам, которые аддитивно взаимодействуют. У различных генотипов с высоким содержанием эруковой кислоты могут совсем отсутствовать аллели, ответственные за этот признак, или же это будет одна, две, три, или четыре аллели. Расщепление в  $F_2$  показывает поэтому пять классов 1 : 4 : 6 : 4 : 1. Благодаря воздействию окружающей среды, эти классы не всегда четко отделяются друг от друга (рис. 7.4).

Этот пример показывает плавный переход от качественного к количественному наследованию. Так как принимают участие только два гена, то имеется только 5 классов признаков, которые несколько перекрываются из-за факторов влияния окружающей среды, но еще очевидны. С учетом этих нескольких вовлеченных генов, используют термин «олигогенная наследственность», вместо «полигенная».

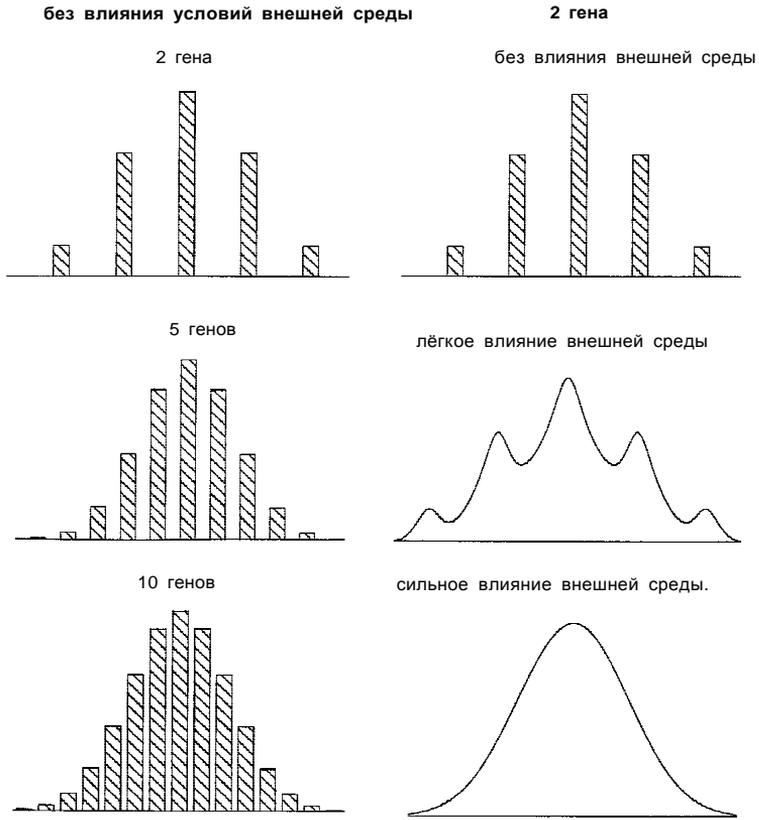
Олигогенная наследственность

Если один признак контролируется большим числом генов, то число классов может быть так велико, что они больше неразличимы, и создается впечатление непрерывной изменчивости.

Как много генов должно учитываться при наследовании важнейших хозяйственных признаков? Для простых признаков, таких как качественные характеристики, или количественная устойчивость, это относительно немного генов, для сложных признаков, как урожай, напротив, вероятнее всего, очень много. Растения имеют около 25000 функциональных генов. В формировании урожая, который является результатом всех ростовых процессов растения, вероятно, принимают участие в некотором роде, большинство из этих генов. Анализ наследования в конкретном скрещивании зависит только от того, по какому числу генов различаются родители этой комбинации скрещивания.

Число генов

Непрерывная изменчивость может происходить в результате воздействия окружающей среды или в результате взаимодействия многих генов. Мы можем предположить это на



**Рис. 7.5.**  
 Схема возникновения количественной изменчивости. Слева: без влияния условий внешней среды, растущее число вовлеченных генов; справа: растущее влияние условий внешней среды.

примере из вставки 7.1, а также на примере признака, в проявлении которого принимают участие два гена. Частота отдельных генотипов представлена схематично в верхней части обеих диаграмм на рисунке 7.5.

Если признак наследуется более чем двумя генами, то появляется большее число генотипов, распределение которых с увеличением числа генов всё больше приближается к нормальному распределению (рис. 7.5, слева).

## 7.2. Наследуемость

Непрерывная изменчивость признака может возникать как благодаря воздействию многих генов, так и благодаря влиянию окружающей среды, и почти всегда оба фактора действуют одновременно. Но как можно определить, до какой степени наблюдаемые вариации генетические, или же они обусловлены внешней средой?

Различие между генотипом и воздействием окружающей среды позволяет объяснить лучше всего гениально простой эксперимент, который провел в начале 20-го века датский ботаник Вильгельм Иогансен. В этой связи Иогансен первым ввел понятия «ген», «генотип» и «фенотип».

Иогансен занимался вопросом, почему фасоль может иметь такие различия по размеру семян. Он закупил мешок сорта «Принцесса», отсортировал фасоль по размеру и высеял самые крупные и самые мелкие семена. Растения из самых крупных семян имели в среднем значительно более крупные семена, чем растения из самых мелких семян (рис. 7.6). На втором этапе отбора от растений из крупных и растений из мелких бобов Иогансен имел теперь в потомстве каждого, в свою очередь, крупные и мелкие бобы. Этот отбор был безуспешным: когда бобы происходят с одного и того же растения, распределение размера в потомстве было независимым от того, насколько крупнее боб был посеян. Как можно объяснить этот результат?

Коммерческий сорт «Принцесса» представлял собой очевидно смесь различных генотипов с генетической разницей по размеру семян. Отбор по данному признаку и был поэтому безуспешным. Фасоль — самоопылитель, растения сорта являются гомозиготными. Потомство, происходящее от отдельных гомозиготных растений, генетически идентично друг другу, и их изменчивость чисто экологическая. Таким образом, среди потомков отдельных гомозиготных растений невозможен успешный отбор.

Для такого потомства Иогансен ввел термин «**Чистая линия**» (англ. *pure line*).

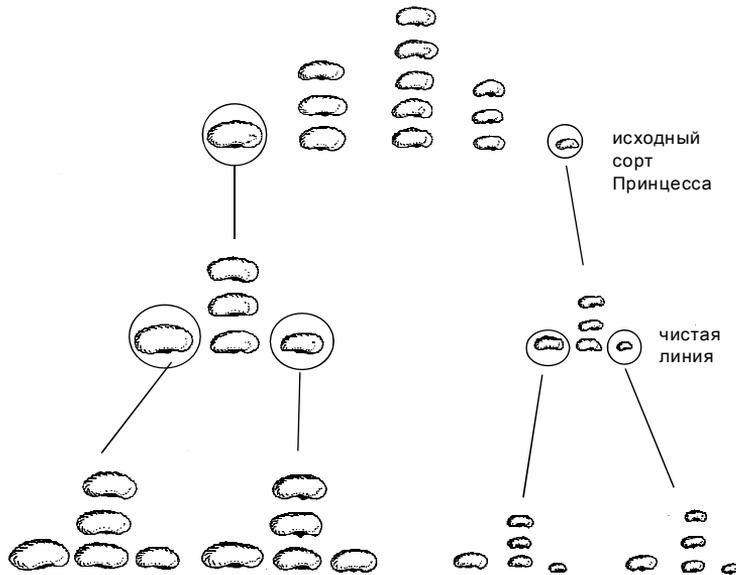
Количественные признаки зависят, как от генотипа, так и от окружающей среды. В зависимости от признака относительная доля влияния этих обоих факторов может очень различаться. Так, например, размер тела человека гораздо значительнее зависит от генотипа, чем от окружающей среды, тогда как масса тела, как известно, подвержена «существенному» влиянию питания и привычек. Это похоже и у

генотип и окружающая среда

Вильгельм Иогансен (1857–1927)

→ Глава 6.2

**Рис. 7.6.**  
Опыт Иогансена по разделению на генетическую и экологическую изменчивость.



растений: признак «высоты» менее подвержен влиянию среды, чем признак «зеленая масса». Относительная значимость генотипа для наблюдаемой изменчивости измеряется **наследуемостью**, размер тела и высота растения имеют высокую наследуемость, тогда как масса тела, или зеленая масса растения незначительную наследуемость.

### Определение наследуемости

Наследуемость (символ  $h^2$ ) определяется, как доля генотипической вариации ( $V_G$ ) к общей фенотипической вариации ( $V_P$ ), или

$$h^2 = V_G/V_P$$

По формуле наследуемости легко обнаружить, какие значения может принимать  $h^2$ . Если генотипическая изменчивость отсутствует, то  $V_G$  и  $h^2$  равны 0. Другой крайностью является, отсутствие влияния среды. Если  $V_G$  и  $V_P$  одинаково велики, то  $h^2$  стремится к 1.

$$0 \leq h^2 \leq 1$$

Значение наследуемости всегда находится между 0 и 1. Это очень общее определение наследуемости; в следующей главе 8 мы познакомимся с специфическим определением, которое зависит от ситуации отбора в селекции растений.

### 7.3. Взаимодействие генотип–среда

В прошлом разделе говорилось, что фенотипическое значение состоит из генотипического значения и влияния среды. Однако это упрощение. Генотип и среда редко взаимодействуют независимо друг от друга. Чаще всего отмечается **взаимодействие**, или **взаимосвязь** между этими обоими факторами.

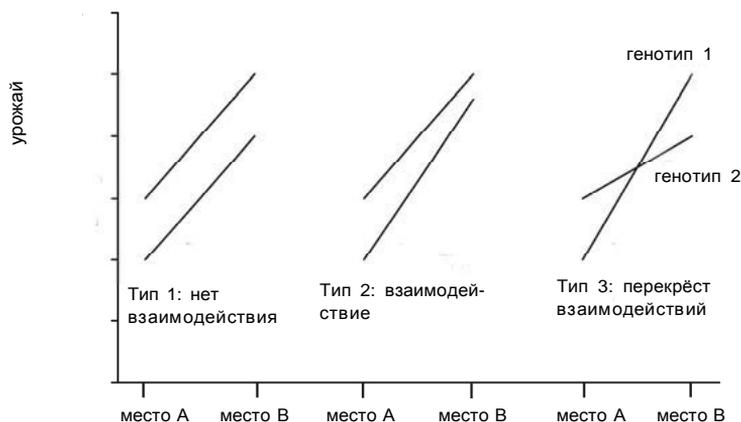
Под взаимодействием понимают, что два фактора в своем действии обоюдно зависят друг от друга. Понимание взаимодействия генотип–среда имеет центральное значение для планирования и оценки селекционных программ. Существуют ли взаимодействия, можно узнать простейшим графическим представлением. Возможные виды взаимодействий представлены на рисунке 7.7. Каждый раз, когда различие между двумя генотипами зависит от среды, линии на рисунке проходят не параллельно, то есть существует взаимодействие. Интереснейшим видом взаимодействий являются те, у которых ранг генотипов изменяется (Тип 3, англ. *cross-over interaction*), но существуют статистически доказанные взаимодействия и без скрещиваний (Тип 2). Встречающиеся взаимодействия описываются во Вставке 7.2.

Взаимодействие между генотипом и средой означает то, что при относительной оценке генотипов важное значение придается соответствующей среде, и при соответствующей оценке влияния среды на соответствующей генотип. Проще это можно сформулировать так: всегда можно сказать так «это очень важно», перед нами налицо взаимодействие.

определение:  
взаимодействие

→ Вставка 7.2

Взаимодействие:  
«Это имеет  
большое значение»



**Рис. 7.7.**  
Три возможных реакции двух генотипов на условия среды (схематично)

взаимодействия:  
генотип–  
удобрение  
→ Рисунок 1.7,  
рисунок 3.9.

Взаимодействия генотип–среда очень широко распространены и встречаются часто: имеются, например, взаимодействия генотипа с азотными минеральными удобрениями (рис. 1.7), или в зависимости от обеспеченности фосфатами (рис. 3.9).

### **Значение взаимодействий генотип–среда**

Чтобы обсудить глубже практическое значение взаимодействий между генотипом и средой, необходимо подразделить факторы среды на два вида:

- **Установленные факторы**, то есть те факторы среды, которые определяются возделыванием и известны: например, климатический регион и технологические мероприятия, такие как, время высева, норма высева, или доза внесения удобрений.
- **Случайные факторы**, то есть те факторы среды, которые обусловлены случайной изменчивостью и непредсказуемы: например, погода в течение года, или различия между различными пунктами одного региона, о которой нет достоверной информации.

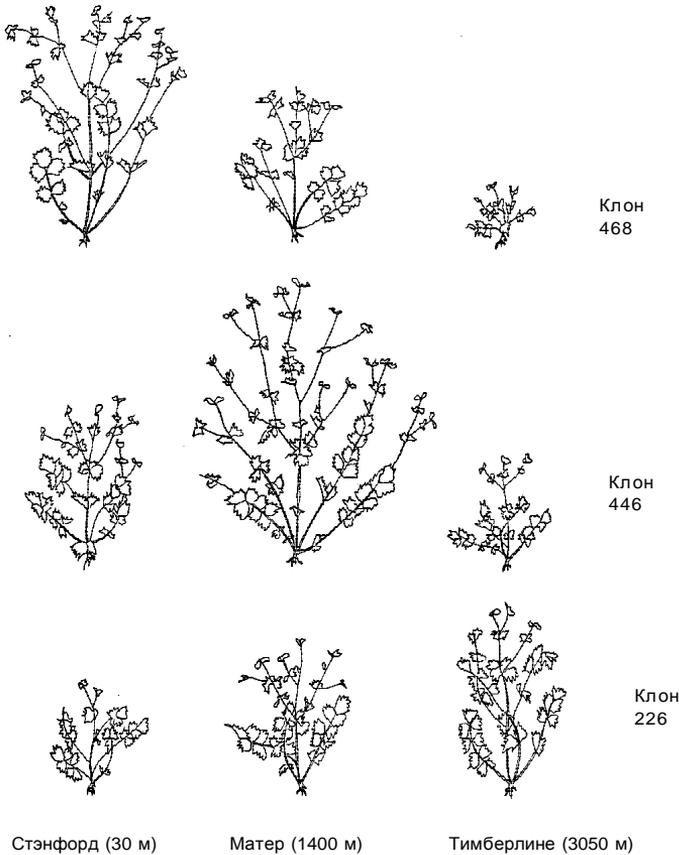
#### **Вставка 7.2. Взаимодействия генотип-среда (исторический пример: лапчатка)**

В учебниках часто используется в качестве примера взаимодействия генотип-среда, классические исследования с лапчаткой *Potentilla glandulosa*, которые были проведены Glausen с сотрудниками в 30-х годах 20-го столетия в Стэнфордском университете (штат Калифорния). Лапчатка произрастала среди различных экологических условий. В одном из опытов два растения различного происхождения скрещивали друг с другом, и отдельные растения  $F_2$  от этого скрещивания вегетативно размножали и возделывали в трех местах: в Стэнфорде, который лежит на берегу Тихого океана, в Матере — населенном пункте, расположенном в горах, и в Тимберлине, также горном пунк-

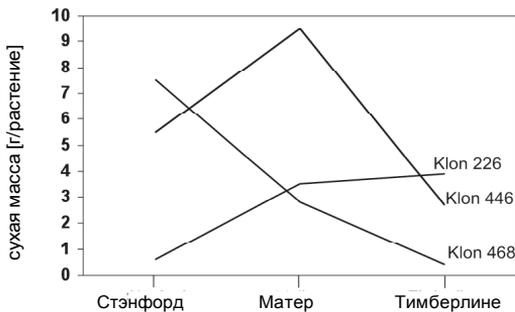
те, но расположенном в альпийском поясе Сьерра Невады. Рост всех трех вегетативно размноженных потомков (клонов), в трёх пунктах, представлен на рисунке 7.8. Клон 468 рос лучше всего в Стэнфорде, то есть приспособлен к условиям побережья, клон 226, напротив, показал в этом месте самый слабый рост, и только условия альпийского Тимберлине были для него наилучшими, у клона 446 были самые крупные растения и формировались они в горных условиях средней высоты. На этом примере четко проявляется принцип взаимодействия. Невозможно сказать, какой из трех генотипов является «лучшим», так как эта оценка зависит от соответствующих усло-

вий. Мало сказать, при какой среде лапчатка растёт лучше, так как, это зависит от соответствующего генотипа. Если мы представим сухую массу растения из примера с лапчаткой графически (рис. 7.9),

то увидим, что линии пересекаются. Если бы никакого взаимодействия генотип–среда не было и влияние генотипа и среды были бы не зависимы друг от друга, все линии были бы параллельны.



**Рис. 7.8.**  
Взаимодействия генотип-среда у лапчатки (модифицировано по Glausen et al., 1940)



**Рис. 7.9.**  
Графическое изображение сухой массы у трёх клонов лапчатки

фиксированные факторы среды: оценка на продуктивность в условиях близких к производственным

Появление взаимодействий с фиксированными факторами среды имеет последствия, как для селекции, так и для растениеводства. Селекционные последствия лежат в том, что оценка на продуктивность должна проводиться в условиях, близких к производственным.

У зерновых часто имеется, например, сильное взаимодействие между генотипом и нормой высева. Поэтому опыты по селекционной оценке на продуктивность проводят при повышенной норме высева, хотя проверка с очень низкой нормой высева, или даже с отдельными растениями, часто из-за малого количества семян была бы еще привлекательнее.

→ Глава 8.4.  
Среда для отбора

В этой связи снова всплывает вопрос, насколько сортоиспытание при традиционных условиях содержательно для экологического земледелия. Над этим мы детально остановимся в следующей главе.

Взаимодействие между генотипом и технологическими мероприятиями имеют значение для растениеводства. Если такие взаимодействия встречаются, то соответствующие технологические мероприятия согласовываются на соответствующем сорте. Растениеводческие опыты по срокам посева, удобрениям, севообороту, использованию ингибирующих рост средств и т.д. должны поэтому проводиться всегда с несколькими сортами. Если, например, опыт по определению оптимальной густоты стояния кукурузы проводили только с одним сортом, то корректные выводы возможны только по свойствам этого сорта, а не по кукурузе вообще.

Из взаимодействия между генотипами и случайными факторами среды вытекают три вывода:

- из единственного опыта едва ли возможны общие заключения, и оценка на продуктивность должна проводиться всегда в нескольких местах и в течение нескольких лет,

случайные факторы среды: оценка в нескольких местах и в течение нескольких лет

- различные места могут отличаться от стандартного места для надёжной оценки на продуктивность, и

- различные генотипы могут различаться по взаимодействию и это может способствовать отбору генотипов, у которых эти взаимодействия менее значительны.

→ Глава 8.

К первым двум этим пунктам мы снова вернемся в следующей главе, здесь мы поговорим только о третьем пункте.

### **Статистический учет взаимодействий генотип–среда**

Статистический метод оценки взаимодействия генотип–среда может быть здесь объяснен в принципе только вкратце.

Показателем наблюдений для определенного генотипа в определенной среде является его фенотипическая оценка (P), а средняя оценка этого генотипа по всем средам является статистическая оценка его генотипической оценки (G). Эффект определенной среды может оцениваться из средней продуктивности всех генотипов в этой среде. Так, учитываются отклонения связанные с различиями сред (E, от англ. *environment* — окружающая среда) от соответствующей среды. Показатель E может быть положительным или отрицательным, в зависимости от влияния среды в среднем, то есть выше или ниже. В связи с этим сначала ссылаются на фенотипическую оценку:

$$P = G + E \text{ (без взаимодействия)}$$

Но могут встречаться отдельные комбинации взаимодействий генотип–среда, в результате которых хороший генотип может показать при хороших условиях неожиданно низкую продуктивность, то есть негативное взаимодействие (GE) с этой средой. Соответственно генотип с продуктивностью ниже средней в условиях неблагоприятной среды неожиданно показывает высокую продуктивность, то есть он особенно соответствует определенным стрессовым условиям этой среды; это было бы положительным взаимодействием. Рассматривая взаимодействия для фенотипической оценки, устанавливают такую связь:

$$P = G + E + GE.$$

Часто интересно установить, какие важные взаимодействия существуют в связи с разницей между генотипами. Такое возможно, если мы рассматриваем варианты, а также спрашиваем, насколько встречающиеся колебания влияют на различия в генотипах, средах и взаимодействиях. Точно так же, как мы можем разложить фенотипическую оценку ( $P = G + E + GE$ ), мы можем разложить и **фенотипическую дисперсию**  $V_P$ , в которой дисперсия влияет на различия между генотипическими оценками, на генотипическую дисперсию  $V_G$ , на дисперсию окружающей среды  $V_E$  и на дисперсию взаимодействий  $V_{GE}$ . Таким образом:

распределение  
фенотипической  
дисперсии

$$V_P = V_G + V_E + V_{GE}.$$

### Взаимодействие генотип–среда и гарантированный урожай

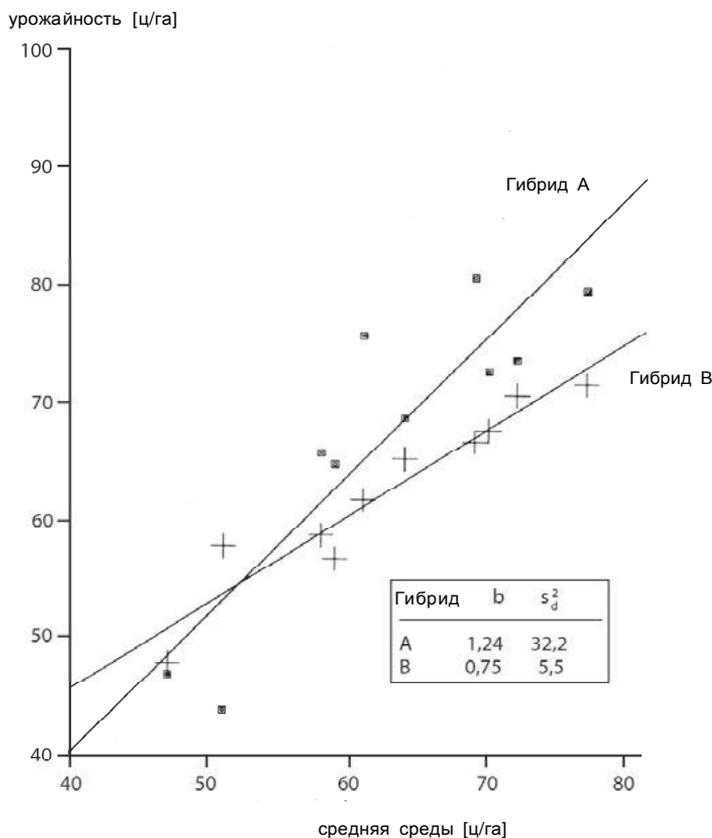
Как мы видели, возникают взаимодействия, вызванные отклонениями от урожайности, которые на самом деле следовало ожидать на основании генотипа и среднего уровня урожайности от окружающей среды. Такое взаимодействие может быть положительным или отрицательным, и, как правило, непредсказуемым. Возникновение взаимодействий, поэтому наиболее тревожно и нежелательно.

Разные генотипы могут иметь различные сильные взаимодействия со средами. При соответствующих биометрических методах вся дисперсия взаимодействий группы генотипов делится на вклады отдельных генотипов. Размер взаимодействия генотипа (также называемый **экораспространенностью**), интерпретируется как мера **гарантированного урожая**, и желаемым представляется тот генотип, который имеет минимальное взаимодействие с окружающей средой.

гарантированный  
урожай =  
незначительное  
взаимодействие  
генотип–среда

Существуют многочисленные методы для обнаружения других биометрических связей гарантированного урожая. Широко распространен графический метод, при котором у каждого генотипа рассчитывается регрессия. На оси ОУ наносятся урожайности соответствующих генотипов в определенном месте, а на оси ОХ средняя по местности, также среднее значение всех генотипов в соответствующем месте. На рисунке 7.10 показаны эти регрессии для двух гибридов ржи при их масштабном испытании

Если генотип не стал бы показывать взаимодействий со средой, то все его урожайности должны бы находиться на регрессионной шкале с шагом 1. Взаимодействия приводят к двум видам отклонений от такой шкалы: с одной стороны, шаг регрессии может быть больше или меньше, чем 1, с другой стороны, отдельные показатели могут лежать рядом, или даже на шкале регрессии, или же могут быть рассеяны шире, чем шкала. В связи с этим проявляются две меры, чтобы характеризовать генотипы: подъем регрессии ( $b$ ) и рассеивание точек около регрессии ( $S_d^2$ ). Оба представленных на рисунке 7.10 гибрида различаются этими свойствами. Регрессия для гибрида А имеет более крутой подъем, чем для гибрида В; гибрид А является гибридом **интенсивного типа**, который превосходит среду высоким урожайным потенциалом, а гибрид В является гибридом **экстенсивного типа**, который обладает незначительной урожайностью и слабо реагирует на условия среды.



**Рис. 7.10.**  
Регрессионный анализ взаимодействия генотип-среда для двух гибридов ржи (по Becker et al., 1982)

Собственной мерой для **гарантированного урожая** является степень рассеивания около регрессии; гибрид В имеет незначительные отклонения и поэтому он обладает надежной урожайностью.

гарантированный урожай = незначительная степень рассеивания около регрессии

## 7.4. Анализ генетической ценности

Количественная генетика с помощью статистических методов изучает принцип действия генов, контролирующих количественные признаки: наследуются ли они преимущественно промежуточно или же по рецессивно-доминантной модели. Это направление генетики для практической селекции чрезвычайно важно, но, к сожалению, абстрактно, и поэтому труднодоступно для большинства людей.

принцип действия гена

Мы можем только попробовать объяснить основные идеи.

Количественные признаки наследуются благодаря многим генам, каждый из которых вносит свой небольшой вклад

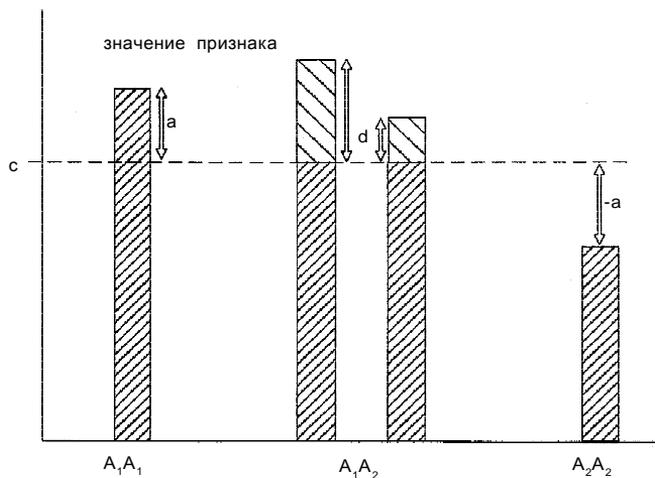
→ Глава 9.2.  
Генетическая  
основа гетерозиса

в проявление признака. Вклад гена в изменчивость описывается простой моделью. Мы рассматриваем ген с двумя аллелями; генотипическая оценка трех возможных генотипов измеряется исходя из средней оценки обеих гомозигот (с). Отклонение от этой средней оценки для обеих гомозигот + a, или - a и для гетерозиготы d. Эта модель графически представлена на рисунке 7.11.

На этом рисунке приводятся две гетерозиготы с разными по величине d. Соотношение  $d/a$  называется **степенью доминирования**; при промежуточном наследовании она равна 0, при полном доминировании ( $d = a$ ) степень доминирования равна 1. Если d больше, чем a, то говорят о **сверхдоминировании**; к этому интересному случаю мы вернемся в главе 9.

### Аддитивный и доминантный эффекты

Значение оценки отдельных генотипов может описываться величинами d и a. Для характеристики генотипов внутри популяции, происходящей от свободного опыления, этой генотипической оценки не всегда достаточно. Потомки наследуют от родителей не их генотип в целом, а содержащиеся в гаметах отдельные аллели. Этот анализ представляет значение, если проявляется доминирование, и проще для понимания, если полагают, что это доминирование полное. Когда мы имеем два различных генотипа ( $A_1A_1$  и  $A_1A_2$ ) с одним и тем же генотипическим значением, то они по-разному влияют на продуктивность популяции в ближайшем поколении: генотип  $A_1A_1$  имеет гаметы только с благоприятной аллелью  $A_1$ , тогда как половина гамет  $A_1A_2$  несут не-



**Рис. 7.11.**  
Анализ генетической ценности.

благоприятную аллель  $A_2$ . В связи с этим имеет смысл анализировать генотипическую оценку в той ее части, которая передается в ближайшее поколение и их отклонение. Часть продуктивности, которая основана на доминировании, может не передаваться через гаметы в потомство. «Оценка» генотипа внутри популяции называется **аддитивным эффектом**, или **селекционной оценкой (A)**. Без доминирования селекционная оценка равна генотипической оценке. При частичном или полном доминировании, напротив, селекционная оценка гетерозиготных генотипов ниже, чем их генотипическая оценка, так как одна часть их потомства является гомозиготной по неблагоприятной аллели. Эта разница между селекционной оценкой и генотипической оценкой называют **доминантным эффектом (D)**.

Размер аддитивного эффекта и доминантного эффекта зависит также от частоты аллелей в популяции. Это в принципе легко понять: генотип, который несет благоприятную гомозиготную аллель, имеет для популяции повышенную оценку, если эта аллель является редкой, то тогда эта аллель встречается в популяции с очень высокой частотой. Эта связь в отдельности сложнее и описывается в соответствующей литературе.

### **Эпистаз**

Всё вышеизложенное относится только к одному гену. Не всегда генетическая ценность особи может просто интерпретироваться как сумма генотипических значений отдельных генов. Это происходит, потому что два гена только в их комбинации показывают особенно благоприятное и неблагоприятное действие. Такое взаимодействие или взаимодействие между неаллельными генами называют **эпистаз (I)**.

В количественной генетике каждое неаддитивное взаимодействие между генами называют эпистаз. Надо полагать, что эпистаз очень частое явление, так как в процессах обмена веществ принимают участие, как правило, несколько или даже много генов, которые часто влияют взаимно.

### **Разложение генотипической дисперсии**

Полной модели для разложения генотипической ценности с участием эпистаза и, начиная со среднепопуляционного значения, то есть  $M$ , получим:

$$G = M + A + D + I$$

определение:  
эпистаз

генотипическая  
ценность

генотипическое  
отклонение

Генотипическую переменную, подобно генотипической ценности, можно разделить на соответствующие компоненты. Среднепопуляционное значение  $M$  является постоянной и, следовательно, не способствует разнице между растениями. Таким образом, общее генотипическое отклонение  $V_G$  будет суммой отклонений всех трёх эффектов:

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

Таким образом, отклонение аддитивного эффекта  $V_A$  называется **аддитивной дисперсией**, дисперсия доминантного отклонения  $V_D$  **доминантной дисперсией** и дисперсия эпистатического эффекта  $V_I$  **эпистатической дисперсией**.

Экспериментальное определение селекционной оценки  $A$  имеет в зоотехнии очень большое значение, например, чтобы идентифицировать лучших бычков для спаривания. В селекции растений обсчитывают не отдельное растение, а популяцию. Поэтому определяют не  $A$ ,  $D$  и  $I$ , а их дисперсию  $V_A$ ,  $V_D$ , и  $V_I$ . Анализ генетической дисперсии этих компонентов имеет большое значение при сравнении различных селекционных методов. Некоторые методы могут использовать только определенную часть генетической дисперсии, например, только эпистатическую дисперсию. Эффективность таких селекционных методов зависит, конечно, от того, как велика доля аддитивной дисперсии в общей генетической дисперсии. Экспериментальная оценка различных дисперсий встречается в используемой литературе.

→ Глава 7.1.

## 7.5. Идентификация отдельного гена (QTL-анализ)

### Что такое QTL?

Как ранее говорилось в этой главе, проявление количественного признака основано на взаимодействии нескольких или даже очень многих генов. Молекулярно-биологические методы делают возможным разложить генетическую изменчивость количественного признака по вкладу отдельного гена и определить для этого гена эффект различных аллелей, чтобы отбирать целевые генотипы с желаемыми аллелями.

Конечно, ДНК-последовательность и точная функция этого гена часто неизвестна, поэтому говорят вместо «гены» осторожнее, «**локусы количественных признаков**» “**Quantitative Trait Loci**” (QTL), то есть места на хромосомах с влиянием на наследование количественных призна-

ков. За QTL могут также скрываться два или несколько тесно сцепленных гена. Результаты QTL-анализа должны обрабатываться статистическим методом, так как иногда обнаруживаются «фальшивые» QTL, которых в действительности нет.

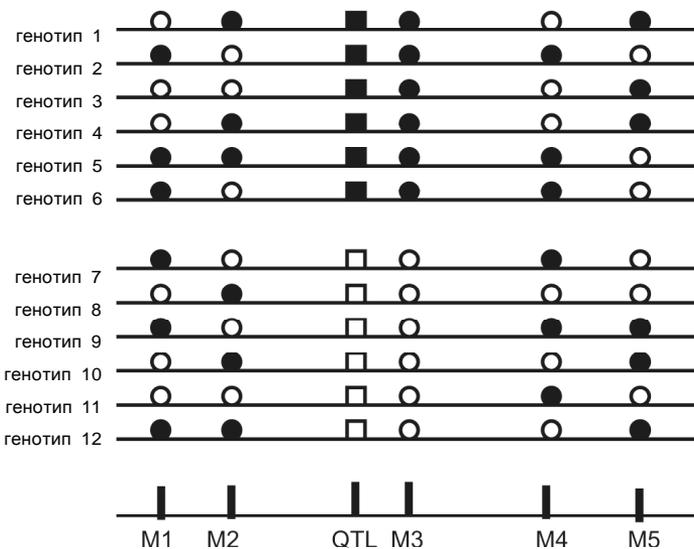
### Что такое маркер?

Так как эффект отдельных QTL часто является слабым и может перекрываться влиянием окружающей среды, их сложно определить по фенотипическим признакам. Следовательно, для QTL-аллелей требуется «маркер». Маркер — легко узнаваемый признак, который не является фактическим целевым признаком, но сцеплен и наследуется с ним.

Красивейшее объяснение сути маркера исходит от моего коллеги Герхарда Венцеля: Если по Баварии совершают путешествие и желают получить холодное пиво, то нужно обратить внимание на шпиль церкви. В Баварии рядом с каждой церковью находится гостиница. Наиболее заметная колокольня является «маркером», гостиница расположена в непосредственной близости от колокольни и является конечной целью.

В качестве «шпилей» в QTL-анализе используются различия в последовательности ДНК. Соответствующими методами их легко выявляют у молодых растений, независимо от влияния окружающей среды. Последовательности ДНК, которые используются в качестве маркера, не явля-

определение:  
маркер



**Рис. 7.12.** Двенадцать генотипов, которые для вариации QTL показывают (2 аллели, чёрные, или белые квадраты) и распределение аллелей для 5 потенциальных маркёров (M1 до M5); только M3 связано с QTL-аллелями и используется в качестве маркёра

ются прямой последовательностью генов для конкретного признака, так как они в основном неизвестны. Но они должны находиться вблизи и наследоваться совместно с непосредственно интересующими генами.

На рисунке 7.12 представлено 12 генотипов, которые для QTL могут иметь две различные аллели. В то же время изображается распределение аллелей у 5 потенциальных маркеров по различию в последовательности ДНК. Только одно из этих различий (M3) годно к употреблению в качестве маркера, потому что только M3-аллели связаны с QTL-аллелями.

Говорят о **фазе неравновесного сцепления** (англ. Linkage Disequilibrium) между M3-аллелями и QTL-аллелями, то есть распределение аллелей для этих обоих генов неслучайно. Появление фазы неравновесного сцепления является основной предпосылкой для QTL-анализа, и генетическим объяснением к этому является расстановка генов на хромосоме, которые приводят к тому, что рядом расположенные гены наследуются совместно.

### Молекулярные маркеры

Молекулярные маркеры могут быть получены разными методами. Для всех является общим, что различия между различными генотипами можно сделать очевидными по их последовательности ДНК. Различные генотипы поэтому должны показывать **полиморфизм** в последовательности ДНК, используемой в качестве маркера. Такой полиморфизм может встречаться в различных участках ДНК и обнаруживается по-разному, и постоянно разрабатываются новые типы маркеров или предлагаются модификации уже известных типов маркеров. Здесь можно только очень кратко упомянуть некоторые важные системы маркеров. Они имеют сложные названия и, следовательно, как правило, называются по сокращениям:

Различные типы  
маркеров:  
RLFP

- RLFP (Restriction Fragment Length Polymorphism): ДНК в определенной последовательности при помощи «фермента рестрикции» разрезается на маленькие кусочки (фрагменты).

AFLP

- AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism): здесь также используется фермент рестрикции, но метод не является пригодным для конкретных видов, и ДНК-фрагменты амплифицируются благодаря цепной полимеразной реакции (ПЦР, полимеразная цепная реакция), то есть увеличивается количество определенного участка хромосомной ДНК за счет его копирования, и, следовательно, это место гораздо

легче обнаруживается. ПЦР используется для всех упомянутых ниже маркерных систем.

RAPD

- RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) — в практической реализации простейший тип маркера, который не является видоспецифическим и может применяться на простом лабораторном оборудовании и с помощью менее квалифицированных сотрудников, однако результаты имеют сравнительно низкую воспроизводимость.

- SSR (Simple Sequence Repeats) также называется метод «микроспутников» (микросателлитов), он проявляется как видоспецифичный и является относительно дорогим. Поскольку результаты очень хорошо воспроизводимы и ими могут легко обмениваться различные лаборатории, этот тип маркера является очень популярным и подробно описан во вставке 7.3.

SSR

→ Вставка 7.3

- SNP (Single Nucleotid Polymorphism) — теоретически наиболее продуктивный маркерный тип, так как при его помощи может быть обнаружено любое изменение в нуклеотидной последовательности ДНК. Но условием являются затратные видоспецифические опытные работы и анализ, которые в дальнейшем могут быть автоматизированы, но требуют сравнительно высоких затрат.

SNP

Для QTL-анализа в принципе неважно, какой маркерный тип используется. RFLP редко используются сегодня, и RAPD из-за трудной воспроизводимости используется редко. Чаще всего для QTL-анализа используются маркеры AFLP и SSR. Для важнейших культур большое число мар-

Какой тип маркера?

### **Вставка 7.3: Молекулярные маркеры (пример микроспутников (микросателлитов))**

ДНК содержит, кроме собственно генов (кодирующая последовательность), области, в которых часто повторяются очень короткие нуклеотидные последовательности, как например, ...CACACACACACA...

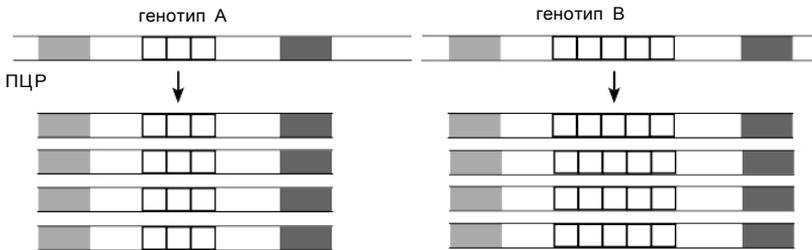
Эти области называют микросателлиты, или SSR (англ. simple sequence repeats). Различные геноти-

пы различаются часто по длине микросателлитов, а также по числу повторений повторяющихся последовательностей (здесь CA). Эти различия могут использоваться для QTL-анализа. В следующих двух генотипах имеются различия, как по аллелям для QTL, так и по длине расположенных рядом микросателлитов:

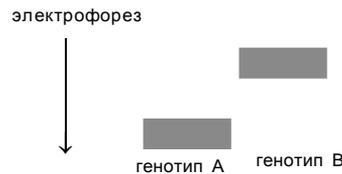


ДНК-последовательность QTL неизвестна, ДНК-последовательность микросателлитов, напротив, известна, и поэтому можно непосредственно между ними на ДНК установить «места узнавания». «Праймеры» с известными последовательностями, как правило, около 20 нуклеотидов в длину, необходимы, чтобы продемонстрировать различия в длине микросателлитов. Для этого ДНК-последовательность амплифицируется между двумя праймерами.

Это делается путем ПЦР (полимеразной цепной реакции, англ. Polymerase Chain Reaction), которая состоит из двух операций: 1) при нагревании две цепочки ДНК разделяются, 2) после охлаждения, благодаря ДНК-полимеразе, между двумя праймерами вновь синтезируется двойная цепочка ДНК. Эти операции повторяются 20–40 раз, и таким образом область ДНК умножается экспоненциально между двумя праймерами. Так это выглядит схематично.



Благодаря ПЦР, доступна теперь ДНК для области микросателлитов в большом количестве, и оба генотипа могут легко различаться благодаря электрофорезу, а на основе их различий могут тестироваться соседние QTL.



кером SSR опубликовано и находится в свободном доступе, для малораспространенных культур предлагаются маркеры AFLP. В будущем маркеры SNP будут иметь большое значение для всех важнейших видов.

### Принцип QTL-анализа

Идентификация QTL в основном состоит из четырех этапов:

- доступный исходный материал должен быть генетически изменчивым;
- данный материал должен характеризоваться молекулярными маркерами;
- тот же материал должен обследоваться по хозяйственным признакам;
- в статистическом анализе могут быть использованы результаты маркерного анализа и испытания признака, чтобы идентифицировать QTL и локализовать его на генетической карте сцепления.

Эти четыре этапа впоследствии будут кратко описаны

В качестве **исходного материала** используются или популяции, которые созданы от скрещивания двух родителей или из имеющегося селекционного материала. От скрещивания двух родителей возникает **расщепляющаяся популяция**, которая может исследоваться, например, на уровне  $F_2$ , или более позднего потомства самоопыления. Получение и испытание больших популяций требует специально более 200 генотипов для QTL-анализа. Таким образом является убедительной идеей использовать для QTL-анализа нормальный селекционный материал, который в любом случае интенсивно проверяется, чтобы найти связи между маркерами и агрономическими признаками. Также QTL может идентифицироваться благодаря так называемому **ассоциативному картированию**. Этот метод разработан в генетике человека, но чаще используется в генетике растений. Его большим преимуществом является то, что для него не требуется специального исходного материала. Но маркерные анализы являются дорогостоящими, а открытие QTL с его небольшим эффектом трудно выполнимым. На самом деле этот метод генетики человека разработан как последнее средство, генетики не имеют возможности скрещивать инбредных родителей и изучать по несколько сотен потомков. В селекции растений исследования расщепляющихся популяций сохраняют свое значение при скрещивании двух известных выбранных родителей.

Характеристика исходного материала молекулярными маркерами называется **генотипированием**. Как уже упоминалось, в принципе неважно, какой тип маркера используется для этого. Число используемых маркеров сильно зависит от исходного материала: при QTL-анализе расщепляю-

Как много маркеров?

щихся популяций может быть достаточно 100–200 маркеров, при ассоциативном картировании должно анализироваться 1000–2000 маркеров.

Решающим значением для идентификации QTL является надежное **фенотипирование** тестируемого материала, а также выявление хозяйственно-ценных признаков. Для сложных признаков, к каким относится урожайность, обязательно требуются всесторонние испытания в нескольких средах. Эксперименты в одной среде вряд ли имеют смысл, это подробно обосновано в следующей главе. Хотя QTL также можно обнаружить в экспериментах и в одной среде, часто с большим эффектом, но это в основном исключения.

Для **статистического анализа** существует несколько методов и конкурирующих программных обеспечений, которые не всегда приводят к равным результатам. Трудности возникают, главным образом тогда, когда QTL расположены в одном сегменте смежных хромосом, или когда встречается эпистаз. Одной из основных проблем является также определение статистической значимости полезности границ. Тем не менее, обнаружение QTL по существу очень простое.

Как много  
необходимо  
сред?  
→ Глава 8.1.

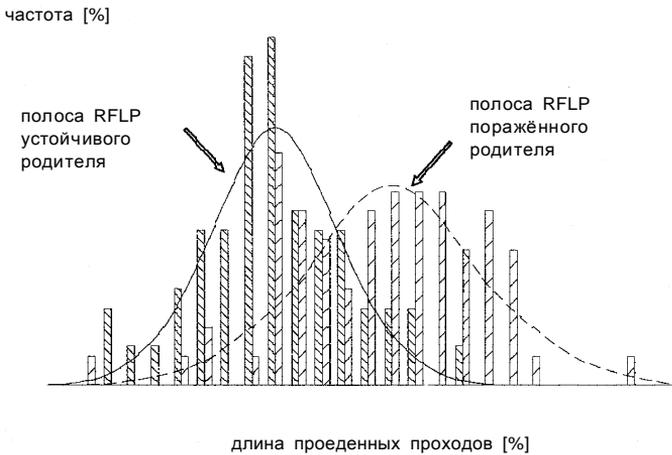
### Обнаружение QTL

Обнаружение QTL основано в принципе на том, что генотипы по каждому отдельному маркеру подразделяются на два класса, соответственно на оба маркерных аллеля. Ситуация, представленная на рисунке 7.12, обнаруживалась бы при сравнении обоих классов маркерных аллелей от M3 QTL, при группировании генотипов относительно различных аллелей для M1, M2, M4 и M5 не наблюдалось бы различий в проявлении признаков. На рисунке 7.13 показан этот принцип в фактически проведенном опыте.

→ Рисунок 7.12

Скрещивали два генотипа, которые различаются по их восприимчивости к кукурузному мотыльку (*Ostrinia nubilalis*). Потомство  $F_2$  от этого скрещивания характеризуется молекулярными маркерами, и одновременно с этим повреждаемость кукурузным мотыльком была проверена в поле (определялась длина проеденных проходов в стебле).

Затем для каждого маркера были сформированы две группы: генотипы с маркерным аллелем восприимчивого родителя и генотипы с маркерным аллелем устойчивого родителя. В большинстве случаев обе эти группы не различаются. Но в некоторых случаях встречаются различия: генотипы с маркерным аллелем восприимчивого родителя показывают более высокую поражаемость, чем генотипы с



**Рис. 7.13.**  
Повреждаемость кукурузным мотыльком у двух групп генотипов, которые различаются по одному маркерному аллелю (по Schön et al., 1992).

маркерным аллелем устойчивого родителя; такой пример представлен на рисунке 7.13. Отсюда можно сделать вывод, что исследованный здесь маркер сцеплен с QTL устойчивости к кукурузному мотыльку. Почему в каждой из двух групп маркеров по-прежнему имеются значительные различия по поражаемости кукурузным мотыльком? Всё очень просто: устойчивость к кукурузному мотыльку является количественным признаком, и обе группы действительно отличаются только по одному QTL. Для всех других QTL, которые способствуют устойчивости к кукурузному мотыльку, присуща большая генетическая изменчивость.

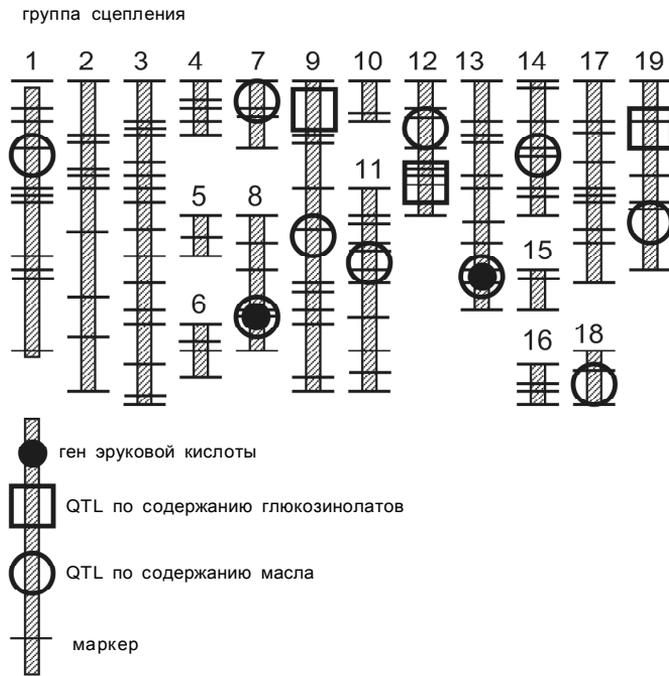
Поэтому необходима идентификация не только отдельных QTL, но возможно большего числа QTL с влиянием на важные признаки. Эти QTL могут локализоваться на генетических картах сцепления с расположенными рядом маркерами. На рисунке 7.14 в качестве примера приведена карта сцепления рапса. Эта карта сцепления содержит информацию о трех важнейших признаках:

QTL не объясняет всё.

- эруковая кислота: здесь имеются два гена, которые стали известны, благодаря классическим методам;
- три QTL по содержанию глюкозинолатов: эти гены объясняют большую часть изменчивости содержания глюкозинолатов;
- десять QTL по содержанию масла: из них два идентичны генам, ответственным за содержание эруковой кислоты, восемь других имеют небольшие эффекты.

Содержание масла, кроме этого, подвержено влиянию других генов, которые еще не идентифицированы QTL анализом.

**Рис. 7.14.**  
Карта сцепления  
рапса с двумя  
генами эруковой  
кислоты и QTL по  
содержанию  
глюкозинолатов  
и масла (схема-  
тично, по *Eske et*  
*al.*, 1995, *Zhao et*  
*al.*, 2005,  
дополнено)



### Возможности и ограничения QTL-анализа

QTL-анализы проводятся у растений в большом объеме уже с 1990 г. Как это часто бывает с новыми методами, сначала была эйфория, которая частично все еще сохраняется. Каждый год публикуются тысячи результатов QTL-анализа на растениях. В практической селекции внедрение этих методов, однако, натолкнулось на скептицизм, и используются они очень ограниченно. Они очень затратны, требуют проверки материала, который является дорогим в производстве и должен быть проверен во многих средах, а затем результаты часто не могут быть переданы другому материалу.

Недоверие к результатам QTL-анализа возникает в связи с тем, что этот метод является восприимчивым к внешним факторам, то есть результаты методов статистического анализа основываются не на реально существующих генетических различиях в исследуемом материале. В небольших исследованиях (например, 100 генотипов, испытанных в одной окружающей среде), как правило, находят несколько QTL (часто от 2 до 5) с большим эффектом, большая часть которых объясняется фенотипической вариацией. Но если вы затем из того же исходного материала проверите боль-

шее число генотипов в различных условиях (например, 1000 генотипов в 10 средах), то найдете для сложных признаков, таких как, например, высота растений, гораздо больше QTL (30 или 40), которые по отдельности имеют только небольшие эффекты. QTL поэтому могут быть обнаружены только в обширных полевых испытаниях.

Таким образом, трудно выявить QTL для признаков урожайности. Ситуация проще для качественных признаков, которые менее зависимы от окружающей среды. Так, например, для содержания масла у рапса в исследованиях, проведенных на различном материале при различных средах, некоторые QTL всегда были найдены в одних и тех же отрезках хромосом. Поэтому для таких признаков перспектива **маркерного отбора** (англ. marker assisted selection, MAS) в целом положительна, но требуют высоких затрат.

QTL находят всегда – по меньшей мере, как искусственные явления (артефакты)

QTL там действительно имеется

#### **Анализ генов-кандидатов**

В тесной связи с описанным QTL-анализом находится анализ «генов-кандидатов». Под ними понимают гены, у которых известна последовательность ДНК, о функциях которых в обмене веществ имеется более или менее ясное представление, и один из которых, как предполагается, оказывает влияние на количественный признак. Влияние генов-кандидатов на количественные признаки оценивают по тому же принципу, как и для QTL-анализа, на расщепляющихся популяциях или на ассоциативном картировании. В качестве маркера используют не случайные ДНК последовательности поблизости от QTL, а последовательности непосредственного гена-кандидата. С использованием SNPs могут обнаруживаться различия в аллелях генов кандидатов, и, если ген-кандидат действительно отвечает за QTL, SNPs в пределах этого гена является «идеальным» маркером.

#### **Выводы:**

1. Большинство агрономически важных признаков показывают непрерывные или количественные изменения. Количественная вариация возникает, если признак в своем проявлении сильно зависит от окружающей среды, или если на него влияют много генов. Чаще встречаются оба случая.
2. Относительная важность генотипа и среды определяется наследуемостью, когда общая изменчивость лишена генотипической вариации. Величина наследуемо-

сти расположена между 0 (=полное отсутствие генотипической изменчивости) и 1 (=исключительно генотипическая изменчивость).

3. Как правило, влияние генотипа и среды на проявление признака является зависимым друг от друга, и происходит это во взаимодействии генотипа и окружающей среды. Генотипы с незначительным взаимодействием могут быть более ценными для селекционера, чем просто высокоурожайные.

4. Генетические эффекты могут быть представлены аддитивным действием, доминантным действием генов и эпистатическими эффектами. Соответственно, генетическая изменчивость может подразделяться на аддитивно-доминантную и эпистатическую изменчивость.

5. С помощью молекулярных маркеров у количественных признаков может быть оценен вклад отдельных генов (QTL = локусов количественных признаков). Это особенно перспективно для признаков, изменение которых основано на относительно небольших QTL.

#### **Вопросы:**

1. При каких условиях у признака, который наследуется только тремя генами, можно встретить количественную (непрерывную) изменчивость?

2. Что подразумевается под наследуемостью (наследственностью)?

- отношение между фенотипической дисперсией и экологической дисперсией;
- доля генотипической изменчивости в общей фенотипической изменчивости;
- квадрат значения генотипической дисперсии.

3. В популяции фенотипическая дисперсия составляет  $V_p = 200$  и генотипическая дисперсия  $V_G = 100$ . Как велика наследуемость?

4. Какое из следующих утверждений (только одно) не верно?

- под взаимодействием понимается, что два фактора в их действии взаимозависимы;
- взаимодействие генотип–среда существует, например, если два сорта по-разному реагируют на сокращение азотных удобрений;
- взаимодействие генотип–среда встречается тогда, если существуют результаты испытаний по крайней мере двух генотипов и по крайней мере в двух средах;

- взаимодействия генотип–среда осложняют оценку и отбор растений, их следует избегать, например, посредством результатов испытаний, проведенных в контролируемых условиях (климатические камеры);
  - возникновение взаимодействий генотип-среда легко идентифицируется при графическом представлении результатов эксперимента.
5. Как можно статистически обработать признак «устойчивая урожайность» (две возможности)?
  6. Почему при доминантном наследовании аддитивный эффект (селекционная ценность) у гетерозиготного генотипа ниже, чем его генотипическая ценность?
  7. Что такое “QTL”? Почему бы не использовать термин «Ген»?
  8. Какие основные требования: (только одно) в отношении каждого QTL-анализа должны быть выполнены?
    - надежные фенотипические данные из достаточно большой генетически изменчивой популяции;
    - очень надежные показания двух генетически возможно различных генотипов;
    - информация о, по меньшей мере, части последовательности ДНК интересующего гена.

**Рекомендуемая литература:**

Schüler et al. (2001) как краткое введение; Falconer и Mackay (1996) как надежный труд; часть 7 в Hill et al. (1998) с выдающейся дискуссией о взаимодействии генотипа и внешней среды; Vienne (2003) или Weising et al. (2005) о применении молекулярных маркеров.

Falconer D.S., Mackay T.F.C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Harlow, UK: Longman.

Hill J., Becker H.C., Tigerstedt P.M.A. 1998. Quantitative and Ecological Aspects of Plant Breeding. London: Chapman & Hall.

Schüler L., Swalve H., Götz K.-U. 2001. Grundlagen der Quantitativen Genetik. Stuttgart: Ulmer.

Vienne D., de (ed.). 2003. Molecular Markers in Plant Genetics and Biotechnology. Enfield USA: Science Publishers.

Weising H., Nybom H., Wolff K., Kahl G. 2005. DNA Fingerprinting in Plants. 2nd ed. Boca Raton: Taylor & Francis.

«Важен конечный  
результат»

Гельмут Коль,  
немецкий политик  
(р.1930)

## 8. Селекционный успех — результативность отбора

- 8.1. Факторы селекционного успеха
- 8.2. Прямой и непрямой селекционный успех
- 8.3. Селекция на несколько признаков
- 8.4. Выбор среды в качестве фактора селекции

Целью отбора является повышение среднего показателя популяции по желаемому признаку. Результативность отбора зависит от его напряженности, существующей генетической изменчивости, и надежности, с которой эта изменчивость может обнаруживаться. Эта надежность выражается наследуемостью, и может быть увеличена с помощью подходящей системы экспериментов. Отбор по конкретному признаку может также вызывать изменения в экспрессии других признаков популяции. Для отбора по нескольким признакам одновременно имеются различные методы. Далее обсуждаются различные концепции для выбора среды.

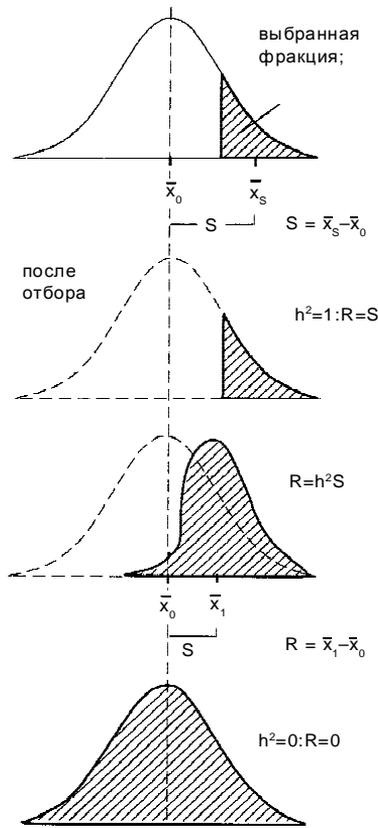
### 8.1. Факторы селекционного успеха

определение:  
селекционный  
успех

Изменение среднего показателя популяции на основе отбора называется селекционным успехом — результативностью отбора (англ. *response to selection*).

Чтобы изучить, от чего зависит размер селекционного успеха, имеется два пути:

- можно рассматривать по выбору **наблюдаемой** результативности отбора, или
- можно для выбора на основе теоретических соображений предсказать **ожидаемую** результативность отбора.



**Рис. 8.1.**  
Результативность отбора и реализованная наследуемость

**Наблюдаемый селекционный успех**

Предположим, что количественный признак выбран. Осуществляется отбор кандидатов, которые генетически не изменяются, как, например, гомозиготные линии. Если сравнить распределение этих генотипов после отбора с их распределением до отбора, то возможны различные результаты (рис. 8.1).

Фенотипическая разница между средней выборкой и средней всей популяции называется **селекционным дифференциалом** и обозначается  $S$ . Если в исходной популяции происходят исключительно генетические изменения ( $h^2 = 1$ ), то селекционный успех ( $R$ ) равен селекционному дифференциалу ( $S$ ), если изменчивость исходной популяции, напротив, исключительно зависит от условий среды ( $h^2 = 0$ ), результативность отбора равна нулю, и выборка в ближайшем поколении не отличается от исходной популяции.

Оба случая являются крайними, исключительными ситуациями, так как количественная изменчивость почти все-

определение:  
селекционный  
дифференциал

формула: наблюдаемый селекционный успех

гда объясняется влиянием генетических различий и окружающей среды. Таким образом  $R$  обычно меньше, чем  $S$ , но больше, чем ноль. Отношения между  $R$  и  $S$  называется **реализованной наследуемостью**, а селекционный успех равен:

$$R = h^2S$$

### Ожидаемый селекционный успех

Другой подход к выбору селекционного успеха лежит в том, чтобы еще до отбора теоретически предсказывать ожидаемый селекционный успех исходя из свойств популяции. Сразу видно, что результативность отбора должна зависеть от трех факторов:

три фактора, определяющих селекционный успех

- как много в наличии генетической изменчивости,
- насколько надежны эти изменения, и
- какова напряженность отбора.

Связь между этими тремя факторами выражается во второй формуле, которая, к счастью очень проста:

формула: ожидаемый селекционный успех

$$R = ihQ_G$$

Где  $i$  — интенсивность отбора,  $h$  является корнем из наследуемости и  $Q_G$  — корень из генотипической изменчивости.

«Элементарная формула селекции растений»

Формула для ожидаемого селекционного успеха является элементарной формулой селекции растений, которую должен знать каждый селекционер.

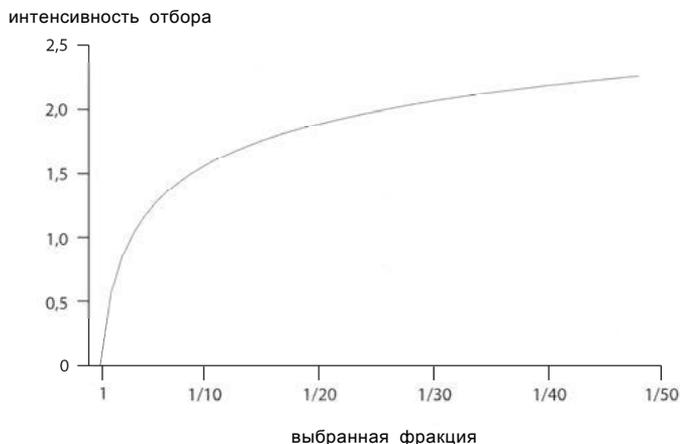
По словам американских селекционеров кукурузы G.F. Sprague und S.A. Eberhart “*probably the most valuable tool provided to the plant breeder by Statistical geneticists*”, «вероятно, самый ценный инструмент предоставляется селекционеру статистическими генетиками».

Формула ожидаемого селекционного успеха полезна, потому что с ее помощью можно обсуждать стратегии увеличения и максимизации результативности отбора. Это в основном делает возможным повышение селекционного успеха по каждому из трех участвующих факторов: за счет увеличения интенсивности отбора, наследуемости, или генетической изменчивости. Решающим из этих факторов является качество исходного материала; о влиянии интенсивности отбора и наследственности мы обсудим впоследствии.

### Интенсивность отбора

определение: интенсивность отбора

Размер селекционного успеха зависит от интенсивности отбора; чем выше интенсивность отбора, тем больше ожидаемый селекционный успех. Это знание, конечно, баналь-



**Рис. 8.2.**  
Подъём интенсивности отбора ( $i$ ) с растущей напряжённостью отбора

но, но в то же время настолько содержательно, что определение «интенсивность отбора» следует рассмотреть ближе. Интенсивность отбора ( $i$ ) является стандартным коэффициентом, который указывает, насколько стандартные отклонения средних значений отобранных растений лежат выше среднепопуляционного значения.

На рисунке 8.2 графически представлено, насколько велико значение  $i$ , когда выбранная фракция составляет десятую долю, одну двадцатую долю и т.д. от всех проверенных кандидатов. На этом рисунке четко видно, что интенсивность отбора начиная с некоей области больше не увеличивается. Селекционный успех может расти очень медленно, благодаря очень напряженному отбору.

Может сначала озадачить, что интенсивность отбора и ожидаемый селекционный успех не могут значительно увеличиваться благодаря сильному ограничению выборки даже при относительно мягком отборе. Селекционеры проверяют тысячи образцов, чтобы в заключении выбрать один или несколько генотипов. Это происходит главным образом потому, что на практике многие другие признаки учитываются одновременно и комбинацию со всеми желаемыми свойствами можно ожидать только при соответствующем обширном богатом исходном материале.

### Наследуемость

В предыдущей главе, наследуемость определялась как отношение генотипической изменчивости к фенотипической, а именно,  $h^2 = V_G/V_P$ . Это простое определение не вполне достаточно для селекционного отбора, и мы должны сделать что-то с **фенотипической дисперсией**.

→ Глава 7.2.  
Наследуемость

Если генотип возделывался в одной среде, то есть в данном месте и в данном году, то его наблюдаемая продуктивность не соответствует его генотипическому значению, а содержит также взаимодействие с этой местностью и взаимодействия с этим испытываемым годом и взаимодействия с комбинацией место–год.

Фенотипическая изменчивость  $V_p$  содержит при проверке только в одной среде наряду с генотипической изменчивостью  $V_G$  также изменчивость всех взаимодействий.

Если испытание проводится, например, в трех местностях, то фенотипическое значение генотипа содержит, наряду с генотипическим значением, еще и усредненные по этим трем местам взаимодействие с испытываемым годом, а также среднее значение взаимодействий с этих трех мест плюс среднее значение взаимодействия трех комбинаций место–год. Изменчивость средних значений от трех наблюдений составляет только  $1/3$  изменчивости отдельных значений. Поэтому фенотипическая изменчивость  $V_p$  содержит, наряду с генотипической изменчивостью  $V_G$ , средние значения из трех мест, а также изменчивость взаимодействий с испытываемым годом, и еще  $1/3$  изменчивости взаимодействий с местами и комбинациями место–год. Поэтому средние значения  $V_p$  становятся меньше, а наследуемость соответственно больше. Наследуемость поэтому не постоянна, но зависит от того, на каком основании находятся фенотипические значения, и отбираются на их основе. Интенсивная оценка в большом количестве сред приводит к повышению наследуемости, и можно проводить испытания в бесконечно большом числе сред, чтобы величина наследуемости достигла 1.

Рассмотрим теперь общий случай теста на продуктивность; число мест представляет собой  $O$ , число лет —  $J$ , и число повторений —  $R$ ; компоненты изменчивости для взаимодействий генотипов с отдельными факторами среды  $V_{GO}$ ,  $V_{GJ}$ , и  $V_{GOJ}$ , а  $V_F$  изменчивость ошибки. Формула наследуемости выглядит:

$$h^2 = \frac{V_G}{V_G + V_{G/O} + V_{G/J} + V_{GOJ}/(OJ) + V_F/(OGR)}$$

С помощью этой формулы можно для любого числа мест, лет и повторений рассчитать ожидаемую наследуемость, если известны размеры компонентов изменчивости. Это сильно зависит от признака, материала и экологической области. В качестве показателя величины компонента изменчивости в таблице 8.1 приведены оценки урожая, которые

наследуемость  
зависит от числа  
испытываемых сред

Формула  
наследуемости

представляют собой среднюю многолетнюю от испытаний на продуктивность Федеральной сортоиспытательной службы.

Когда рассматривается абсолютная величина компонентов изменчивости, уровень урожайности перечисленных видов очень различается; но решающим значением для наследуемости является не абсолютный размер компоненты изменчивости, а их отношение друг к другу. У всех культур сумма всех взаимодействий генотип–среда равна или даже больше, чем генотипическая изменчивость; только сахарная свекла ясно показывает незначительное взаимодействие генотип–среда. Дисперсия ошибки, за исключением картофеля, всегда больше, чем генотипическая изменчивость.

Для результативности отбора решающим является наследуемость оценок, с учетом которых происходит отбор, а также наследуемость средних оценок условий и повторений, в которых проводились испытания. В основном наследуемость увеличивается с увеличением объема испытаний, но повышение объема испытаний, естественно, связано с увеличением затрат.

Интересными являются возможности увеличения наследуемости при постоянном объеме проверки. Часто это возможно благодаря изменению **распределения (аллокации)** потенциала по тестированию, то есть через более эффективное распределение имеющегося числа участков на повторения, местности и годы.

Если, например, испытания с озимым рапсом проводятся в одной местности, в один год и в четырех повторениях, то результаты использования компонентов изменчивости из таблицы 8.1 и вышеназванной формулы выглядят:

$$h^2 = 3,3 / (3,3 + 1,7 + 2,0 + 3,8 + 9,7/4) = 0,25$$

Напротив, если проверка проводилась в четырех местностях в один год с одной повторностью, то результатом будет:

$$h^2 = 3,3 / (3,3 + 1,7/4 + 2,0 + 3,8/4 + 9,7/4) = 0,36$$

На рисунке 8.3 сравниваются три различных распределения для озимого рапса:

- проверка только в одном месте в течение одного года; равносильно большому количеству участков с многими повторениями,

Табл. 8.2. Оценки для компонентов изменчивости урожайности [т/га] в испытаниях Федерального ведомства сортоиспытаний (по Laidig et al., 2008)

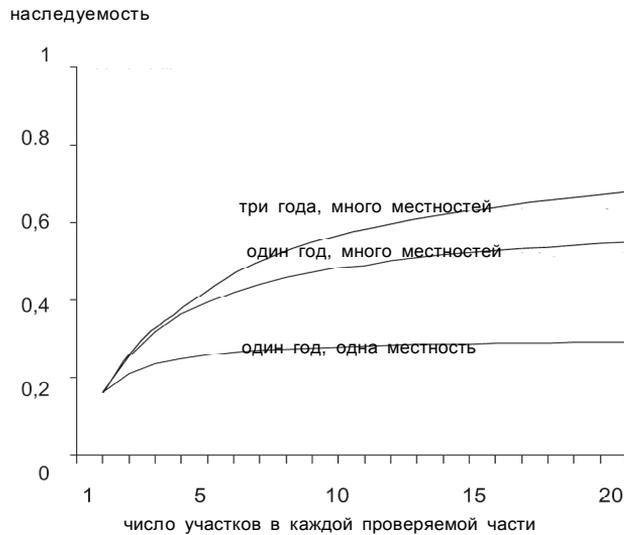
Вид	VG	VGO	VGJ	VGOJ	VF
Озимая пшеница	14,2	2,4	2,4	9,2	14,4
Яровой ячмень	5,0	0,7	0,8	4,1	13,3
Озимый рапс	3,3	1,7	2,0	3,8	9,7
Кормовой горох	8,4	3,6	1,3	5,3	13,2
Кукуруза на зерно (ранняя)	19,6	6,1	5,1	11,7	27,1
Сахарная свёкла	33,6	9,1	1,7	4,8	35,2
Картофель (ранний) <sup>a</sup>	21,3	2,3	3,5	10,9	9,1

<sup>a</sup> Урожайность в т/га

аллокация:  
распределение  
потенциала по  
тестированию

Наследуемость не  
является биологической  
постоянной

**Рис. 8.3.**  
Наследуемость  
урожая зерна  
озимого рапса в  
зависимости от  
объема испытан-  
ий при разном  
распределении.



- проверка только в течение одного года, в котором число доступных местностей для испытания ограничено, и
- трехлетняя проверка, при которой число доступных местностей для испытания не ограничено.

Из рисунка четко видно, что наследуемость одного признака не является биологической постоянной, но очень сильно зависит от селекционной работы; даже с тем же числом участков на проверку элементов она может варьировать от 0,3 до 0,6.

оценка на урожай-  
ность только в  
одном месте не  
имеет смысла

Наследуемость остается ниже при испытании только в одной среде даже при очень многих повторениях, так как не охватываются взаимодействия. Испытание в одном месте с многими повторностями не имеет смысла. Испытание в нескольких местностях всегда предпочтительнее.

Даже с испытанием во многих местах максимально достижимая наследуемость является при однолетней проверке ограниченной, так как взаимодействия генотип–годы не могут быть обнаружены.

чему нас учат  
годовые кольца

Воздействие на окружающую среду разных лет может быть очень разным, оно обеспечивается, например, четким изображением колебаний годовых колец деревьев. Хотя к решениям, касающимся отбора, должны приходить как можно скорее, и не только после многих лет испытаний. Но однолетние результаты таят в себе значительную неопределенность и, следовательно, как правило, не могут быть использованы в качестве основы для различных сортовых рекомендаций.

Как видно из формулы наследуемости, оптимальное распределение участков всегда приводит к испытаниям в возможно большем числе сред только с одним участком местности. Однако такой анализ без повторностей имеет некоторые практические недостатки. Оценка испытываемых элементов всегда облегчается, особенно когда можно просмотреть интересные испытываемые элементы во второй повторности.

Также оценка достоверности испытания облегчается, если с помощью повторений можно рассчитать ошибку опыта. Таким образом, испытания без повторений на практике встречаются редко. Испытания с количеством повторений более двух теоретически едва ли имеют смысл, но на практике их еще применяют.

Испытания без повторений?

Наконец, следует отметить еще раз, что мы посчитали отбор только между генетически установленными кандидатами. Неизвестно, изменяется ли генотип растения во время отбора, хотя это имеет смысл заранее прогнозировать. В принципе наследуемость должна быть определена и оценена в зависимости от ситуации. Если, например, после отбора перешли к свободному опылению выбранных растений, тогда в наследственность переходит не вся генетическая изменчивость, а только с добавкой изменчивости, то есть  $h^2 = V_A/V_p$ . Поэтому говорят о «**наследуемости в узком смысле**», в отличие от наблюдаемой «**наследуемости в широком смысле**».

различные виды наследуемости

## 8.2. Прямой и непрямой селекционный успех

В большинстве случаев различные признаки не являются генетически независимыми. Это имеет два последствия:

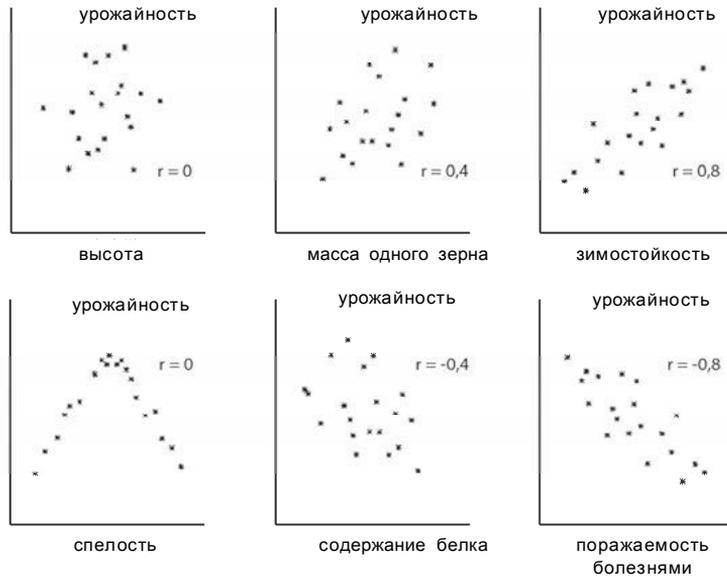
- отбор на один признак может привести к непредвиденным изменениям других признаков (**прямой селекционный успех**), и
- можно, при отборе на желаемый признак косвенно влиять на другой признак (**непрямой селекционный успех**).

Прежде чем остановиться на этих двух последствиях, необходимы некоторые общие замечания о корреляциях признаков.

### Корреляции признаков

Корреляции признаков широко используются в селекции растений; признаки, которые являются независимыми друг от друга и в целом не показывают никакой корреляции, яв-

**Рис. 8.4.** Корреляции между урожайностью и другими признаками (вымышленные примеры для часто наблюдаемой с подобной градацией корреляции)



ляются, скорее, исключением. Величина корреляции очень сильно зависит от материала. На рисунке 8.4 графически представлены некоторые корреляции. Это вымышленные примеры; корреляции в подобной градации часто наблюдаются, но они встречаются не всегда. Рисунок дает представление о том, что корреляции при средних размерах, около  $r = 0,4$ ; взаимосвязь признаков друг с другом всё еще достаточно свободна, чтобы быть статистически значимой, при такой корреляции должно быть достаточное количество материала. Оба рисунка, где  $r = 0$ , должны напоминать о том, что отсутствие корреляции не обязательно означает, что между двумя признаками не существует связи, потому что при вычислении корреляции учитываются только линейные отношения. Поэтому всегда целесообразно, в дополнение к расчету коэффициента корреляции отображать график, показывающий распределение оценок признака.

Очень часто селекционные цели имеют отрицательную корреляцию друг с другом. Для перспективы желательно сочетать отрицательно коррелирующие селекционные цели в дополнение к степени корреляции и значения причины. Если корреляции физиологически ограничены, или другими словами, оба эти признака подвергнуты влиянию тех же самых генов (**плейотропия**), то перспективы для сочетания обеих свойств ограничены. Хотя даже в таких случаях можно ожидать появления редких генотипов, которые сочетают в себе желаемые свойства; случайно используемый

термин «выключатель корреляции» для таких генотипов вводит в заблуждение, так как корреляция по-прежнему существует, и можно ожидать любые генотипы, у которых оба свойства сочетаются в оптимальной экспрессии.

Примером такой физиологической корреляции является обсуждаемая в главе 4.3 отрицательная связь между урожайностью и содержанием белка.

→ Таблица 4.10.

Другим примером является соотношение между урожайностью зеленой массы и урожайностью семян у кормовых культур, а также между урожайностью и сроком созревания у многих видов. Сразу видно, например, что ранний картофель с вегетационным периодом в 90 дней не имеет такой урожайности, которую может дать поздний сорт с 150-дневным вегетационным периодом.

Гораздо более доступными селекционные перспективы проявляются тогда, когда корреляция основывается на том, что два признака управляются различными генами, но которые связаны с используемым материалом. Пример этому мы встречаем в селекции на качество у рапса: сорта с пониженным содержанием глюкозинолатов имели невысокую зимостойкость. Но это не было основано на физиологической связи, а из-за того, что гены, контролирующие низкое содержание глюкозинолатов, были перенесены из ярового рапса в озимый, без использования других свойств ярового рапса.

→ Рисунок 4.3  
глава 4.3

При дальнейшем отборе в настоящее время успешно создаются двунулевые сорта с хорошей зимостойкостью.

Наконец, необходимо кратко обсудить разницу между **фенотипическими и генетическими корреляциями**. Установленные корреляции, как правило, являются фенотипическими, но решающее значение для селекционного успеха имеют генетические корреляции. Генетические корреляции могут быть определены путем анализа ковариации, но у них есть большая статистическая погрешность оценки. Если проверялось большое количество генотипов в нескольких средах, затем на основе средних оценок рассчитывались фенотипические корреляции, то они очень похожи и практически такие же по смыслу, как и генетические корреляции. Для селекционных целей бесполезна экологическая корреляция, которая связана, например, с возделыванием одного или нескольких генотипов в различных средах или с получением их при различных агрономических условиях. Так, например, может встречаться положительная фенотипическая корреляция между урожайностью и содержанием белка, потому что лучшее обеспечение азотом благо-

Табл. 8.2. Длина початка у кукурузы и прямой селекционный отбор по другим признакам (по Salazar и Hallauer, 1986)

	Селекция на	
	длинные початки	короткие початки
Длина початка [см]	25,7	13,1
<i>Прямой селекционный успех:</i>		
Высота [см]	+ 25,1	- 48,1
Дней до цветения	+ 5	- 3,9
Длина зерна [мм]	- 1,4	+ 1,1
Урожайность [ц/га]	- 6,6	- 15,6

приятно воздействует на оба признака. Но это не меняет нормального риска существующих негативных генетических корреляций между урожайностью и содержанием протеина.

### Прямой селекционный успех

О прямом селекционном успехе (англ. *correlated response*) говорят, если отбор на один признак приводит к изменениям по другим признакам, которые коррелируют с селективируемым признаком. Название «селекционный успех» здесь несколько вводит в заблуждение, поскольку эти изменения часто нежелательны у вторичных признаков, и нельзя не считаться с коррелирующими «селекционными ошибками-неуспехами».

Коррелирующие селекционные успехи очень распространены и отображены в селекционно-генетическом эксперименте с кукурузой (табл. 8.2). В американских исследованиях было отобрано 15 поколений, с одной стороны на длинные початки, а с другой стороны, на короткие початки. В каждом поколении длина початка измерялась у 4000 растений, и каждые 300 растений с длинными початками или с короткими початками скрещивались друг с другом. Хотя при отборе учитывалась исключительно длина початка, проявлялись изменения и по другим признакам.

Отбор на длинные початки привел к появлению более высоких растений с поздним цветением, отбор на короткие початки, напротив, привел к появлению более низких растений с ранним сроком цветения. Интересно, что оба направления селекции привели к снижению урожайности. Это неудивительно при отборе на короткие початки. Необходимо пояснение результата при отборе на длинные початки: это селекционное направление приводит к появлению более высоких, менее устойчивых растений с мелкими зернами. Это также наблюдалось и в других случаях, когда односторонний отбор только на один компонент урожайности может привести к снижению урожая. Можно сделать вывод: вы никогда не должны вести отбор только на один признак, не учитывая другие хозяйственно-ценные признаки.

### Непрямой отбор

Под косвенным отбором понимают, когда отбор ведут по **вспомогательному (косвенному) признаку** для улуч-

Односторонний отбор только на один признак является рискованным

шения фактического целевого признака. Так, например, чтобы повысить урожайность, ведут отбор растений с пониженной высотой для повышения устойчивости, или отбор на большую площадь листьев для увеличения продуктивности ассимиляции.

С помощью формулы можно выразить успех косвенного отбора следующим образом:

$$R = i' h' r \sigma_G$$

$i'$  и  $h'$  являются интенсивностью отбора и корнем из наследственности для косвенного признака,  $r$  является генетической корреляцией между косвенным признаком и главным признаком, и  $\sigma_G$  является корнем из генотипической дисперсии главного признака.

формула:  
косвенный  
селекционный  
успех

При каких условиях в настоящее время является косвенный отбор полезным, или, говоря по-другому, когда косвенный селекционный успех, в соответствии с вышеприведенной формулой, может быть выше, чем прямой селекционный успех ( $R = i' h' \sigma_G$ )? Так как корреляция  $r$  в благоприятном случае может становиться 1, а нормальным образом располагается ниже 1, должны ли  $i$  или  $h$  или они оба, насколько это возможно для вспомогательного признака, быть больше, чем для главного признака.

Когда непрямой  
отбор имеет  
смысл?

Косвенные признаки являются, поэтому интересными,

- если они могут быть определены легко и быстро из большого материала, так как это обеспечивает более высокую интенсивность отбора,
- если они имеют высокую наследуемость, и
- если они кроме этого имеют достаточно высокую корреляцию с главной целью.

Косвенный отбор широко распространен в ранних поколениях создания сорта, потому что на данном этапе селекционного процесса определение урожайности невозможно. Поэтому в этих поколениях отбирают на устойчивость к болезням и неполегаемость в надежде, что эти признаки имеют положительную корреляцию с урожайностью. В более поздних поколениях, если возможна прямая оценка урожайности, косвенный отбор не используют.

Особым типом косвенного отбора является **маркерная селекция**.

Ключевым преимуществом являются молекулярные маркеры, чтобы они могли охватывать изменения на уровне ДНК и, таким образом, иметь наследуемость 1. У маркеров для моногенно-наследуемых признаков имеется, кроме корреляции с главным признаком, также, например, устойчи-

маркерная  
селекция =  
косвенная  
селекция

вость, приближающаяся к 1. По комплексным признакам только часть генетической изменчивости можно объяснить QTL-идентифицированными маркерами, и корреляция между косвенным признаком (маркер) и главным признаком будет значительно ниже 1. Кроме этого, следует обратить внимание на затраты, связанные с маркерным анализом, благодаря которому можно уменьшить возможную интенсивность отбора. Таким образом, косвенная, маркерная селекция не обязательно более эффективная, чем прямой отбор по фенотипическим оценкам главного признака.

### 8.3. Селекция на несколько признаков

До сих пор мы обсуждали случаи, в которых отбор проводился только на один признак. Но при оценке генотипов всегда учитывались несколько признаков. Иногда этот отбор осуществляется по **независимым пределам**; при этом отбираются только те генотипы, которые превышают определенную границу по каждому признаку. Так, например, при испытании рапса могут отбирать все сорта, урожайность которых превышает 40 ц/га, содержание масла более 48% и содержание белка в шроте более 45%. Преимущество таких опытов очевидно: генотип, который имеет урожайность 50 ц/га, но содержание масла только 47,9%, не отбирается, хотя он может компенсировать несколько пониженное содержание масла очень высокой урожайностью. Это приводит к необходимости объединения показателей всех признаков в один **индекс**, и каждый генотип в совокупности своих признаков оценивается одним числом.

Почему селекционный индекс отбора один?

#### Примеры для простого индекса

Очень простой способ формирования индекса состоит в том, что для каждого признака рассчитывают рейтинг генотипов, и ряды этих рейтингов суммируются. Генотип оценивается тогда тем более благоприятно, чем ниже **индекс суммы рангов**. В этом случае, тем не менее, все признаки считаются одинаково важными, которые, как правило, не учитываются.

Другая возможность, которая особенно используется при допуске сортов это расчет индекса из **сравнения с группой стандартов** по важнейшим признакам. У озимого рапса в первый год немецкие селекционеры согласились проверять сорта по такой простой оценке индекса по признакам: выход масла, содержание глюкозинолатов, восприимчивость к фомозу и способность к хранению. Относитель-

пример: значения индексов для озимого рапса

ный выход масла в качестве наиболее важного признака является основной оценкой, с учетом которого производят скидки или добавки для других признаков.

Выход масла одного генотипа регулируется по значениям для его других признаков. Отправной точкой для этой корректировки является среднее значение трех стандартных сортов (VRS, «расчет сортов»). Отклонения от этого среднего значения становятся взвешенными для содержания глюкозинолатов (GSL в ммол/г) с значением 0,25, с балльной оценкой устойчивости к фомозу (1 — не поражается, 9 — максимальное поражение) с значением 1,00 и способностью к хранению (1 — не хранятся (семена), 9 — максимальное хранение). Формула значения индекса для селекционной линии  $i$  такова: значение индекса  $i$  = выход масла  $i$  + 0,25 (GSL<sub>VRS</sub> – GSL <sub>$i$</sub> ) + 1,00 (фомоз<sub>VRS</sub> – фомоз <sub>$i$</sub> ) + 0,75 (способность к хранению<sub>VRS</sub> – способность к хранению <sub>$i$</sub> ).

Это является примером для 10 селекционных линий, представленных в таблице 8.3.

Этот пример показывает, что рассмотрение дополнительных признаков может привести к другой последовательности селекционных линий, когда всё сосредоточено только на выходе масла. Взвешивание отдельных признаков на основе соглашения селекционеров скорее более интуитивно, а не как в расчете индексов по данным. Но такой простой индекс удобен в работе, на ранних этапах селекционного процесса с его помощью можно быстро объяснить результаты испытаний, принять решения, а, кроме рапса, подобным образом использовать и на других культурах. Для окон-

Генотип	Выход масла (относит.)	GSL		Фомоз		Способность к хранению		Индекс
		ммол/г	откл. <sup>а</sup> x 0,25	балльная оценка	откл. <sup>а</sup> x 1,00	балльная оценка	откл. <sup>а</sup> x 0,75	
VRS <sup>b</sup>	100	14,0		5,0		3,0		100
ZS1	108,0	20,0	-1,5	7,0	-2,0	5,4	-1,8	101,7
ZS2	108,0	12,0	+1,0	5,0	0	4,2	-0,9	108,1
ZS3	107,5	12,0	+1,0	4,0	+1,0	1,8	+0,9	110,4
ZS4	107,0	18,0	-1,0	3,5	+1,5	5,0	-1,5	106,0
ZS5	106,0	8,0	+1,5	4,0	+1,0	3,0	0	108,5
ZS6	105,0	14,0	0	5,5	-0,5	1,0	+1,5	106,0
ZS7	103,5	16,0	-0,5	6,0	-1,0	4,2	-0,9	101,1
ZS8	103,0	10,0	+1,0	4,0	+1,0	1,8	+0,9	105,9
ZS9	102,0	20,0	-1,5	6,5	-1,5	5,4	-1,8	97,2
ZS10	102,0	10,0	+1,0	5,0	0	1,0	+1,5	104,5

<sup>а</sup> отклонение между средним у расчётных сортов (VRS) и исходными линиями  
<sup>б</sup> среднее значение трёх расчётных сортов

чительных решений по допуску сортов оцениваются все признаки, причем сильно дифференцированно.

### Конструкция линейного индекса

формула:  
линейный  
селекционный  
индекс

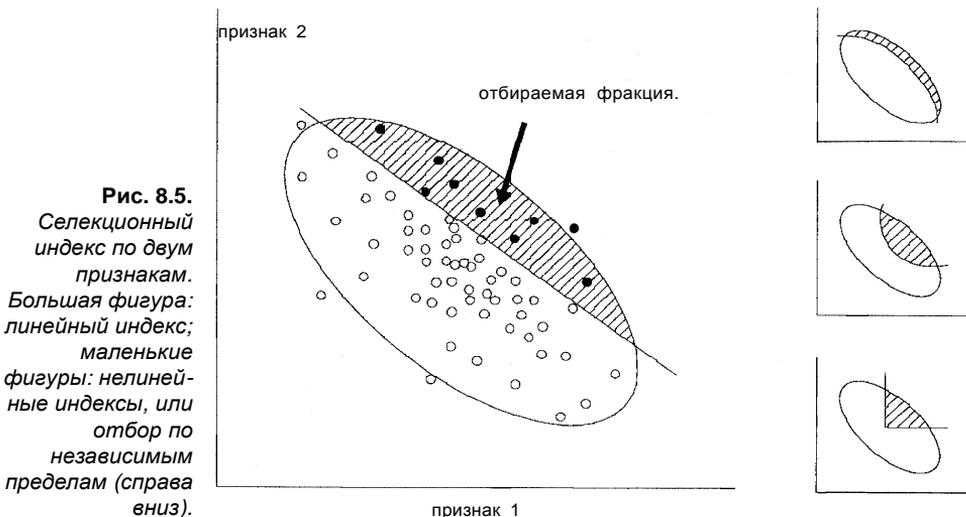
Линейный индекс имеет следующую формулу:

$$Y = b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3 + \dots$$

Здесь,  $x_1$ ,  $x_2$  и т.д. — фенотипические значения у отдельных признаков и  $b_1$ ,  $b_2$  и т.д. — соответствующие весовые коэффициенты. По двум признакам может быть произведен отбор с использованием линейного индекса, как это представлено графически на рисунке 8.5. Этот рисунок показывает для сравнения, другие показатели, которые не являются линейными.

Для определения весов  $b_1$ ,  $b_2$ , и т.д. имеется много возможностей. Одним из простых способов является **индекс наследуемости**, при котором наследуемость используется в качестве весовой характеристики. Это особенно полезно, если различные признаки имеют различающуюся наследственность, как это имеет место при отборе в ранних поколениях. Сразу видно, что признаки, которые имеют высокую наследуемость, взвешиваются в большей степени, так как они должны быть оценены более надежно. Даже если такой индекс редко рассчитывается формально, селекционеры интуитивно учитывают при отборе свои знания о наследуемости отдельных признаков.

Вторая возможность для  $b_1$ ,  $b_2$ , и т.д. заключается в использовании **экономических весов**, и это называется **базо-**



**вый индекс.** Это особенно важно для поздних поколений, так как наследуемость для всех признаков может быть аналогично высокой. Определение экономического веса является легким для признаков, у которых учитываются доходы с гектара, как, например, урожайность, или качественные признаки, содержание сахара, или белка. Во многих других ситуациях определение экономических весов крайне затруднено.

Селекционный индекс является хорошим показателем противоречия между теорией и практикой. Теоретически эта проблема решается, в 1940-х гг. селекционер растений Smith и селекционер животных Hazel создали методику по определению оптимального веса, по которой учитываются наследуемость, экономический вес и генетические корреляции между признаками. Это **индекс Smith–Hazel**, который широко распространен в животноводстве, но не в селекции растений.

противоречие  
между теорией и  
практикой

Причина этого в том, что требуемые параметры зависят от материала, могут быть определены только с большими затратами, и имеют поэтому большую статистическую ошибку.

Следующая проблема в том, что во многих случаях признаки могут взаимно компенсироваться только в узких границах. Так, например, сорта с очень поздним созреванием часто не востребованы, и недостаток по этому признаку не может перекрываться высокой продуктивностью или другими свойствами. Однако, практически каждый селекционер использует свой интуитивный индекс. Счастливым образом это приводит разные индексы к похожим ранжированным порядкам, так что в конце концов получается менее рашающим, какой индекс применяли.

## 8.4. Выбор среды в качестве фактора селекции

При расчете оптимального распределения в разделе 8.1 бесспорно предполагается, что все места для отбора одинаково пригодны, и это зависит только от количества мест. Определенные места могут быть пригодными, но могут очень различаться в качестве объектов отбора, и выбор среды частично определяет селекционный успех. Важно знать, для какой конкретной области создается сорт.

Специфическая  
или широкая  
адаптация?

Обсудим две ситуации детальнее:

- генотипы создаются хорошо приспособленными к конкретным условиям окружающей среды, условиям возделывания,

- поиск генотипов, адаптированных к широкому экологическому диапазону.

### Отбор для конкретных условий окружающей среды

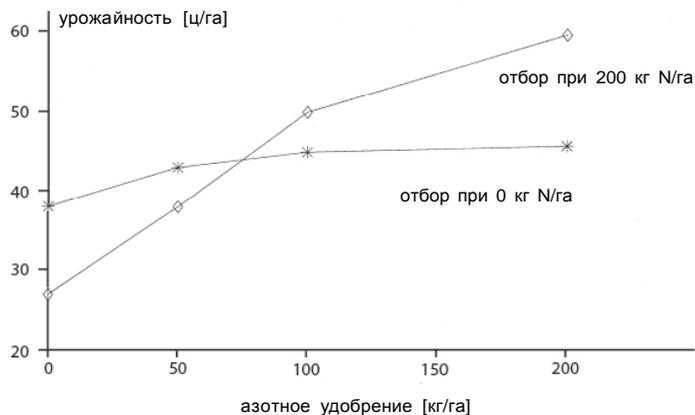
Иногда целью отбора является сорт, приспособленный к конкретным условиям окружающей среды, например, для конкретных климатических или географических условий или для возделывания при определенной системе земледелия. В качестве примера рассмотрим классический эксперимент с кукурузой, при котором отбор проводился на приспособленность к пониженному или повышенному обеспечению питательными элементами.

Из исходной популяции проверялось 100 отобранных растений, при полном отсутствии азота (0 кг N) и при повышенной дозе азота (200 кг N) из каждых 10 лучших проверенных растений были созданы новые популяции. Эти две отобранных различных популяции выращивались вместе при различных уровнях обеспечения удобрениями. Генотипы, отобранные при высоком внесении азотных удобрений, были значительно урожайнее при высоком обеспечении азотом, но они же были менее продуктивными при отсутствии азота, чем генотипы, отобранные при таких условиях (рис. 8.6).

Этот пример показывает, что отбор по возможности должен происходить при условиях, при которых сорта позже будут выращивать. Это особенно важно для селекционных программ в развивающихся странах, где часто не учитывают этого. Часто здесь оценка на урожайность происходит при относительно благоприятных условиях, в благоприятных местностях, при хорошем обеспечении минеральными удобрениями и частично при орошении. Таким образом, часто можно проводить «хорошие» опыты с незначитель-

→ Глава 3.3.  
Эффективность  
питания

Нужны ли  
специальные  
сорта для  
органического  
земледелия  
(экосорта)?



**Рис. 8.6.**  
Отбор при  
различном  
азотном удобрении  
(по Muruli и  
Paulsen, 1981)

ной ошибкой опыта, но передача этих результатов на «бедные» земли, по меньшей мере, сомнительна.

В этой связи в последние годы всё чаще утверждается, что если селекция сортов велась при обычных условиях, то они также подходят для условий органического земледелия. Хотя при традиционной селекции очень трудно вести отбор на устойчивость к болезням, но болезни, которые переносятся с семенами, как головня пшеницы, не рассматриваются, так как они легко уничтожаются при обычном возделывании благодаря протравливанию.

Кроме того, не учитывается способность подавлять сорняки. Почти отсутствуют какие либо сравнительные исследования, до какой степени создание сортов специально для органического земледелия вообще имеет смысл.

Один из очень немногих примеров экологических селекционных программ для «экологической-кукурузы» описан во вставке 8.1.

→ Вставка 8.1.

#### **Вставка 8.1. Селекция экологических сортов (на примере кукурузы)**

Существует еще один спорный обсуждаемый вопрос, требуется ли селекция специальных сортов для условий экологического земледелия. Прежде, как правило, сорта возделывались при экологических условиях, и созданы эти сорта были при обычных условиях, причем на признаки устойчивости у сортифта обращали особое внимание. Но есть, по крайней мере, такие виды зерновых с небольшими селекционными программами, у которых вся селекция происходит при экологических условиях. В какой мере действительно отбирались нужные генотипы, однако эти вопросы сравнительно мало изучены.

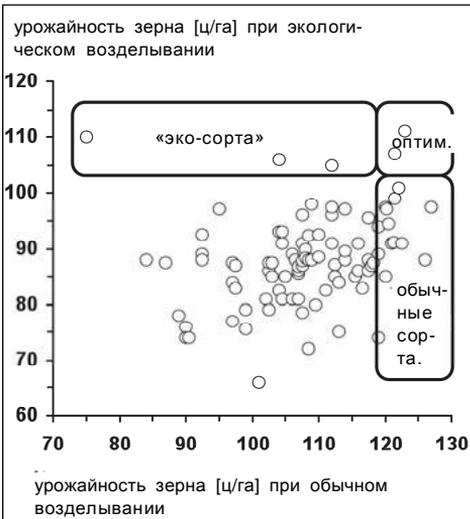
Соображения создания специальных экологических сортов возникают из-за того, что селекционные цели для экологического и обычного земледелия не идентифицирова-

ны. При этом экологическое земледелие не обязательно требует иной селекционной цели, но, наряду с важными для обычного земледелия признаками, вводят дополняющие свойства. Важнейшими селекционными целями для экологического земледелия являются: способность подавлять сорняки, устойчивость к болезням, которые переносятся с семенами, высокая эффективность использования элементов питания.

Важнейшие селекционные цели у кукурузы:

а) для экологического и обычного земледелия:

- устойчивость к холоду;
- устойчивость к полеганию;
- толерантность к гельминтоспориозу;
- устойчивость к черной ножке;
- перевариваемость (в качестве силоса);



**Рис. 8.7.**  
Испытания гибридов кукурузы при обычных и экологических условиях (по Burger и др., 2008).

- содержание белка (у кукурузы на зерно);
  - урожайность;
- б) дополнительно для экологического земледелия:
- высокая масса 1000 семян и высокая энергия прорастания, так как семена не должны протравливаться;
  - быстрое развитие и конкурентоспособность к сорнякам, так как, гербициды не должны использоваться;

- толерантность к недостатку азота в раннем развитии, так как, не должны применяться азотные удобрения;

- способность к поглощению азота на более поздних этапах роста, с того времени как азот доступен к поглощению.

На рисунке показана небольшая часть обширного исследования в университете Гугенхайма и селекционной фирме KWS. Одновременно проверяли гибриды кукурузы для экологических и обычных условий. Урожайность при этих двух методах возделывания действительно была взаимосвязана, но корреляция была только умеренно высокой. При обычных, или экологических условиях отбираются в основном различные генотипы. Только некоторые («оптимальные») генотипы показывают при обеих системах возделывания высокую продуктивность

Так что можно в принципе создавать сорта, которые дают хороший результат, как при обычных, так и при экологических условиях. Такие генотипы могут быть обнаружены только тогда, когда отбираются при экологических условиях.

Существует ряд доказательств, что в условиях органического земледелия региональные или местные специфические воздействия окружающей среды играют большую роль, чем при обычном земледелии. Это привело к рассмотрению отбора на раннем этапе создания сорта, приспособленного к определенным условиям окружающей среды.

В экстремальных случаях могут возникать «местные» сорта, которые приспособлены к возделыванию на узком пространстве – месте и там должны постоянно возделываться и поддерживаться. Экспериментальные исследования воп-

Имеются ли  
«местные»  
сорта?

роса о том, действительно ли при долгосрочном выращивании сорта в одном хозяйстве им приобретается специфическая приспособленность, мне пока еще не известны.

### **Отбор на «широкую адаптивность»**

Во многих случаях селекционной целью является сорт, который имеет широкую приспособленность и пригоден для больших областей возделывания. Это, безусловно, интересно и коммерчески оправдывает большие затраты на селекцию. Отчасти этот материал, сознательно отобранный в различных климатических условиях. Для достижения этой цели проверка на продуктивность проводилась во многих местах, которые были распределены по предполагаемой области возделывания. Примером этого является понятие «челночной селекции» (Shuttle breeding), которая применялась СИММУТ при селекции пшеницы в Мексике. Отбор осуществляется поочередно в двух местах, расположенных за две тысячи километров друг от друга с очень различным климатом и различной длиной дня, чтобы создавать исходный материал для широких селекционных программ.

«Shuttle breeding»  
— селекция при  
чрезвычайно  
различающихся  
условиях среды

При анализе оценок из очень различных мест возникает вопрос, все ли места обеспечиваются такой же ценной информацией, или же они должны быть взвешены по-разному. Какие требования должны предъявляться к оптимальным селекционным местностям? С одной стороны, такое место должно быть как можно более репрезентативным; то есть результаты в этом месте должны сильно коррелировать со средней оценкой из всех мест, где будущие сорта могут выращиваться, таким образом, быть генотипической оценкой этого сорта. Во-вторых, точность опыта при отборе стандарта должна быть еще высокой, это означает, что рассчитанная только для этого места «наследуемость» должна быть по возможности большой.

Оптимальный  
селекционный  
сорт?

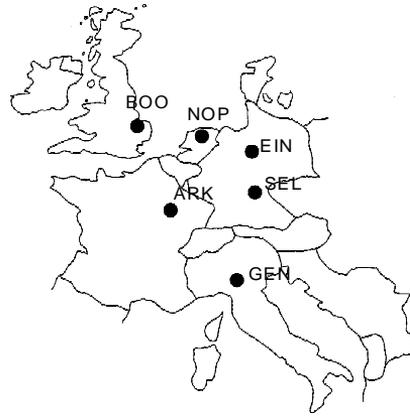
Таким образом, разные места можно оценивать и рассматривать на их пригодность в качестве селекционного места, это видно на примере вставки 8.2, где показаны селекционные программы сахарной свеклы.

В литературе предлагается большое количество различных методов для оценки пригодности среды к ведению селекции. Тем не менее, в селекционных опытах, а также в официальных испытаниях редко взвешивание результатов делается по отдельным местностям. Это происходит отчасти потому, что не разъясняется, какой вид оптимален для взвешивания. Часто не хватает даже допустимой докумен-

### Вставка 8.2: Выбор места для ведения селекции (на примере сахарной свеклы)

У сахарной свеклы, существует много сортов, которые распространены в очень большой области возделывания. Таким образом, селекционный материал уже рано испытывался в разных местах, которые широко расположены по Европе. Этот пример взят из работы большой немецкой селекционной компании, которая проводила испытания на продуктивность в шести точках Германии, Англии, Нидерландов, Франции и Италии (рис. 8.8). Для каждого места было рассчитано: а) как высоко коррелировали фенотипические показатели по урожайности (P), измеренные в этом месте со средними по всем точкам приблизительными генотипическими значениями (G); б) как высока была наследуемость, оцененная на этом месте из повторений, связанная с местом, и в) как велика бы была ожидаемая результативность отбора для генотипического значения (G), если бы селекционная работа велась только на этом месте. Эта привязанная к местности результативность отбора является мерой для пригодности среды к ведению селекции.

Усредненные посредством многочисленных опытных серий, требуемые значения для оценки мест суммированы в таблице 8.4.



**Рис. 8.8.** Места проведения оценки сахарной свёклы (из Mechelke, 1986).

Места очень сильно различаются по своей пригодности для ведения селекции. Результативность отбора в благоприятном месте Einbeck почти вдвое больше, чем в неблагоприятных местах Nordostpolder и Gento. В особенности по признаку «урожайность» в Gento отмечена слабая корреляция с селекционной целью, напрашивается вопрос, не нужно ли создавать для северной Италии собственный сорт свёклы. В Arcis наследуемость особенно незначительная и было бы целесообразно, лучше изучить причину этого (Mechelke, 1986).

**Табл. 8.4.** Результативность отбора для генотипического значения G при отборе на фенотипическое значение P в отдельных местах

Место	Корреляция между G и P	Наследуемость, связанная с местом	Ожидаемая результативность отбора [u/ra]
Einbeck (D)	1,00	0,42	3,1
Seligenstadt (D)	0,74	0,43	2,5
Boothby (GB)	0,90	0,36	2,7
Arcis (F)	0,82	0,15	2,2
Nordostpolder (NL)	0,63	0,33	1,9
Gento (I)	0,48	0,34	1,7

тации по отдельным точкам отбора, которая позволит проводить взвешивания.

С другой стороны, учитывая высокие затраты испытаний на продуктивность, удивительно, что не пытаются путем соответствующего взвешивания и выбора особенно соответствующих мест увеличить результативность отбора и уменьшить затраты. Возможно, в будущем одним из наиболее важных событий в области классической селекции растений станет оптимизация испытаний на продуктивность.

#### **Выводы:**

1. Ожидаемая результативность отбора — продукт из интенсивности отбора, корня наследуемости и корня из генотипической вариации. Результативность отбора может увеличиваться любым из этих трех факторов. Увеличение наследуемости возможно благодаря оптимальному распределению опытных участков на количество населенных пунктов, годы и повторения; увеличение числа сред является гораздо более эффективным, чем увеличение количества повторений.
2. Различные признаки часто коррелируют. Также по признакам, по которым не проводился отбор, можно получить коррелирующую результативность отбора. Кроме этого, иногда возможно, улучшить целевой признак, благодаря непрямому отбору на косвенный признак.
3. Хорошо вести отбор одновременно по нескольким признакам. Это может происходить интуитивно или на основе расчета селекционного индекса.
4. При выборе среды отбора могут применяться две различные стратегии. С одной стороны могут создаваться сорта, приспособленные к специфическим условиям среды, как например, низкая обеспеченность азотом, для экологического земледелия или региональных условий возделывания. Противоположной концепцией является создание сортов с широкой адаптивной способностью, которые могут возделываться в различных условиях среды.

#### **Вопросы:**

1. Наследуемость может быть измерена экспериментально из реализованной результативности отбора. Тем не менее, это делается редко, да и эти оценки весьма неточны — почему? (Примечание: Рассмотрите в процессе отбора эксперименты во вставке 6.1).

2. Почему проведение проверки только в одной среде имеет мало смысла, даже если эта проверка проводится в нескольких повторениях?
3. Какие из следующих высказываний (только одно) являются верными?
  - Если ошибка опыта в три раза больше, чем генетическая дисперсия, опыт должен закладываться с тремя повторениями.
  - Результативность отбора всегда выше, если оценка на продуктивность проводится во многих местах, нежели чем во многих повторениях.
  - Результативность отбора всегда выше, если оценка на продуктивность проводится в течение трех лет в одном месте, нежели чем в трех местах в течение одного года.
4. При каких условиях фенотипические корреляции похожи описательно на генетические корреляции?
5. Масса 1000 семян является простым определяющим урожайным компонентом. Почему всё же не рекомендуется вести отбор только на высокую массу 1000 семян?
6. Вспомогательный признак имеет гораздо более высокую наследуемость, чем целевой признак ( $h^2 = 0,90$  вместо  $0,60$ ) и высоко коррелирует с целевым признаком ( $r = 0,80$ ). Есть ли смысл при равной интенсивности отбора в косвенном отборе? (Примечание: Рассмотрите, будет это происходить в формулах  $h^2$  или  $h$ ).
7. Имеет ли смысл использовать наследуемость для взвешивания различных признаков в виде индекса отбора?
8. Необходим отбор по двум признакам. Один из способов предполагает, отбирать сначала 20% лучших генотипов по признаку 1, а затем 20% лучших генотипов по признаку 2. Играет ли при этом роль, с какого из этих признаков был начат отбор? (Примечание: рассмотрите рис. 8.5).
9. Благодаря каким двум признакам находится соответствующее место отбора, если сорта должны создаваться для очень большой области возделывания?

#### **Рекомендуемая литература:**

Разделы с 5 по 7 в Brown и Caligari (2008); раздел 5 в Hill et al. (1998) углубляют теорию.

Brown J., Caligari P. 2008. An Introduction to Plant Breeding. Oxford: Blackwell.

Hill J., Becker H.C., Tigerstedt P.M.A. 1998. Quantitative and Ecological Aspects of Plant Breeding. London: Chapman & Hall.

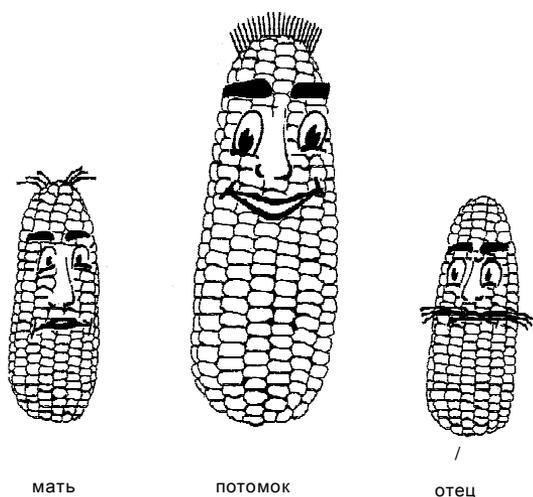
## 9. Гетерозис и инцухт депрессия

### 9.1. Феномен гетерозиса

### 9.2. Генетическая основа гетерозиса

### 9.3. Селекционные последствия

Если свойство является генетическим, это обычно приводит к сходству между потомством и родителями. От этого основного правила наследственности есть одно большое исключение: если инбредные родители скрещиваются друг с другом, то потомки превосходят своих родителей по продуктивности почти всех количественных признаков (рис. 9.1). Это многократное увеличение продуктивности называется гетерозисом. В этой главе описывается явление гетерозиса, а затем дается генетическое объяснение и наконец, обсуждаются селекционные последствия.



**Рис. 9.1.**  
Гетерозис:  
важное  
исключение из  
правила, что  
потомки  
подобны  
родителям.

«Первое и значительное заключение, что оплодотворение путем скрещивания чаще всего благоприятно, а самооплодотворение вредно».

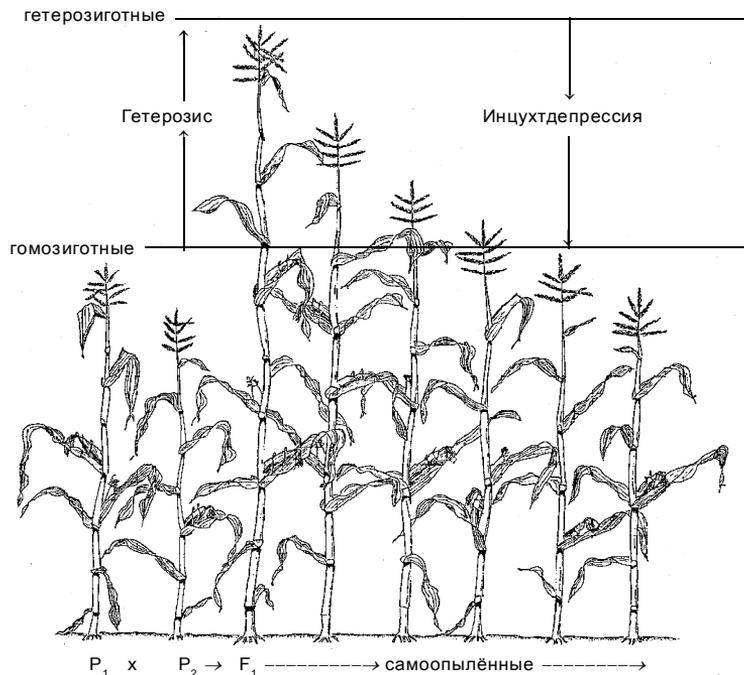
Чарльз Дарвин,  
британский естество-  
испытатель  
(1809–1882)

### 9.1. Феномен гетерозиса

При скрещивании двух генетически различных гомозиготных растений друг с другом в  $F_1$ , как правило, растения бывают более рослые и урожайные, чем оба родителя. Это превышение по продуктивности называется **гетерозисом**. Если растения  $F_1$  в последующих поколениях подвергаются самоопылению, то происходит снижение продуктивности, или **инцухтдепрессия**. После большого числа самоопылений растения становятся гомозиготными. В этих гомозиготных линиях родительские гены заново комбинируют, и средние значения всех гомозиготных линий похожи на уровень продуктивности двух оригинальных родителей. Эти взаимосвязи представлены в рисунке 9.2 по признаку «высота» у кукурузы.

#### К определению гетерозиса и инцухтдепрессии

На рисунке 9.2 хорошо заметно, что гетерозис и инбредная депрессия две стороны одного и того же генетического явления. Мы определяем гетерозис, или инбредную депрессию как разницу в продуктивности между гомозиготными ( $F=1$ ) и неинбредными, гетерозиготными ( $F=0$ ) генотипами.



**Рис. 9.2.**  
Гетерозис и  
инбредная  
депрессия  
у кукурузы.

Гетерозис встречается повсеместно у перекрестноопыляемых растений, но у них не всегда обнаруживается непосредственно. Всякий раз, если родители не полностью гомозиготны, то при скрещивании проявляется только часть гетерозиса. При скрещивании гетерозиготных генотипов лучше говорить о **гетерозисном приросте**. Соответственно при самоопылении у частично инбредных растений только часть проявляет инцухтдепрессию. Гетерозис и инцухтдепрессия проявляется в полной мере только если родители при скрещивании полностью гомозиготны.

Иногда может быть интересным сравнивать продуктивность гибрида не со средними родительскими показателями, а с лучшим родителем. Эта разница по литературным источникам часто называется гетерозисом (англ. *better parent heterosis*). Однако это нужно четко отличать от первоначального определения гетерозиса, который всегда относится к родительским средним (англ. *mid parent heterosis*).

Гетерозис и инцухтдепрессия не всегда полностью проявляются.

### Степень гетерозиса

Степень гетерозиса является предметом многих экспериментальных исследований. Результаты отдельных классических работ из Германии и Швеции приведены в таблице 9.1.

Из таблицы можно сделать два обобщения, из которых мы подробнее рассмотрим следующие:

- гетерозис у перекрестноопыляемых растений распространен значительно шире, чем у самоопылителей, и
- эта особенность признаковая, и например, по урожайности он обычно больше, чем по высоте растений.

### Зависимость гетерозиса от системы оплодотворения

У перекрестноопыляемых растений встречается гораздо больший гетерозис, чем у самоопылителей, и культуры (виды) со смешанным опылением располагаются приблизительно посередине между ними. Чтобы понять эти

Табл. 9.1. Относительный размер гетерозиса (в % к родительским средним) у различных культур

Культура	Гетерозис [%]		Источник <sup>1</sup>
	Урожайность	Высота	
<b>Самоопылители:</b>			
Пшеница	9	-3	Merfert et al., 1987
Ячмень	8	6	Hagberg, 1953
Лён	7	0	Seehuber, 1984
Горох	17	30	Weber, 1976
<b>Смешанное опыление:</b>			
Рапс	45	-1	Schuster Michael, 1976
Кормовые бобы	51	25	Link, Ruckebauer, 1987
<b>Перекрестноопыляемые растения:</b>			
Рожь	287	36	Lundqvist, 1966
Кукуруза	222	74	Ülger, Becker, 1989
Сурепка	90	15	Wagner, 1954
Подсолнечник	135	17	Schuster et al., 1984
Райграс	103		Utz, Oettler, 1978
Сахарная свёкла	107		Barocka, 1985

<sup>1</sup> точный источник информации по Becker (1992)

→ Глава 6.2.  
Случайное  
скрещивание и  
инцухт

отношения, следует помнить, что полной гомозиготности у перекрестноопыляемых растений естественно никогда не бывает. Как было показано в главе 6.2, в популяциях, происходящих от свободного опыления, скрываются рецессивно наследуемые дефекты. При самоопылении возрастает частота гомозиготных генотипов по рецессивным неблагоприятным генам. Это объясняет широкую большую инцухт-депрессию и поэтому соответственно более высокий гетерозис у перекрестноопыляемых растений.

Гетерозис отмечен  
также и у само-  
опылителей

У самоопылителей, напротив, гомозиготность — нормальное состояние. Поэтому эволюция всегда предпочитает в самоопылителях генотипы, у которых в гомозиготном состоянии она имела наивысшую продукционную способность. Тем не менее, самоопылители используются обычно в некотором повышении продуктивности путем скрещивания двух различных гомозиготных родителей.

### Зависимость гетерозиса от признака

Большой гетерозис по урожайности

Гетерозис, как правило, тем выше, чем сложнее признак, или, выражаясь по-иному, чем больше генов вовлечены в контроль признака. Так, например, гетерозис выше по признаку «урожайность», чем по компонентам урожайности или по высоте растения.

Отсутствие  
гетерозиса по  
качеству

По качественным признакам, таким как содержание масла или белка, отмечают только незначительный гетерозис, и он может быть отрицательный или положительный. Это основано на том, что эти свойства измеряют как относительное содержание сухого вещества.

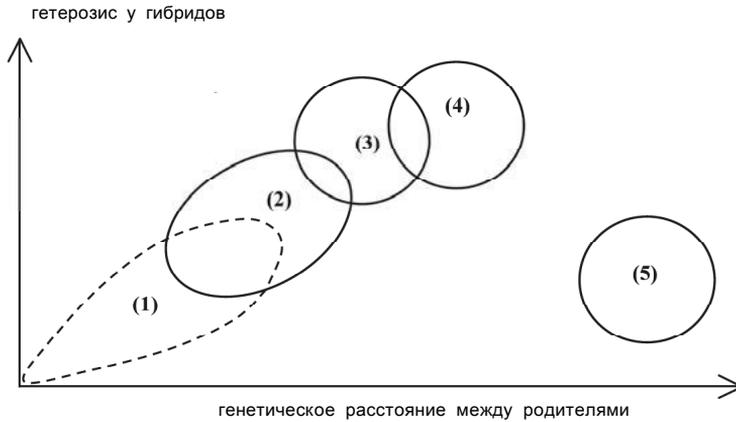
Если гомозиготные растения отличаются по своему составу зерна от гетерозиготных растений, то тогда может наблюдаться гетерозис. Положительный гетерозис, например, по содержанию белка обязательно должен быть компенсирован за счет отрицательного гетерозиса в другом компоненте, например, содержании масла.

### Зависимость гетерозиса от разнообразия родителей

→ Вставка 7.3:  
Молекулярный  
маркер

Большой гетерозис следует ожидать прежде всего тогда, когда скрещиваемые родители сильно различаются. Генетическое расстояние между двумя генотипами является самым простым для прогнозирования гетерозиса, поэтому исследуют различия по большему числу **молекулярных маркеров**, которые случайным образом распределены по всему геному.

Результаты многочисленных исследований схематично представлены на рисунке 9.3. Если наблюдали скрещива-



**Рис. 9.3.** Взаимосвязь между гетерозисом и генетическим расстоянием родителей (схематично): 1) скрещивания между более, или менее родственными линиями, 2) скрещивания между неродственными линиями внутри генопула, 3–5) скрещивания между линиями из разных генопулов с растущим расстоянием между ними (по Léfort-Buson и de Vienne 1985, Melchinger, 1999).

ния между родителями одного генопула, то существует явная связь между генетическим расстоянием для молекулярного маркера и гетерозисом.

Генетически схожие, даже родственные друг с другом родители показывают меньший гетерозис, чем генетически разные родители. Скрещивания между родителями, которые принадлежат к разным генопулам, показали неоднозначные результаты, хотя гетерозис становится больше, но наблюдают его только у скрещиваний в комбинациях двух генопулов, поэтому, как правило, не существует никакой связи между маркерным расстоянием и гетерозисом. Таким образом, молекулярные маркеры хорошо пригодны, чтобы классифицировать генотипы в зародышевой плазме и группировать генофонды (плазму) с большой генетической дистанцией, для их идентификации. Для установления лучших возможных комбинаций скрещивания между двумя указанными генофондами (плазмами) эта информация не всегда полезна.

## 9.2. Генетическая основа гетерозиса

### Генетическое расстояние и гетерозиготность

Во-первых, нужно обсудить, почему при скрещивании между двумя популяциями увеличивается гетерозиготность. На рисунке 9.4 указана гетерозиготность для (А), двух отдельных популяций, которые находятся в равновесии Харди-Вайнберга, (В) гибрид между двумя группами популяций, и (С) одной популяции, которая формируется из смеси с последующим свободным опылением двух ранее обособленных популяций. Мы рассматриваем только один ген, но выводы также суммируются по всем генам.

**Рис. 9.4.**  
Гетерозис  
относь при  
скрещивании, или  
при свободном  
опылении двух  
популяций

		поп. I		поп. II		доля гетерозигот	
		p	q	p	q	обычно	в примере
A. две разделённые популяции		0,2	0,8	0,8	0,2	$2pq$	0,32
-----							
		популяция II					
		p = 0,8		q = 0,2			
популяция I	p = 0,2				$p_1q_2$	$p_1q_1 + p_1q_2$	0,68
	p = 0,8		$p_1q_1$				
B. гибридная популяция							
-----							
C. смесь и последующее свободное опыление		$\bar{p}$	$\bar{q}$			$2\bar{p}\bar{q}$	0,50
		0,5	0,5				

Если две популяции в их частоте  $p$  для аллели  $a$  отличаются на величину  $\Delta p$ , то затем это увеличение гетерозиготности переходит в гибридную популяцию  $(\Delta p)^2$  и в случайное скрещивание  $1/2 (\Delta p)^2$ . По закону Харди-Вайнберга не играет роли, выращивались ли смешанно обе разделенные популяции, или они только скрещивались. После скрещивания двух популяций с последующим свободным опылением в  $F^2$  возникает равновесие.

Это позволяет достигать половины уровня гетерозиса в гибридной популяции, благодаря смеси популяций и свободному опылению.

**Возможные гипотезы объяснения**

Каким образом гетерозиготность ведет к повышению продуктивности? Для объяснения гетерозиса существует три гипотезы:

- **гипотеза доминирования** объясняет гетерозис совместным действием нескольких генов, у которых соответствующие благоприятные аллели являются частично или полностью доминантными,

- при **гипотезе сверхдоминирования** предполагается, что во многих локусах преобладает сверхдоминирование, так что гетерозиготы являются лучшими, чем любой из родителей (то есть гетерозигота проявляет преимущество в сравнении с гомозиготной доминантой), и

- **гипотеза эпистаза** состоит в том, что гетерозис проявляется главным образом в результате эпистатического взаимодействия между неаллельными генами.

Скрещивание между популяциями повышает гетерозиготность.

→ Глава 6.2.  
Свободное опыление

Проявление гетерозиса также при свободном опылении популяций

Эти три гипотезы подробно объяснены во вставке 9.1. Какая гипотеза из них является верной? Для ответа на этот вопрос имеется большое число теоретических и экспериментальных подходов, а в наше время и с использованием молекулярных маркеров.

→ Вставка 9.1.

Многие результаты подтверждают гипотезу доминирования, тем не менее, существуют противоречия. Очень вероятно, что вклад вносят все три возможных причины гетерозиса, и в зависимости от материала и признаков их влияние различно.

### Фиксированный гетерозис

Гетерозис в классическом смысле неразрывно связан с гетерозиготностью, и постепенно теряется при самоопылении потомств. Интересно, что есть очень похожее на гетерозис явление у полиплоидных генотипов, которые состоят из различных геномов. Эти геномы могут дополнять друг друга положительно в соответствии с аллелями у гетерозиготного диплоидного растения. Так как это положительное действие встречается и у гомозиготных генотипов, то говорят о фиксированном гетерозисе.

→ Глава 12.3.  
Полиплоидия

→ Вставка 9.2.

Это подробно объяснено во вставке 9.2, по сравнению со вставкой 9.1 видно, как похожи фиксированный и классический гетерозисы.

### Вставка 9.1. Генетическое объяснение гетерозиса

Существует три гипотезы генетического объяснения гетерозиса:

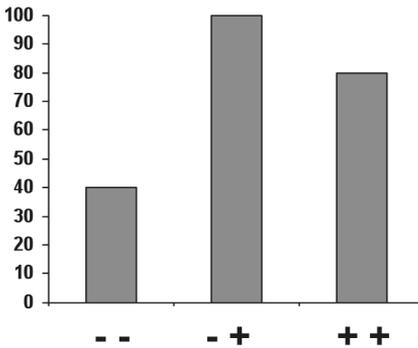
#### 1. Свердоминирование

Для генов, участвующих в гетерозисе, гомозиготные родители имеют, или неблагоприятный (—), или благоприятный (++) аллель. Если гетерозиготный генотип (-+) в своей продуктивности превосходит гомозиготный благоприятный (++) генотип, то это ведет к гетерозису. Это является простейшим объяснением гетерозиса, только не просто понять, почему гетерозиготные генотипы должны быть лучше, чем генотипы,

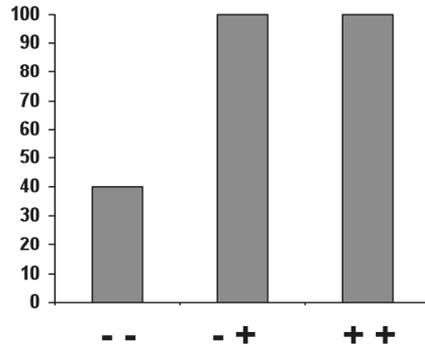
которые гомозиготны по благоприятному аллелю (*От переводчика: схематично это можно представить так:  $aa < Aa > AA$* ).

#### 2. Доминирование

Легче представить себе, что гетерозиготные генотипы имеют ту же продуктивность, что и генотипы, которые являются гомозиготными по благоприятным аллелям, так как многие неблагоприятные аллели наследуются рецессивно (>глава 6.3: Мутации). Это ведет непосредственно к гетерозису по сравнению с исходными родителями. Однако как вы



**Рис. 9.5.**  
*Сверхдоминирование*



**Рис. 9.6.**  
*Доминирование*

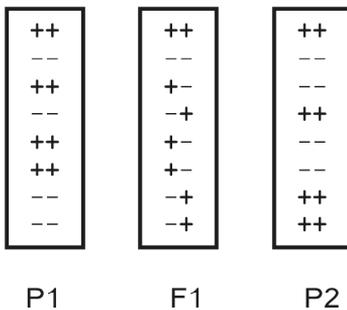
объясните увеличение продуктивности над лучшим родителем? Поэтому надо полагать, что в гетерозис вовлечены многие гены. Тогда гетерозиготный генотип имеет преимущество, за счет того, что он содержит все благоприятные доминантные аллели, которые привнесены обоими родителями, то есть он объединяет все благоприятные признаки своих родителей.

На рисунке 9.7 представлены семь генов, аллели которых являются или гомозиготными благоприятными (++) , или гомозиготными неблагоприятными (—), или гетерози-

готными (-+). Каждый из двух родителей имеет четыре благоприятных и четыре неблагоприятных гена. Для каждого из генов оба родителя являются носителями благоприятной или неблагоприятной аллели, но отличаются в остальных шести генах по обоим родителям. Поэтому в F<sub>1</sub> по семи генам имеются благоприятные аллели, шесть из них являются гетерозиготными.

**3. Эпистаз**

Эпистаз является неаддитивным взаимодействием нескольких генов (>глава 7.4). Как это может привести к гетерозису, легче всего объяснить на примере томата. Если у вас есть генотип с малым количеством крупных плодов (P<sub>1</sub>), и его скрещивают с генотипом, у которого много мелких плодов (P<sub>2</sub>), у гибрида F<sub>1</sub> теоретически следует ожидать гетерозиса по продуктивности, если даже для ее компонентов «Количество плодов» и «Масса плода» гетерозис отсутствует («Эффект мультипликации»).



**Рис. 9.7.**  
*Объяснение гетерозиса*

Табл. 9.2. Эпистаз у томатов

Признак	P <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>
Количество плодов	10	30	50
Масса плода [г.]	100	60	20
Продуктивность [г./растение]	1000	1800	1000

Эти три гипотезы в научной литературе интенсивно обсуждаются в те-

чение почти 100 лет. Но четкого ответа до сих пор нет. Даже результаты многочисленных молекулярных маркерных анализов противоречивы. Но все три гипотезы не исключают друг друга, и в зависимости от признака, или культуры используют, или то, или иное объяснение гетерозиса.

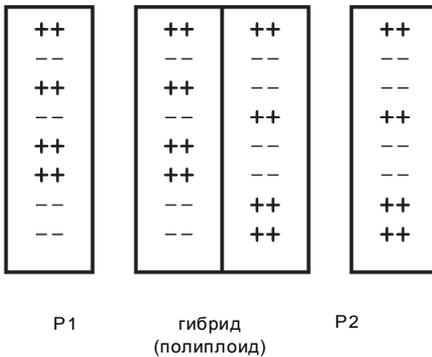
**Вставка 9.2. Фиксированный гетерозис (на примере рапса)**

В процессе эволюции, как у диких, так и у культурных растений происходит возникновение новых видов гибридизацией двух видов. Такие «аллополиплоидные» виды (>глава 12.3) получают объединением геномов двух исходных видов. Это может привести к эффектам, очень похожим на те, какие возникают при гетерозисе, когда два исходных вида несут различные аллели, и при слиянии друг с другом в полиплоидных растениях, взаимно дополняются. В отличие от рассмотренного выше «классического» гетерозиса, это явление происходит также у гомозиготных генотипов. Это говорит о «фиксированном» гетерозисе,

который сохраняется при дальнейшем самоопылении.

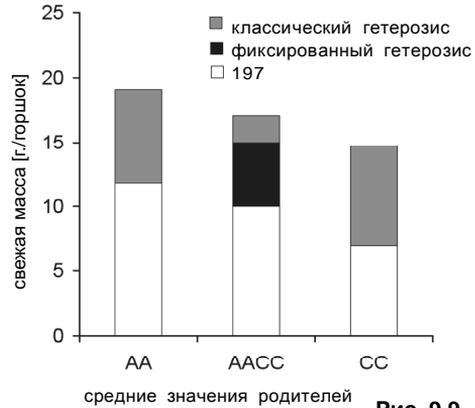
Фиксированный гетерозис может быть объяснен подобно классическому гетерозису (→ вставка 9.1). В этом примере каждый из двух родительских видов несет по четыре гена благоприятных аллелей, один ген при этом является общим. Полиплоидный гибрид несет семь генов благоприятных аллелей, из которых шесть только в одном геноме. Если предположить, что достаточно наличия в одном геноме благоприятных аллелей, то так объясняется фиксированный гетерозис, а также рост продуктивности полиплоидных гибридов по сравнению со средними значениями диплоидных родителей. Рапс возник в процессе эволюции в результате спонтанной гибридизации между капустой и сурепицей (→ глава 12.3). Эту гибридизацию можно провести также и искусственным путём. Таким образом возможно экспериментальное исследование фиксированного гетерозиса.

Этот рисунок (9.9) показывает биомассу молодых растений исходных видов сурепицы (AA) и капусты (CC), а также созданного на их основе, «ресинтезированного» рап-



**Рис. 9.8.** Объяснение фиксированного гетерозиса

са. Фиксированный гетерозис составляет 50%, в среднем по многим комбинациям. Если различные генотипы исходных видов и синтезированного рапса каждый соответственно скрещивают друг с другом, то наблюдается дополнительная, основанная на классическом гетерозисе, более мощная продуктивность. Интересно показать у диплоидных исходных видов, у которых не может проявляться фиксированный гетерозис, большой классический гетерозис как у полиплоидного рапса.



**Рис. 9.9.** Фиксированный гетерозис у рапса а также дополнительный классический гетерозис (Abel, 2006).

### 9.3. Селекционные последствия

→ Глава 17;  
Селекция гибридов

Вопрос о том, формируется гетерозис в основном за счет доминирования, сверхдоминирования, или эпистаза, имеет значительные селекционные последствия. В этом разделе будут рассматриваться только некоторые, наиболее общие последствия.

#### Избегайте инцухта

→ Глава 6.2:  
Инцухт в небольших популяциях

Поскольку в общем инбридинговая депрессия проявляется в таком признаке как урожайность, то нужно при улучшении популяций по возможности избегать инцухтирования перекрестноопыляемых растений. По этой причине также необходимо обращать внимание на достаточную численность популяции. Что понимать под словом «достаточная», конечно трудно решить, и это зависит от целей селекции: для качественных признаков имеет большое значение полное отсутствие инбредной депрессии, или она должна быть едва заметной; довольно напряженный отбор и, следовательно, низкая численность популяции настолько возможно, когда в качестве селекционной цели преобладает урожайность.

Инцухт не всегда вреден

Но инцухт в конечном селекционном продукте, например, в готовом сорте, вреден. В процессе селекции он может быть очень полезен, чтобы выделилось больше генотипических характеристик. В самом деле, во многих методах селекции, также при работе с перекрестноопыляемыми растениями, используют инцухт. Однако при производстве семян сортов инцухтирование по возможности не используется.

### Использование гетерозиса

Поскольку практически у всех видов, наблюдается гетерозис по урожайности, исследуются возможности его использования. Однако, не следует забывать, что никогда только один гетерозис не представляет интерес, важнее **гибридная сила**, как сумма средней родителей и гетерозиса.

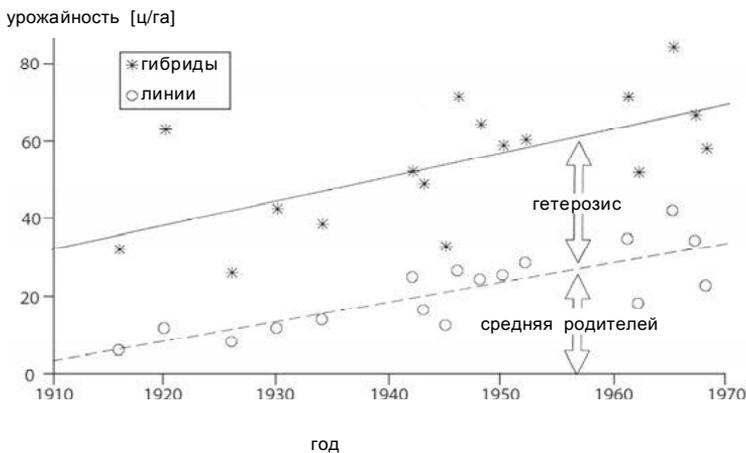
Во многих случаях мы наблюдаем отрицательную корреляцию между гетерозисом и средними показателями родителей; таким образом, чем выше продуктивность у родителей, тем ниже гетерозис. Поэтому следует ожидать данные в пользу гипотезы доминирования: линии с высокой собственной продуктивностью обладают высокой долей благоприятно влияющих аллелей, и, соответственно, если такие линии скрещиваются друг с другом, они дают гетерозисный эффект ниже возможного.

Связь между родительскими средними и гетерозисом также очевидна, когда наблюдают, как два показателя изменились благодаря селекции. На рисунке 9.10 представлена урожайность зерна линий и гибридов кукурузы, полученного в 17 экспериментах, которые проводились в США с 1916 по 1969 г. Прежде всего, значительно увеличилась продуктивность гибрида, и таким образом наблюдалось выполнение основной селекционной цели. Оказывается, однако, что параллельно с гибридной силой примерно также резко возросли средние родителей, в то время как абсолютный размер гетерозиса практически не изменился.

Относительно хорошо видно, что уровень гетерозиса затем значительно уменьшается: сначала более чем 3/4 гиб-

Гибридная сила =  
средняя родите-  
лей + гетерозис

Парадокс:  
селекция гибридов  
привела к умень-  
шению относи-  
тельного  
гетерозиса



**Рис. 9.10.**  
Проявление  
урожая зерна у  
самоопылённых  
линий кукурузы и  
гибридов,  
созданных на их  
основе (по  
Schnell, 1974, из  
Becker, 1984)

Продолжительный отбор фиксирует благоприятные аллели в инбредных линиях

ридной продуктивности были основаны на гетерозисе, а в 1970 г. лишь около половины. Сегодня многие современные инбредные линии достигают продуктивности значительно больше, чем 50% от показателей гибридов.

Кроме того, это наблюдение согласуется с ожиданиями гипотезы доминирования, что при продолжительным отборе всегда может быть зафиксировано больше благоприятных аллелей в гомозиготных линиях.

### **Выводы:**

1. Гетерозис — увеличение продуктивности в результате скрещивания между двумя генетически различными гомозиготными генотипами в сравнении со средними показателями родительских форм; инбредная депрессия является фактором снижающим продуктивность при инцухтировании гетерозиготных генотипов или популяций. Существует три правила: 1) гетерозис у перекрёстников больше, чем у самоопылителей, 2) гетерозис больше по признаку урожайность, чем по другим признакам и обычно не встречается по качественным признакам, и 3) гетерозис больше при скрещивании генетически различных, чем родственных родителей.
2. Для объяснения гетерозиса существует три гипотезы: доминирования, сверхдоминирования и эпистаза. В соответствии с гипотезой доминирования гетерозис основан кумулятивным действием многих генов, в которых благоприятный аллель доминирует.
3. Как следствие селекции, желательны сорта с максимальной высокой гетерозиготностью. Продуктивность гетерозиготных растений определяется средними родителей и гетерозисом, поэтому оба должны быть как можно более высокими.

### **Вопросы:**

1. Почему, как правило, гетерозис у самоопылителей меньше, чем у перекрестноопыляемых растений?
2. Какие из следующих высказываний (только одно) являются верными?
  - У самоопылителей отмечается гетерозис, но отсутствует инбредная депрессия;
  - Величина гетерозиса зависит от признака, размер инбредной депрессии, напротив, только от инцухткоэффициентов;
  - Гетерозис и инцухтдепрессия являются двумя сторонами того же генетического феномена: Разница в продуктивности между гомозиготными и гетерозиготными генотипами.

3. Что понимают под «приростом гетерозиса»? А в чем отличие от «гетерозиса»?

4. Почему редко встречается гетерозис по качественным признакам?

5. Бывает ли гетерозис с увеличением генетического расстояния всегда больше? (Примечание: см. рис. 9.3)

6. Какие из следующих высказываний (только одно) являются верными?

- Если две популяции смешиваются, то в результате гетерозиготность новой популяции является средним значением степени гетерозиготности из двух исходных популяций.

- Если две популяции смешиваются, то гетерозиготность увеличивается, но менее значительно, чем при целевом скрещивании между двумя популяциями.

- Если две популяции смешиваются, то гетерозиготность возрастает на 50%.

1. Почему эпистаз между генами, которые не показывают эффекта доминирования может привести к гетерозису?

2. Почему инцухт в селекции растений не всегда вреден и иногда используется?

3. Какие из следующих высказываний (только одно) являются верными?

- Продуктивность гибридов и средние родителей как правило, отрицательно коррелируют.

- Продуктивность гибридов и гетерозис, как правило, отрицательно коррелируют.

- Средние родителей и гетерозис, как правило, отрицательно коррелируют.

10. Является ли в селекции гибридов в долгосрочном плане рост больше за счёт средних родителей, или из-за гетерозиса? Почему?

#### **Рекомендуемая литература:**

Coors и Pandey 1999 как всеохватывающий обзор с многочисленными примерами применения.

Coors J.G., Pandey S. (eds.). 1999. Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. Madison: American Society of Agronomy

*«Из многих старых местных сортов происходят некоторые высокоселекционные и, несомненно, высококачественные сорта. Отрицательной стороной является то, что когда это продолжается и дальше, то мы отрезаем возможность дальнейшего совершенствования наших культурных растений».*

Эрвин Баур,  
немецкий ученый-селекционер (1875–1933).

## 10. Генетические ресурсы

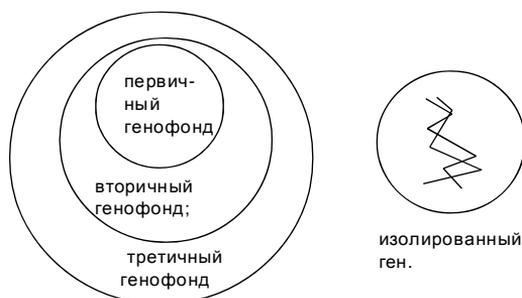
### 10.1. Использование генетических ресурсов

### 10.2. Поддержание генетических ресурсов

Под «генетическими ресурсами» понимают общий генетический материал, который доступен для селекции культуры. Далее сначала будет представлено, как эти ресурсы сегодня используются главным образом в селекции, а впоследствии обсуждается, как неиспользуемые в настоящее время ресурсы могут быть получены для возможного последующего использования. Генетические ресурсы получают в основном за счет хранения семян (“ex-situ”), или через выращивание и использование (“on-farm”).

### 10.1. Использование генетических ресурсов

В основе классической селекции растений лежит естественная генетическая изменчивость. Сюда относятся старые и новые сорта со всех регионов Земли, а также родственные дикие виды. Этот исходный для селекции материал объединен под понятием «генетические ресурсы», или, точнее, «генетические ресурсы растений» (ГРР). Его часто подразделяют на три различные группы, которые представлены на рисунке 10.1. При этом охватывают **«первичный генофонд»** культуры этого вида, а также другие виды, с которыми этот вид скрещивается без затруднений. **«Вторичный генофонд»** образуют виды, из которых гены могут быть перенесены только с затруднениями, либо при скрещивании показывают незначительную завязываемость, либо потомство от скрещивания имеет низкую фертильность. В **«третичном генофонде»** находятся родственные виды, которые скрещиваются только с помощью затратных специальных приемов (например, спасение зародыша). Сегодня в эти три категории входят **изолированные гены**, которые могут быть перенесены, благодаря генной инженерии; они



**Рис. 10.1.**  
Генетические ресурсы для селекции растений.

могут происходить из любых растительных видов, а также из животных, или микроорганизмов, или могут быть сконструированы даже искусственным путем.

Первичный генофонд может в свою очередь подразделяться на три группы. Он состоит из адаптированного селекционного материала (зародышевой плазмы), **экзотического материала** и из диких видов. Экзотический материал — это с одной стороны, климатически неприспособленные селекционные сорта из других стран, с другой стороны неприспособленные к современным технологиям старые местные сорта.

Практическая селекция растений использует почти исключительно первичный генофонд, и внутри него почти исключительно приспособленный селекционный материал. Вторичный и даже третичный генофонды только тогда имеют значение, когда срочно необходимые признаки не могут быть найдены в первичном генофонде, это почти всегда гены устойчивости.

Значение различных источников генов по отдельным видам очень разное. Для кукурузы основной генофонд включает роды *Zea* и *Teosinte* с чрезвычайно большой изменчивостью. *Teosinte* скрещивается с кукурузой без ограничений, но так сильно отличается от культурных форм кукурузы, что в селекционном плане не представляет интереса. Вторичный и третичный генофонды у кукурузы не имеют значения. У рапса, напротив, изменения в первичном генофонде очень ограничены, и многие желательные признаки могут быть найдены только у других видов *Brassica* и, прежде всего в третичном генофонде.

Типичные селекционные питомники состоят в наши дни почти исключительно из адаптированного селекционного материала. Почему селекционеры используют только малую часть доступной генетической изменчивости? Использо-

→ Глава 13:  
Генная инженерия

В селекции  
используется  
только малая  
часть генетичес-  
кой изменчивости

ние неприспособленных генетических ресурсов является, прежде всего, делом очень трудным, потому что такой материал содержит гораздо больше генов для отрицательных, чем для положительных признаков, и поэтому вряд ли возможно передать только положительные признаки.

Эта проблема постоянно увеличивается, так как селекция растений, благодаря прогрессу, всё дальше удаляется от своего собственного фундамента. Это было выявлено достаточно давно: высказывание Эрвина Баура, приведенное в начале данной главы, относится к 1914 г. Бесспорно, что использование неадаптированных генетических ресурсов требует большой подготовительной работы, и называется «пребридинговая» подготовка. Этого нет в понятиях; уже в 1956 г. американский исследователь Suneson предложил метод «эволюционной селекции растений», а в Германии подобную идею в 1980 г. обсуждали Schnell под названием «эволюционное древо», и в 1997 г. von Plarre под названием «эволюция предков». Долгосрочные исследовательские проекты по этой теме проводились почти до сегодняшнего времени.

→ Глава 2.3:  
Допуск сортов

Много спорят об опасности генетического обеднения, или генетической эрозии в результате современной селекции. Как показано в главе 2.3, обычно несколько сортов занимает большинство площадей, и эти сорта часто родственно связаны между собой. Следствием этого является «генетическая уязвимость», а также уязвимость к неожиданной болезни или факторам стресса.

Сужение генетической изменчивости благодаря селекции — вещь неизбежная, отбор — это просто другое слово для сужения в заданном направлении. Но не нужно забывать, что селекция растений создает сегодня новую изменчивость. Благодаря постоянному увеличению международных контактов в настоящее время комбинируется генетический материал, без которого современная селекция никогда не пришла бы во взаимный контакт.

Классическим примером важности международного обмена генетическими ресурсами является селекция пшеницы. В Японии в 1935 г. был допущен короткостебельный сорт “Norin 10”.

Международный обмен: пример короткостебельных пшениц

Этот сорт пришел в 1946 г. в США и был включен в селекционную программу Университета штата Вашингтон для скрещивания с американским материалом. Потомство от

скрещиваний затем было отправлено в Мексику, и таким образом созданные короткостебельные сорта стали важнейшим условием для «зеленой революции» в Мексике и Индии. Сегодня селекционеры пшеницы во всем мире используют ген короткостебельности из “Norin 10”, таким образом можно сказать: «Ген идет по всему миру».

→ Глава 1.3:  
Зеленая  
революция

### **Местные сорта как генетический ресурс**

Есть очень разные взгляды на будущее значение местных традиционных сортов для современной селекции. Если, например, посмотреть на происхождение сортов пшеницы (рис. 10.2), очевидно, что сегодняшние сорта в основном восходят к местным сортам конца 19-го столетия, таким образом, местные сорта живут в сегодняшнем селекционном материале. Но, скорее всего, они являются просто небольшой частью первоначальной вариации, и это было использовано 100 лет назад, таким образом, этот момент носил экспериментальный характер и с точки зрения сегодняшнего восприятия был не очень эффективен.

Местные сорта  
являются источником  
сегодняшних  
сортов

Сужение генетического разнообразия из-за селекции схематически показано на рисунке 10.3. В процессе эволюции культурных растений это дважды приводило к узким местам: при одомашнивании и при переходе к современным технологиям.

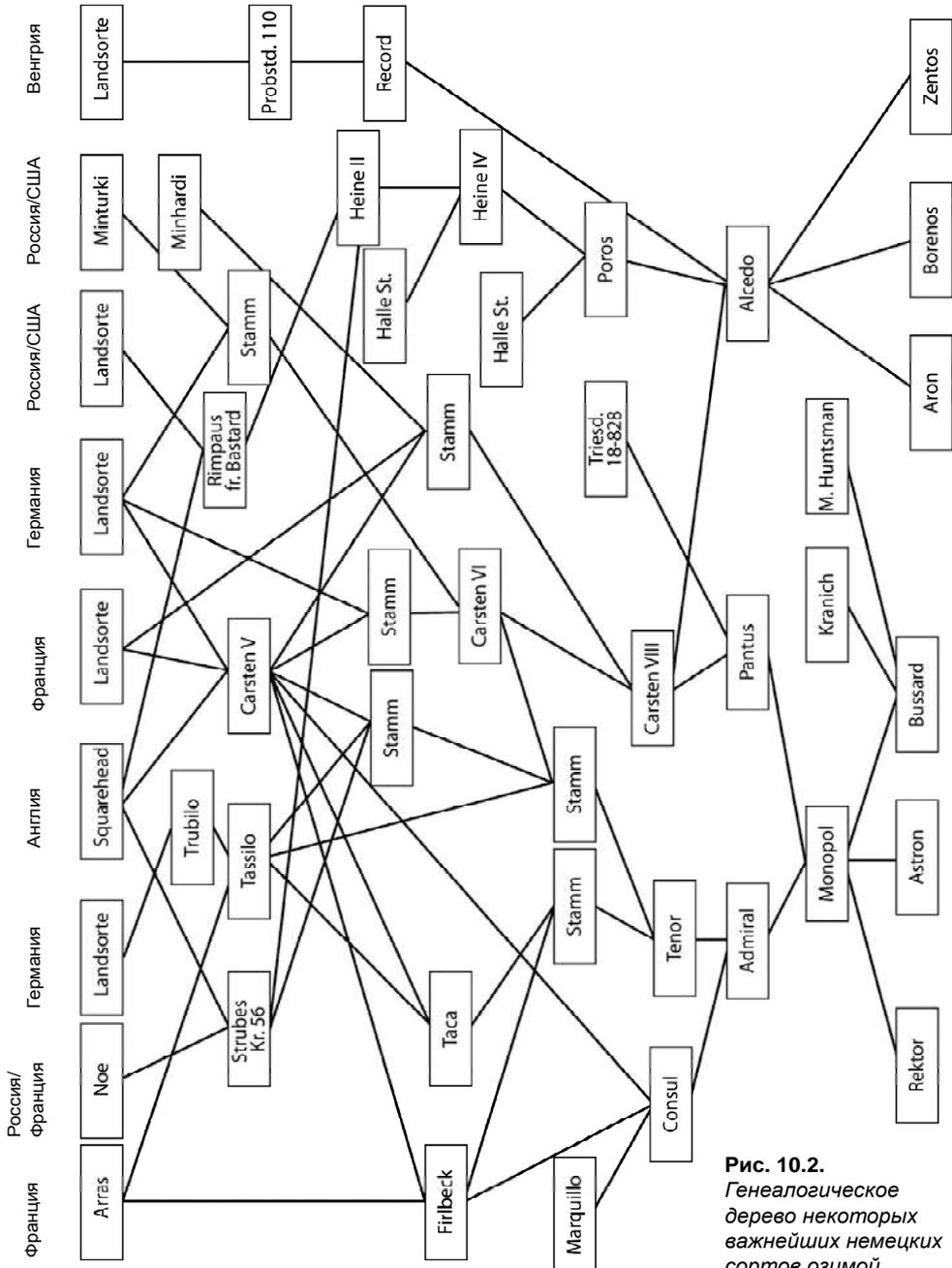
На обеих стадиях имел место жесткий отбор, и была использована только малая часть присутствующих аллелей от дикорастущих видов или от старых местных сортов.

Два узких места на пути от диких видов к современным селекционным сортам

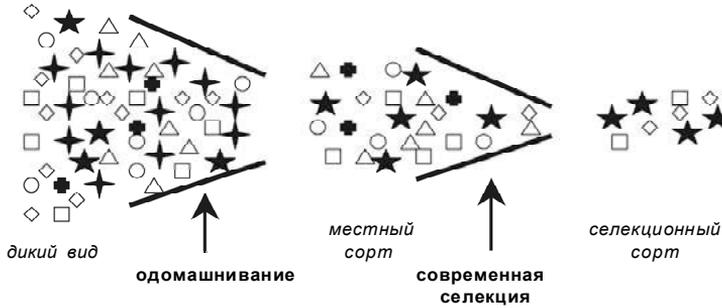
Тем самым нежелательные свойства могли исключаться, и продуктивность была очень сильно улучшена. Но следует учитывать, что в диких видах и в старых сортах присутствуют также еще многие аллели, которые для современной селекции могли быть полезными, но в сегодняшнем селекционном материале их в наличии нет. Современными методами надо найти доступ к этим ресурсам, что и будет описано позже.

→ Глава 11.2.  
Возвратные  
скрещивания

В то время как европейские местные сорта имели для селекции более долгосрочное значение, так как промежуток по уровню продуктивности к современным сортам был очень велик, то в развивающихся странах непосредственно адаптированные местные сорта являются очень ценным исходным материалом для селекции к экстремальным условиям выращивания. В качестве примера на рисунке 10.4



**Рис. 10.2.** Генеалогическое дерево некоторых важнейших немецких сортов озимой пшеницы с отличными хлебопекарными качествами (по Porsche и Taylor, 2001, из PORSCHЕ 2008)

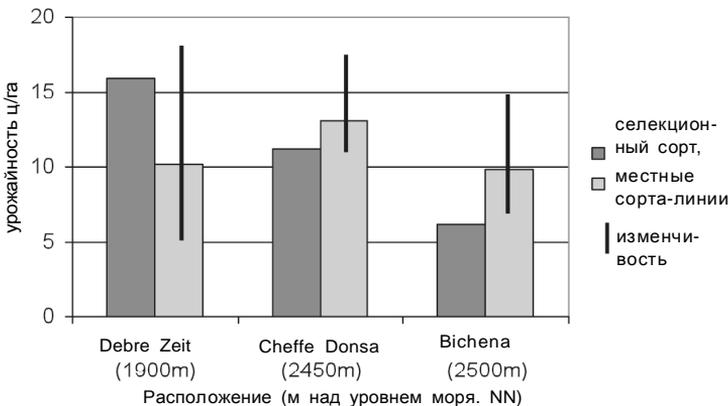


**Рис. 10.3.** Сужение генетического разнообразия в эволюции культурных растений (схематично по Tanksley и McCouch, 1997).

представлены некоторые итоги работы по пшенице в Эфиопии. В качестве исходного материала в селекционной программе были взяты 10 местных сортов, которые традиционно возделываются на двух участках в горной местности (Cheffe Donsa и Bichena). Эти местные сорта являются генетически очень гетерогенными. Таким образом, они были «разложены» примерно на 2000 линий, которые были протестированы индивидуально, и затем были отобраны лучшие 200 линий. Эти линии сравнивались с современными селекционными сортами в обоих местах происхождения исходных сортов, в Cheffe Donsa и в Bichena, а также возделывались и при благоприятных условиях окружающей среды, в ниже расположенном месте Debre Zeit.

В Debre Zeit почти все линии из местных сортов показали перед современными селекционными сортами худший результат. В Cheffe Donsa и в Bichena, которые лежат на экстремально большой высоте, напротив, все линии из местных традиционных сортов показали более высокую продуктивность, чем селекционные сорта. Это показывает значе-

Улучшенные местные сорта: пример пшеницы в Эфиопии.



**Рис. 10.4.** Урожайность линий, отобранных из местных сортов, по сравнению с селекционным сортом в трех различных местах Эфиопии над уровнем моря (Tesemma и др., 1993).

ние естественного отбора и селекции многих поколений местных крестьян. Но, прежде всего, это показывает потенциал адаптивной селекции, опирающийся на местные генетические ресурсы, так как здесь испытывались не оригинальные местные сорта, а отобранные из них линии.

Но откуда узнает селекционер, перспективен ли поиск признаков в неадаптированном материале, из которого будет состоять неизвестный селекционный материал? Ценные указания о том, какая изменчивость в основном возможна, получены из наблюдений за дикими видами. Если желаемое свойство (признак) встречается в диком виде, тогда вероятно, что оно может быть найдено в селекционном материале.

Это открытие восходит к Дарвину, который говорил о **параллельной изменчивости**. Важность таких параллельных изменений в селекции позднее была открыта Вавиловым, который сформулировал «**Закон гомологических рядов**». Примером для гомологичных рядов являются *Triticeae*, эта триба, к которой принадлежат злаковые, а среди них: пшеница, ячмень и рожь. У всех этих видов существуют остистые и безостые формы, яровые и озимые, и формы с белой, зеленой, черной и фиолетовой окраской зерновки.

Классическим примером практического применения теории Вавилова является селекция **люпина сладкого**. Все распространенные природные люпины содержат алкалоиды и по этой причине горькие на вкус. Так как у других бобовых, таких как горох и фасоль, в ходе эволюции из горьких диких видов возникли свободные от алкалоидов формы, то возможно создание безалкалоидных культурных форм люпина селекционным путем.

Впечатляющая концепция Вавилова побудила немецкого учёного-селекционера Эрвина Баура в 1927 г. и его ассистента Reinhold von Sengbusch приступить к поискам свободных от алкалоидов форм люпина. Von Sengbusch разработал химический экспресс-метод, с помощью которого он исследовал полтора миллиона отдельных растений и нашел среди них пять экземпляров сладких люпинов, свободных от горечи.

Идея Вавилова о гомологических рядах является сегодня вполне естественной частью мыслей любого селекционера. Упомянутая в главе 4 селекционная цель желтых семян рапса, появившись, стала реалистичной, потому что у других видов *Brassica* имеются желтосемянные сорта.

Николай Иванович Вавилов (1887–1943) русский ботаник.

Применение Закона гомологических рядов.

Reinhold von Sengbusch (1898–1985) немецкий селекционер растений.

→ Глава 4.2: Качество рапса

В поисках недостающих звеньев в своей системе гомологических рядов Вавилов со своими коллегами предпринял с 1923 по 1933 г. путешествия для систематического сбора семян растений по всей Земле. При этом он наблюдал, что генетическая изменчивость распределена по миру не равномерно, но преимущественно сконцентрирована в нескольких центрах.

→ Вставка 10.1

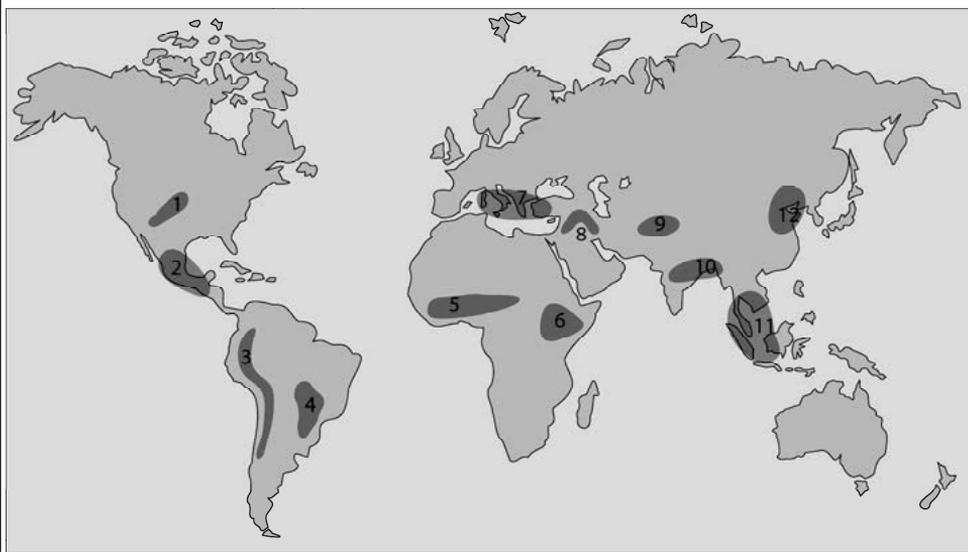
Классификация **генных центров** описанная Вавиловым время от времени изменяется специалистами, но действует в любом случае, как один раз построенная; ее твердо придерживаются, потому что в некоторых регионах мира существуют особенно хорошие условия для развития большой генетической изменчивости. Концепция генцентров более подробно описана во вставке 10.1.

#### **Вставка 10.1. Генные центры (Центры происхождения) культурных растений**

Как правило, в определенных регионах мира наблюдают особенно большое разнообразие у некоторых культурных растений. Вавилов развил это в теорию, что «генцентры» (англ. centers of diversity) одновременно являются также и облас-

тами происхождения (англ. centers of origin) данного вида, однако, это не всегда так. Вавилов и его ученики предложили первоначально восемь центров происхождения, позже некоторые из них были расширены (рис. 10.5).

**Рис. 10.5:**  
Центры происхождения по Вавилову (изменено)



Регион (Номер на рис. 10.5)	Важнейшие культурные растения
1. Северная Америка	Подсолнечник
2. Центральная Америка	Кукуруза, хлопчатник, сладкий картофель, томат
3. Анды	Картофель, хлопчатник, фасоль, табак
4. Бразилия/Парагвай	Какао, арахис, маниок
5. Западная Африка	Просо, сорго, масличная пальма, коровий горох, ямс
6. Эфиопия	Твердая пшеница, ячмень, просо, кофе
7. Средиземноморье	Овес, кормовая свекла, капуста, оливки
8. Ближний Восток (плодородный полумесяц)	Пшеница, ячмень, рожь, горох, чечевица, конские бобы, нут, лен
9. Центральная Азия	Хлопчатник, яблоня, груша, виноград, лук
10. Индия/Бирма	Рис, сахарный тростник, хлопчатник, кунжут, ямс
11. Юго-Восточная Азия	Банан, ямс, сахарный тростник, кокосовый орех
12. Китай	Рис, просо, соевые бобы, капуста, конопля

Даже если по происхождению некоторых культурных растений имеются еще различные представления, и теория центров происхождения воспринимается слишком схематично, то практически она очень полезна: она описывает районы с особенно большим генетическим разнообразием, где могут быть найдены особенно богатые генетические ресурсы (табл. 10.1).

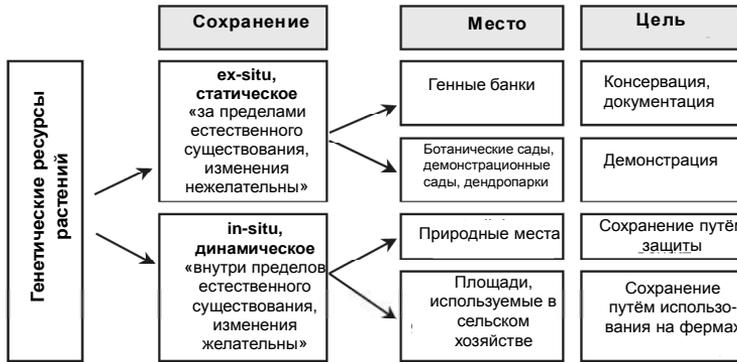
## 10.2. Поддержание генетических ресурсов

В настоящее время в селекции растений используют только малую часть генетических ресурсов. Неиспользуемая сегодня изменчивость может иметь большое значение в будущем, или потому, что появляются новые селекционные цели, или существующая изменчивость оказывается исчерпана. Таким образом, важно обеспечить, чтобы общие генетические ресурсы целого рода в будущем использовались для селекции растений.

### Конвенция о биологическом разнообразии (КБР)

Важность генетических ресурсов является общепризнанной, по крайней мере с 1992 г., когда на международной конференции в Рио-де-Жанейро была принята имеющая обязательную юридическую силу «Конвенция о биологическом разнообразии» (КБР). Основываясь на этом, позже были проведены несколько последующих конференций и были закрыты частично запутанные контракты, соглашения и «национальные стратегии». Это будет обеспечивать доступ к генетическим ресурсам и поддержание генетических ресурсов.

КБР привела к значительному изменению в мышлении о стратегии сохранения генетических ресурсов. При этом существует различие в сохранении между *ex-situ* и *in-situ*,



**Рис. 10.6.** Схематическое представление различных концепций сохранения и развития генетических ресурсов растений (Becker и др. 2003).

где сохранение in-situ в будущем будет приобретать все большее значение (рис. 10.6). До сих пор деятельность по сохранению генетических ресурсов преимущественно была сосредоточена на мерах ex-situ, а также на сохранении вне естественных мест обитания растений. Это обычно происходит в генных банках, в которых семенной материал хранится и регулярно пересеивается. В этом направлении работают также и ботанические сады, или другие собиратели коллекций. Цель при этом такая, генетическую идентичность хранимого материала сохранить в неизменном виде (статическое поддержание).

статическое поддержание

При этом пытаются предотвратить любое изменение, сравнивая с контрольными образцами, и ликвидацией нетипичных растений (примесей).

При сохранении генетических ресурсов in-situ, они, напротив, остаются как можно дольше в своем природном окружении и могут дальше развиваться вместе с меняющимися условиями среды (динамическое поддержание).

динамическое поддержание

Обе концепции по сохранению генетических ресурсов важны и они дополняют друг друга. Первым описывается метод ex-situ в генных банках, а в заключение используются возможности по поддержанию метода in-situ.

### Генные банки

Генные банки являются учреждениями, которые собирают генетические ресурсы, сохраняют их, поддерживают посредством размножения, описывают и распространяют заинтересованным пользователям. Генные банки однозначно идентифицируют различные генетические ресурсы одного и того же рода, как «источник происхождения», или «**пополнение**» (англ. *accession*).

источник происхождения = пополнение

**Табл. 10.2. Крупнейшие национальные и международные генные банки (на 2008 г.)**

Генный банк	Число видов	Число образцов
США	11815	508994
Китай	нет данных	391919
Индия	1495	366333
Российская Федерация	2025	322238
Япония	1409	242463
SIMMYT	48	173571
Германия	3049	148128
ICARDA	570	132793
CRISAT	180	118882
IRRI	39	109161

Эти пополнения всегда хранятся отдельно друг от друга. Идея создания генных банков не является новой, первые генные банки были основаны почти одновременно в Белтсвилле (США) и в Санкт-Петербурге (Россия). Сегодня насчитывается около 50 по-разному структурированных генных банков, частично регионального значения, а частично специализированных по определенным видам. Данные таблицы 10.2 показывают, где находятся большие национальные банки мира, которые содержат очень большое число видов. Международные научно-исследовательские институты, выполняющие функции генных банков, концентрируются, напротив, на важнейших культурных растениях и их родственниках. Крупнейший и старейший генный банк расположен в Гатерслебене, центре генетики расте-

**Табл. 10.3. Состав генного банка в Гатерслебене. Общее число образцов, а также те, которые в июне 2009 г. находились в размножении (выборка)**

Сортимент	Количество образцов	Среди них в размножении и поддержании
<b>Злаки и Зерновые</b>	<b>62720</b>	<b>2124</b>
Пшеница	26887	842
Ячмень	21834	679
Овес	4811	122
Рожь	2395	66
Злаковые травы	1337	196
<b>Бобовые</b>	<b>27348</b>	<b>1474</b>
Фасоль	8739	409
Горох	5306	211
Бобы	3299	71
Виды клевера	1710	247
<b>Овощные</b>	<b>18229</b>	<b>2546</b>
Томаты	3358	110
Виды луков	3023	1210
Морковь	486	70
<b>Масличные, лубяные и красильные растения</b>	<b>5545</b>	<b>619</b>
Лен	2323	95
Подсолнечник	708	125
<b>Лекарственные и пряные</b>	<b>8281</b>	<b>2471</b>
Мак	1155	902
Табак	590	131
<b>Картофель</b>	<b>6013</b>	<b>3919</b>
<b>Мутанты</b>	<b>2060</b>	<b>715</b>
<b>Всего</b>	<b>146966</b>	<b>15929</b>

Источник: Институт генетики и изучения культурных растений имени Лейбница: Годовой исследовательский отчет 2009. Гатерслебен, 2010

ний и исследовательском институте, недалеко от Кведлинбурга. Данные таблицы 10.3 показывают общее представление о запасах этого генного банка, что он должен передавать, и какой объем работ он выполняет. Очень большое число размножаемых образцов в поле или теплицах требуют очень высоких затрат.

Эти впечатляющие цифры отражают все трудности генных банков. Генные банки имеют огромные сокровища, но они угрожают им и под этим богатством можно почти задохнуться. Лишь небольшая часть материала генного банка удовлетворительно охарактеризована. Немедленное использование в селекции возможно только ограничено. Это привело к идее, создать для каждой культуры «Core Collection», переводится как базовая коллекция. Такие базовые коллекции должны содержать около 10% наличных генетических ресурсов одного вида, максимально около 3000 образцов, чтобы быть как можно более репрезентативными для конкретного вида. Остальные образцы консервируются как «резервные коллекции», но изначально оцениваются менее интенсивно.

Можно задать критический вопрос, действительно ли полезно, что некоторые генные банки преследовали концепцию сбора возможно большего числа образцов. Так, например, по всему миру в генных банках сохраняется около 770000 образцов риса, но поскольку предполагается, что рис имеет «только» 25000–30000 генов, почти каждый генный банк может предоставить в распоряжение аллель, которой нет в других образцах. Может быть, это должно быть в центре внимания, а не лучшие характеристики наличных ресурсов, и усилия, направленные на дальнейшее расширение коллекций.

С другой стороны, есть поступательная глобальная генетическая эрозия, так как традиционные местные сорта вытесняются современными селекционными сортами. Этот процесс в Центральной Европе отмечен уже 100 лет, а в других частях мира старые сорта вытесняются новыми, селекционными сортами, непосредственно сегодня.

Таким образом, это осмысленная деятельность генных банков, разворачивать дальнейшую деятельность по сбору, сопровождая словами Harlan: «Вы не можете использовать то, что вы не имеете». Тем не менее, в этом контексте, подход, описанный позже как «экологическое земледелие», делает использование генетических ресурсов еще более полезным.

национальные и  
международные  
коллекции

Рис: 770000  
образцов в генных  
банках

генная эрозия  
продолжается

### Является ли Шпицберген решением?

безопасное  
длительное  
хранение

Пять стран северной Европы совместно обеспечивают «Северный генный банк» используя в течение нескольких десятилетий бывшую заброшенную шахту на острове Шпицберген для безопасного длительного хранения.

Шпицберген расположен в 1000 км от северного полюса и в горной шахте преобладает круглогодичная постоянная температура около  $-4^{\circ}\text{C}$ . Это позволяет иметь безопасное и экономически выгодное хранение семян, независимо от технических помех, или политических волнений.

дубликаты на  
Шпицбергене

В последние годы эта возможность была значительно расширена, при большом внимании СМИ в 2008 г. новый «семенной бункер» был введен в эксплуатацию. Он расположен на глубине 120 м в скале, камеры, используемые для работы, охлаждаются до  $-18^{\circ}\text{C}$ , в них должно храниться до 4,5 млн. образцов семян. Этот оборудованный банк семян создан международной компанией «Crop Diversity Trust» с задачей обеспечивать сохранность мировых генетических ресурсов от непредвиденных потерь. Даже немецкий генный банк в Гатерслебене планирует хранить все дубликаты семян на Шпицбергене.

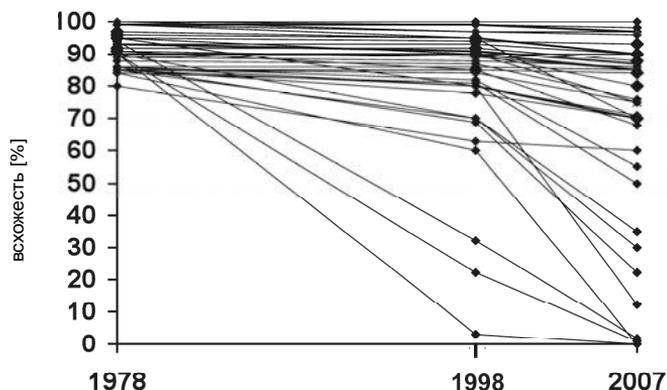
Как долго  
хранятся семена?

Такое длительное хранение не заменит работу национальных и международных генных банков. С одной стороны, коллекции для краткосрочного использования в этом случае слишком труднодоступны. А семена часто не так долговечны, как это предполагается. При открытии банка семян на Шпицбергене в прессе можно было прочитать, что семена зерновых «больше тысячи лет» будут являться жизнеспособными, а Сорго «почти 20000 лет». Фактически имеются сообщения, что, например, семена лотоса из гербария Британского музея проросли даже после 237 лет, во время раскопок на Мертвом море были найдены еще жизнеспособные семена финиковой пальмы, возраст которых оценивался в 2000 лет.

сохраняемость  
семян зависит от  
генотипа

Новые исследования генного банка в Гатерслебене показывают, что там по долговечности семян отмечена удивительно большая генетическая изменчивость. Так, например, у подавляющего большинства образцов пшеницы даже через 30 лет хранения была очень высокая всхожесть, и только некоторые образцы теряли ее (рис. 10.7).

Таким образом, перепроверку всхожести необходимо проводить регулярно. Необходимость в воспроизводстве семян при генных банках страхуется наличием длительного хранения на Шпицбергене, но не заменяется.



**Рис. 10.7.** Всхожесть образцов у рода *Triticum* после хранения в геном банке Гатерслебен при температуре 0 °C и 13% относительной влажности (по Börner и др., 2008)

### Управление генетическими ресурсами с использованием фермерских хозяйств

Всё больше и больше обсуждается естественное получение разнообразия форм в отдельных областях как альтернатива сильно охлажденному хранению семян в геномных банках. У диких видов сохранение отдельных особенно интересных видов происходит меньше, чем сохранение комплексной экосистемы со всей их общей флорой и фауной. Это привело к концепции использования старых сортов в фермерских хозяйствах.

Эта концепция происходит из развивающихся стран и имела большое значение, прежде всего, там. В этих странах еще возделываются местные сорта, у которых отмечена очень большая изменчивость. Эта изменчивость не может сохраняться в полном объеме в геномных банках, а только при продолжающемся возделывании в поле.

Это делает возможным, также генетическое развитие при меняющихся условиях возделывания и климата. Поскольку всё больше и больше местных сортов замещаются эффективными селекционными сортами, то использование на фермах старых сортов, является возможным только при соответствующей финансовой поддержке фермеров.

В развитых странах и сегодня некоторые виды овощных являются местными сортами. Ситуация похожа на ту, которая обсуждается в развивающихся странах. В овощеводстве и приусадебном садоводстве Германии имеются многочисленные примеры по старым видам и сорта, которые по частной инициативе сохраняются и используются на небольших участках при относительно малых затратах.

По важнейшим сельскохозяйственным видам старые местные сорта уже давно заменены селекционными сортами. В

Использование фермерских хозяйств в развивающихся странах очень важно!

Использование фермерских хозяйств в развитых странах?	<p>этой области «фермерские» проекты основаны на материале, который происходит из генных банков и опять вводится в сельское хозяйство. В отличие от старых пород животных, старые местные сорта культурных растений относительно легко и безопасно можно получить в генных банках, они «не умирают», даже если они больше не культивируются.</p> <p>Цель здесь, прежде всего, в том, чтобы внести свой вклад в биоразнообразие и разнообразие еды. Что касается конкретных характеристик культурных растений или сортов, то культурные достижения человека часто идут рука об руку, например, с определенными рецептами, методами обработки, или техническими возможностями использования. Это взаимные отношения: отпадает необходимость или интерес людей в этих рецептах, методах или использованиях, исчезают также и специальные виды или сорта.</p>
Могут ли старые сорта «умирать»?	<p>В свою очередь, знание методов обработки, или возможностей использования часто является условием для использования вида сельскохозяйственного растения или сорта.</p>
Фермерское использование – связь сохранения и использования	<p>Примером этому является полба-однозернянка (<i>Triticum monosocum</i>), которая в Германии возделывалась в 1939 г. у нескольких производителей в Баден-Вюртемберге, которые выращивали ее ради тонкой жесткой соломы, используемой для подвязки лозы. Между тем, ее снова выращивают в небольших масштабах в качестве сырья, содержащего особо ценные вещества, и даже начата селекционная работа. Следующим примером является чечевица (<i>Lens culinaris</i>), которая возделывалась в Германии до начала 20-го века и всё еще имеет значение в качестве пищи. Для регионального выращивания в соответствии с действующими условиями выращивания нет адаптированных сортов, которые могли бы успешно возделываться фермерами.</p>
Примеры: полба и чечевица	<p>Здесь, на фермах сохранение могло бы способствовать обеспечению семенами. Этот пример подробно представлен во вставке 10.2.</p>

→ Вставка 10.2.

### Выводы

1. В селекции обычно используется лишь очень небольшая часть наличных генетических ресурсов. Современные высокоселекционные сорта имеют широкую генетическую основу и несут гены из многих старых местных сортов. Тем не менее, потенциал старых сортов для современной селекции еще не исчерпан.
2. Для сохранения генетических ресурсов имеются две взаимно дополняющих концепции. При сохранении «ex-

**Вставка 10.2. Управление генетическими ресурсами с использованием фермерских хозяйств (пример чечевицы)**

Чечевица относится к старейшим культурным растениям европейского сельского хозяйства и еще 100 лет тому назад широко возделывалась в Германии как пищевое растение. Сегодня ее возделывание в Германии почти полностью прекращено, но старые сорта еще имеются в геном банке. Повторное внедрение чечевицы в рамках фермерских хозяйств исследуется в Гёттингенском университете в долгосрочном исследовательском проекте, который приведен здесь в виде небольшого отрывка (рис. 10.8).

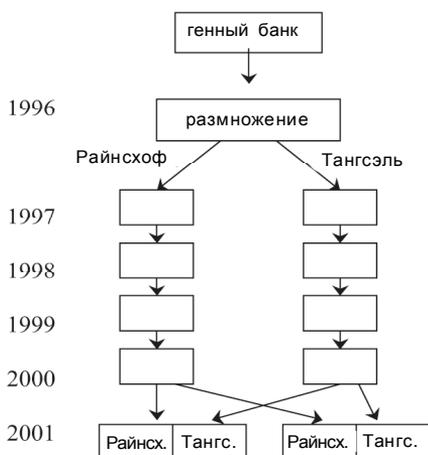
Экспериментальная задача была такая, несколько старых сортов из генбанка в Гатерслебене в течение нескольких лет возделывали в нескольких местах, разделенных друг от друга территориально. При этом использовали различные варианты

отбора, которые не привели к четко различающимся результатам. По-видимому, в первую очередь эффективным был естественный отбор.

После четырех лет отдельного возделывания, эти образцы для сравнения возделывались совместно, чтобы определить, появилась ли адаптация, обусловленная местом возделывания (табл. 10.4).

Образцы «Райнскоф» и «Тангсэль», разделенные друг от друга местом возделывания, почти не отличались по средним данным. В месте возделывания Райнскоф выделялся образец «Райнскоф», а в Тангсэле имел повышенные урожаи образец «Тангсэль». Уже через несколько лет проявляется адаптация, обусловленная местом возделывания.

Также по другим признакам появляются изменения, таким образом, возделывание в двух разных местах привело к более раннему цветению. Это пример генетических изменений в процессе «динамического» сохранения генетических ресурсов посредством использования фермерских хозяйств.



**Рис. 10.8.** Эксперимент по возделыванию чечевицы, с учётом места происхождения и возделывания.

**Табл. 10.4. Урожай семян [г/делянка] образцов «Райнскоф» и «Тангсэль» при сравнительном возделывании в этих местах (среднее по трём сортам и трём вариантам отборов)**

Место возделывания	Образец		
	Райнскоф	Тангсэль	среднее
Райнскоф	1315	> 1279	1297
Тангсэль	1234	< 1259	1247
среднее	1274	1269	

Источник: Horneburg und Becker 2008

situ” в генных банках хранят очень объемные коллекции старых сортов, а также экзотических и диких форм, а размножение осуществляется по возможности без генетических изменений. При “in situ”, напротив, сохранение происходит при естественных условиях и возможных динамических изменениях, у культурных растений это происходит, благодаря использованию в «фермерских хозяйствах» старых сортов. Прежде всего, это очень важный вклад в поддержание генетических ресурсов развивающихся стран, но и в промышленно развитых странах может способствовать расширению биоразнообразия.

### Вопросы:

1. В чем разница между первичным и вторичным генофондом?
2. Что в селекции понимают под «гомологическими рядами»?
3. Для каких условий использовать в развивающихся странах местные сорта особенно перспективно?
4. Где расположены генные центры пшеницы, риса и кукурузы?
5. В чем особенность хранения генетических ресурсов in situ?
6. Какие следующие высказывания (только одно) являются верными?
  - Даже крупные национальные банки генов редко имеют в своей коллекции более 100 различных видов культурных растений;
  - В генных банках мира хранится у пшеницы и риса по 700000 образцов;
  - Около трети образцов, которые хранятся в генных банках, ежегодно выращиваются для обновления.
7. Что понимают под «базовой коллекцией»?
8. Что определяет долговечность семян при хранении?
9. Почему значение фермерского хозяйствования с местными сортами в развивающихся странах следует оценивать по-другому, чем в индустриальных странах?

### Рекомендуемая литература:

- Как беглый обзор см. раздел 13 в Sleper и Poehlman (2006); дискуссия об альтернативных концепциях см. Cooper et al (2001).  
 Cooper H.D., Spillane C., Hodgkin T. 2001. Broadening. Охон, UK.  
 Sleper D.A., Poehlman J.M. 2006. Breeding Field Crops 5<sup>th</sup> ed. Ames IA, USA: Blackwell.

## 11. Скрещивание, возвратное скрещивание, слияние протопластов

### 11.1. Генетический рекомбиногенез

### 11.2. Возвратное скрещивание

### 11.3. Слияние протопластов

После того, как мы в предыдущей главе обсудили использование естественной генетической изменчивости, в этой главе речь пойдет об основном способе получения генетической изменчивости сегодня, о конкретных скрещиваниях. При этом мы, наряду с классическими скрещиваниями между двумя родителями, расскажем также о возвратных скрещиваниях и о слиянии протопластов.

*«...обычно целью селекционера является собрать в своих растениях устойчивость, разбросанную в хаосе форм.»*

Гуго де Фриз (1848–1935), голландский ботаник

### 11.1. Генетический рекомбиногенез

Рекомбиногенез является результатом, а также биологическим смыслом полового процесса. В то время как при бесполом размножении возникает потомство, которое генетически сходно с родителями (клоны), то при половом размножении происходит смена поколений между гаплоидной и диплоидной фазой, и при этом постоянно возникают новые комбинации генов.

У самоопылителей в результате полового размножения изменчивость умеренна, так как они обычно гомозиготны, и родители и их потомки имеют одинаковый генотип. Взаимное переопыление и, следовательно, появление новых изменений очень редки у самоопылителей в естественных условиях и поэтому искусственно вызываются при селекции.

У перекрестноопыляемых растений также во время селекции часто проводятся скрещивания, чтобы достигнуть рекомбинаций между двумя определенными растениями.

При скрещивании двух гомозиготных линий в  $F_2$  и последующих поколениях возникает изменчивость, которая тем

→ Глава 6.2:  
Свободное  
опыление и  
инцухт

**Табл. 11.1. Комбинационные возможности при скрещивании двух гомозиготных генотипов**

Расщепляющийся ген	Гаметы, или гомозиготные генотипы	Генотипы, всего	Размер «идеальной» F <sub>2</sub> популяции
1	2	3	4
2	4	9	16
3	8	27	64
4	16	81	256
5	32	243	1024
.	.	.	.
.	.	.	.
10	1024	59049	1048576
.	.	.	.
.	.	.	.
20	1048567	3486784401	1099511627776
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
n	2 <sup>n</sup>	3 <sup>n</sup>	4 <sup>n</sup>

больше, чем больше генов расщепляется. В таблице 11.1 представлено число возможных гамет (которое идентично числу возможных гомозиготных генотипов) и число всех возможных различных генотипов. Кроме этого, таблица содержит размер одной «идеальной» F<sub>2</sub> популяции. Если различаются, например, родители одной пары скрещивания по двум генам (AABV x aавv), то имеется четыре гаметы (AB, Ав, аВ, ав). В F<sub>2</sub> имеем четыре полностью гомозиготных генотипа (AABV, AАвv, ааBV, аавv), кроме этого ещё пять AАВv, АaBV, АaВv, Аавv и ааVa. Так как частота каждой гомозиготы в F<sub>2</sub> составляет  $\frac{1}{16}$ , то «идеальная» F<sub>2</sub> популяция должна состоять из 16 растений, при этом все генотипы в ней ожидаемы.

«идеальная» F<sub>2</sub> популяция должна состоять из 16 растений, при этом все генотипы в ней ожидаемы.

**Рис. 11.1.**  
Генетическое расщепление после скрещивания двух чистых линий пшеницы.

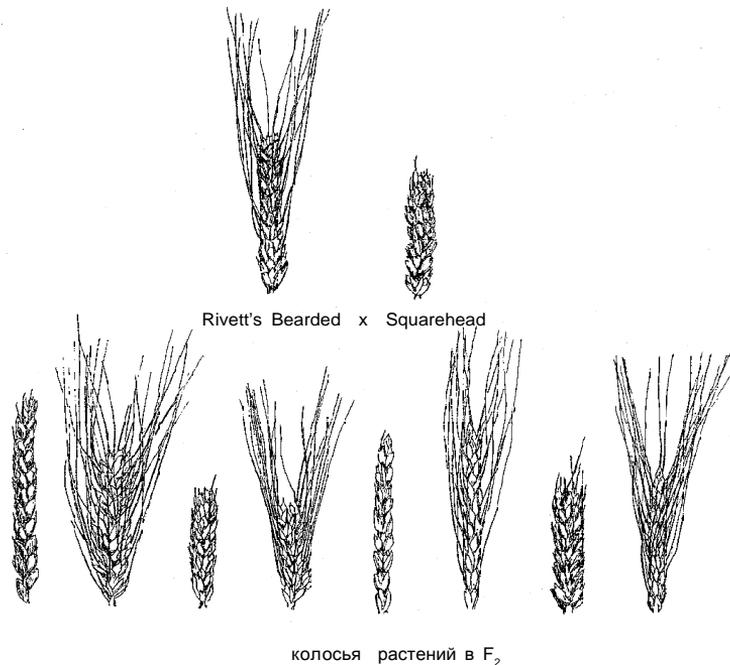


Таблица демонстрирует очень большое число возможных рекомбинаций. Даже если родители отличаются только по 20 генам, то в потомстве возможно появление почти 3,5 млрд. различных генотипов. Поэтому после скрещивания генетически различных родителей в  $F_2$  появляется немыслимое количество вариаций и полное отсутствие похожих одно на другое растений. На рисунке 11.1 показаны колосья родителей и несколько растений  $F_2$  после скрещивания пшеницы.

Искусственное скрещивание у вегетативно размножаемых растений и у самоопылителей на сегодняшний день является наиболее важным способом для создания генетической изменчивости.

Этот опыт не является особенно новым; уже несколько веков назад было замечено, что у многих видов без искусственного опыления чужой пылью едва ли могут быть изменения. Поэтому еще до Менделя, фермеры — садоводы и огородники проводили искусственные скрещивания, как у вегетативно размножаемых растений, таких как картофель, так и у самоопылителей, как горох или пшеница. Рисунок 11.1 сделан кстати на основе фотографии, которая была напечатана в книге Вильгельма Римпау в 1891 г.

исторический  
обзор

Вильгельм  
Римпау  
(1842–1903),  
немецкий  
селекционер.

### Техническое проведение скрещиваний

Искусственные скрещивания могут быть выполнены либо в поле, или в теплице в контролируемых условиях. Оба приема распространены у большинства видов, но скрещивания предпочтительнее проводить в теплице. По возможности надо создать для скрещиваемых растений оптимальные условия выращивания, а также за счет использования зимнего периода, что дает выигрыш во времени селекционного процесса.

Для выращивания в контролируемых условиях растений родительских пар требуется иметь точное знание биологии цветения каждого вида. Многим видам для индукции цветения необходима определенная долгота дня; озимые виды должны подвергаться в течение определенного времени влиянию пониженных температур.

биология  
цветения

Если у родителей, подобранных для скрещивания, различное время цветения, необходимо выравнивание фаз цветения. Это достигается различными сроками посева, разной продолжительностью освещения в течение дня, или за счет обрезки растений. У многих видов также возможно сохранение пыльцы при пониженной температуре, на срок от нескольких месяцев до года.

скрещивание у  
перекрёстников

→ Глава 6.1:  
Самонесовмести-  
мость

Техническое проведение скрещивания у перекрестно-пыляемых растений в целом очень простое, так как у них имеются механизмы, которые облегчают или даже вынуждают к перекрестному опылению.

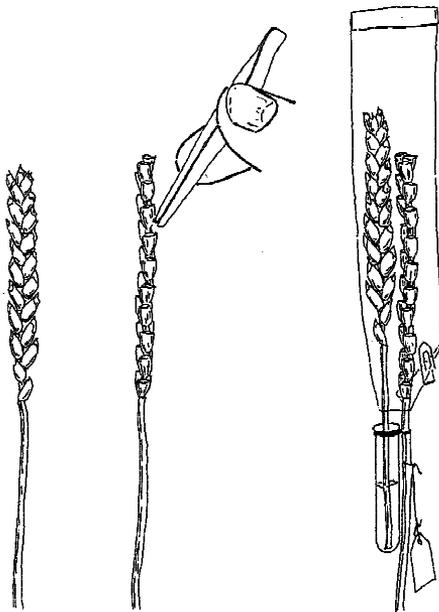
При скрещиваниях самонесовместимых видов необходимо предотвратить неконтролируемое опыление чужой пылью. Поэтому при скрещивании родительских растений их необходимо на время цветения изолировать изоляторами, которые не пропускают пыльцу; семена, убранные с обоих растений, являются безусловно чистым семенным материалом полученным в результате скрещивания с учетом самонесовместимости. При полном или частичном самоопылении, напротив, при скрещивании требуется два искусственных вмешательства:

- удаление тычинок с материнского растения до раскрытия (кастрация), и
- опыление пылью отцовского растения.

Скрещивание двух генотипов пшеницы представлено на рисунке 11.2. Ко времени колошения все мелкие или недоразвитые колоски и цветочки удаляются. У оставшихся цветочков верхняя часть пленок обрезается, чтобы получить

легкий доступ к тычинкам, которые затем полностью удаляются пинцетом. Подготовленный таким образом кастрированный колос материнского растения помещают совместно с некастрированным колосом отцовского растения в изолятор; в последующие дни происходит опыление. После цветения изолятор снимают, а позже с кастрированного колоса убираются семена-зерна, полученные в результате скрещивания. Обязательным мероприятием является этикетирование кастрированного колоса, на этикетке указывают селекционный номер материнского растения, вид опыления и номер отцовского растения.

Техническое проведение скрещиваний у каждой культуры осуществляется различно. Кроме того у одной и той же культуры разные селекционеры используют различные методы. Пшеница относится к растениям, у которых скрещи-



**Рис. 11.2.**  
Техника скрещивания пшеницы

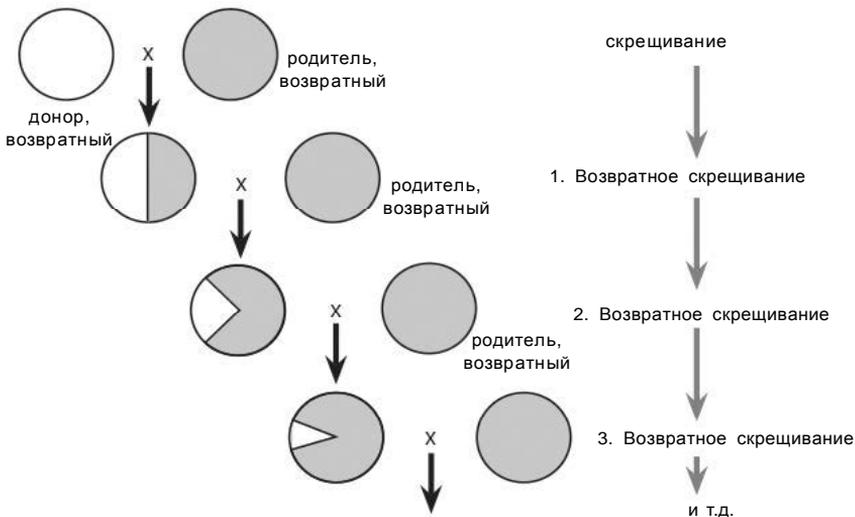
вания проводятся сравнительно легко; у некоторых других культур, например у кормовых злаковых или бобовых трав, или сои, напротив, цветки очень мелкие и проведение программы скрещиваний требует много опыта и затрат.

### 11.2. Возвратное скрещивание

Не всегда при скрещивании двух родителей получается одинаково интересный результат. Часто один из родителей по продуктивности явно уступает, но имеет один или несколько интересных признаков (свойств). От таких источников, путем возвратных скрещиваний, важные гены могут передаваться в селекционный материал. Основная идея возвратного (или насыщающего) скрещивания очень простая; она представлена на рисунке 11.3.

сохранение гена из источника.

Определенное свойство (признак) от **донора** должно переноситься в селекционный сорт. Если в нескольких последовательных скрещиваниях всегда используется один и тот же сорт, то его называют **рекуррентный родитель**. При этом результат скрещивания от рекуррентного родителя всегда похож: доля аллелей донора составляет в  $F_1$  половину, и при каждом возвратном скрещивании уменьшается в два раза; после третьего возвратного скрещивания она составляет шестнадцатую часть аллелей донора.

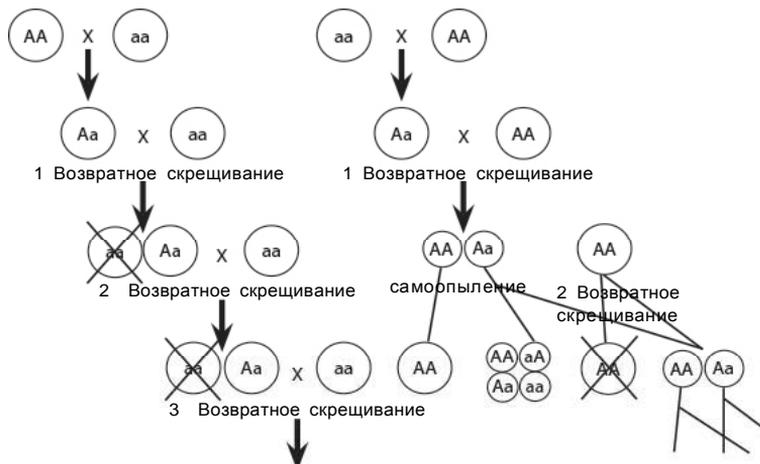


**Рис. 11.3.**  
Схема повторе-  
ний возвратных  
скрещиваний

После нескольких возвратных скрещиваний получают растения, генетически в основном соответствующие рекуррентному родителю. Но они еще показывают и желаемые свойства донора, в каждом поколении возвратного скрещивания требуется также и отбор. В ближайшем возвратном скрещивании могут использоваться только такие растения, которые несут аллель или аллели донора с желаемыми признаками. Этого легко можно достигнуть, если желаемая донорная аллель является доминантной, так как тогда все носители этого гена легко распознаются. Значительно труднее бывает в ситуации, когда донорные аллели являются рецессивными. В таком случае необходимо наряду с возвратным скрещиванием одновременно проводить и самоопыление. Самоопыленное потомство выращивается для наблюдения; оно показывает расщепление, и в результате, были ли исходные растения гетерозиготными. Только возвратные скрещивания с такими исходными растениями используют в следующем возвратном скрещивании (рис. 11.4).

Рецессивные донорные гены требуют дополнительного самоопыления

Как проводятся многие возвратные скрещивания, зависит от того, как родители по своему уровню продуктивности далеки друг от друга. Если в качестве доноров используют дикие или примитивные формы, то необходимо много возвратных скрещиваний, так как относительно небольшая доля донорного генома может содержать еще много генов с нежелательными эффектами.



**Рис. 11.4.** Перенос рецессивного (слева), или доминантного гена (справа) из донора, посредством возвратных скрещиваний

Метод возвратных скрещиваний используется чаще всего для переноса генов устойчивости, которые часто можно обнаружить только в экзотических формах или у диких родственников растений. В качестве примера во вставке 11.1 представлено создание сорта рапса, получающего устойчивость к киле из родственников видов.

→ Вставка 11.1

**Вставка 11.1. Использование методов скрещивания и генетических ресурсов: на примере килоустойчивого сорта рапса Мендель.**

**Основание:** Кила приводит к образованию опухолеподобных разрастаний у корней, к замедлению роста и гибели растений. Болезнь вызывается почвенным грибом (*Plasmidiophora brassicae*) и борьба с ней химическим путем невозможна. Как говорит название, кила уже давно известна на капусте, но чаще встречается у рапса, в связи с малым временным чередованием полей в севооборотах, распространение болезни увеличивается.

**Генетические ресурсы:** Все современные сорта рапса очень поражаются килой. Но имеется устойчивость в исходном материале рапса, в капусте (*B. oleracea*) и в турнепсе (репе) (*B. rapa*), которая может относительно легко использоваться за счет «ресинтеза» (>глава 12).

**Исследование:** В 1987 г. в Берлинском университете профессором Maria-Dolores Sacristan и доктором Elke Diedrichsen были начаты работы по поиску и идентификации источников устойчивости в капусте и в турнепсе. Было получено большое количество ресинтезированных растений, которые проверяли на устойчивость в условиях защищенного грунта.

**Селекция:** Синтезированные растения с устойчивостью к киле, но без высоких хозяйственно-ценных признаков были переданы для дальнейшей работы в селекционную фирму NPZ Hans-Georg Lembke, на которой через 10 лет были созданы килоустойчивые сорта (табл. 11.2).

**Табл. 11. 2. Синхронизация селекционного процесса сорта «Мендель»**

Год	Селекционный шаг
1990	Скрещивание устойчивых синтезированных растений с подобранным сортом «Фалькон»
1991	
1992	Получение 3437 гаплоидных растений, тест на устойчивость в теплице, получение удвоенных гаплоидов (УГ) из устойчивых растений
1993	
1994	Полевая проверка линий из УГ на устойчивость и хозяйственно-ценные признаки
1995	
1996	Возвратные скрещивания лучших линий из УГ с Фальконом
1997	
1997	Получение линий из УГ из возвратных скрещиваний
1998	
1998	Полевая проверка линий из УГ на устойчивость и хозяйственно-ценные признаки
1999	
2000	Получение гибридов от лучших УГ линий с двумя мужски-стерильными материнскими линиями (MSL004C и MSL007C)
2001	
2001	Проверка гибридов на устойчивость и хозяйственно-ценные признаки
2002	
2002	Регистрация для официального сортоиспытания в Англии (2 года) и Германии (3 года)
2002	Декабрь
2002	Включение «Менделя» в Госреестр Англии
2002	Включение «Менделя» в Госреестр Германии

**Обзор:** С созданием сорта «Мендель» проблема килы при возделывании рапса конечно еще не является окончательно решенной: с одной стороны, на рынок постоянно должны приходить новые, высокопродуктивные, устойчивые к киле сорта рапса, иначе культура рапса в пораженных местностях не сможет конкурировать с селекционным про-

грессом в других областях. С другой стороны уже наблюдаются такие расы килы, против которых «Мендель» не показывает достаточной устойчивости. Поиск новых источников устойчивости к киле, следовательно, остается вероятнее всего, бесконечной задачей исследований и селекции. Источник: Frauen 2003

ауткроссинг  
(кроссбридинг)

### Скрещивания между различными видами

Между растениями возможны внутривидовые и внутривидовые половые скрещивания, но при этом, как правило, получается очень небольшое количество семян. Если расстояние между видами для скрещивания очень велико, то может проводиться скрещивание с третьим видом, расположенным между двумя, который в данном случае служит «мостиком» (англ. *bridge cross*), или посредником

Иногда в результате широких скрещиваний дело доходит до оплодотворения и раннего эмбрионального развития, но не образуется нормальный эндосперм и семена. В таких случаях успех скрещивания может существенно дополняться **эмбриокультурой** (англ. *embryo rescue*). При этом в течение нескольких дней после оплодотворения молодой эмбрион изолируется и переносится на питательную среду.

Трудности при скрещивании между различными видами часто лежат не в скрещиваемости между собой, а в незначительной жизнеспособности, или даже стерильности полученных гибридов. Как правило, у них во время мейоза не происходит нормального удваивания хромосом, и это приводит к образованию неполноценных гамет с неправильным числом хромосом, или конъюгация хромосом у отдаленных гибридов вообще отсутствует.

От переводчика: впервые в мире Г.Д. Карпеченко разработал теоретическое и, экспериментальное обоснование преодоления бесплодия у отдаленных гибридов, методом удвоения их хромосомного набора (1927).

Скрещивание произошло, но потомство (гибриды) стерильно

### Возвратные скрещивания у перекрестноопыляемых растений и вегетативно размножаемых видов

Метод возвратных скрещиваний может быть самым простым при проведении у самоопылителей: если рекуррент-

ный родитель является гомозиготной линией, то достаточно, в каждом поколении использовать отдельные растения. У перекрестноопыляемых растений проведение возвратных скрещиваний значительно дороже; если рекуррентный родитель — представитель популяции, то нужно использовать всегда большое число растений, в связи с тем, что популяция по своей структуре очень пестра и не всегда изменяется благодаря инцухту и дрейфу генов.

Возвратные скрещивания у перекрёстников дороги

У вегетативно размножающихся видов, в конце концов невозможна передача отдельных генов половым путем. Так как, в этом случае рекуррентный родитель является гетерозиготным генотипом, каждое скрещивание приводит к расщеплению, и требует повторного обратного скрещивания с инбредным родителем.

Возвратные скрещивания при вегетативном размножении не пригодны

### Выбор рекуррентного родителя

Недостатком приема обратного скрещивания в описанной выше форме является то, что рекуррентный родитель улучшается только по одному свойству, но по остальным остается неизменным. Другими словами, кроме как по одному свойству, по которому в течение нескольких лет непрерывного процесса не будет достигнуто никакого дальнейшего селекционного прогресса. Следовательно, возвратные скрещивания редко выполняются в классической манере, но сочетаются с новыми селекционными приемами.

Почему возвратное скрещивание всегда с одним родителем?

В каждом поколении в качестве рекуррентного родителя, возможно, использовать другие мощные генотипы. В конце возвратного скрещивания донорный ген содержится в адаптированном, но генетически невыравненном материале, который дальше должен обрабатываться селекционным путем. Важно уменьшить долю донорных аллелей, отсюда и меткое старое название «селекция вытеснением» для метода обратного скрещивания.

Возвратное скрещивание = селекция вытеснением

### Маркерный отбор

Метод возвратных скрещиваний может быть более эффективным благодаря использованию молекулярных маркеров. При этом есть различия между отбором на «переднем плане» (англ. *foreground*) и отбором на «заднем плане» (англ. *background*). С отбором на «переднем плане» связаны аллели от донора. Если для этого аллеля маркер присутствует, то проще и дешевле отбирать с помощью маркера целевой признак.

Отбор на передний план

Это важно, прежде всего, для признаков, которые фенотипически трудно распознаваемы и особенно при рецессив-

но наследуемых свойствах (признаках). Сегодня, маркеры используются для переноса генов устойчивости в практической селекции.

→ Глава 5.2:  
Использование  
молекулярных  
маркеров

Благодаря использованию маркеров в принципе возможно посредством возвратных скрещиваний переносить признаки (свойства), которые базируются на множестве генов, как например, олигогенная устойчивость.

отбор на общий  
генетический фон

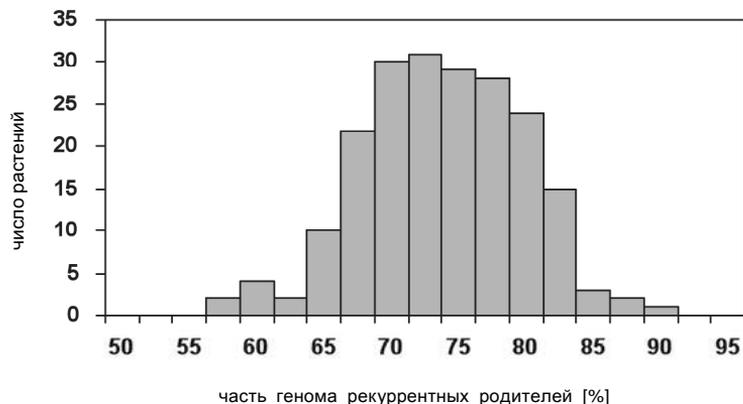
Реже используется и является более сложным отбор на общий генетический фон. При этом с использованием молекулярных маркеров количество необходимых поколений обратных скрещиваний уменьшается, так как остальная нежелательная часть генома донора может быть отбракована.

Так, растения после возвратного скрещивания содержат, в среднем, четверть своих аллелей от донора, но эта часть варьирует от растения к растению. Рисунок 11.5 показывает пример этому.

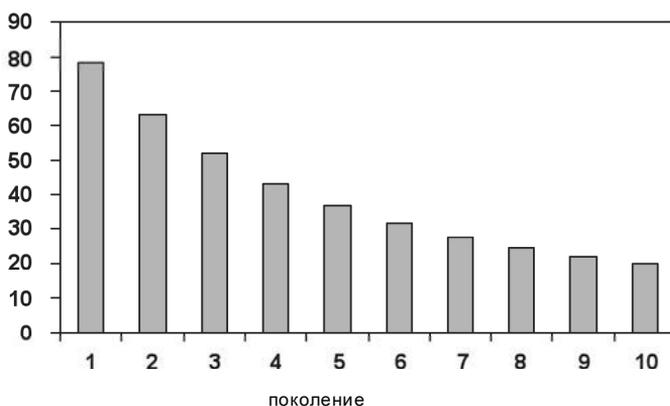
Как и ожидалось, большинство растений имели около 75% своих аллелей от рекуррентного родителя, но у отдельных растений эта доля колеблется между 58,7 и 90,3%. Отбирают маркерсодержащие растения с желаемой аллелью донора (передний фон), но одновременно возможно и наличие малой доли других аллелей (общий генетический фон), это позволит значительно уменьшить необходимое число возвратных скрещиваний.

Еще одна причина лежит в полезности использования маркеров при возвратных скрещиваниях: в то время как доля общего генома донора при каждом возвратном скрещивании уменьшается примерно в два раза, это не относится к сегменту с переданными благоприятными донорными аллелями. Здесь отбор действительно идет в каждом поколе-

**Рис. 11.5**  
Распределение  
части генома  
рекуррентных  
родителей у 237  
растений  
томата после  
первого возврат-  
ного скрещивания,  
определяемое с  
помощью молеку-  
лярных маркёров  
(Paterson et al.,  
1988)



длина сегмента донора, сМ

**Рис. 11.6.**

Теоретически ожидаемая длина сегмента хромосомы с отобраным геном донора; по Stam и Zeven, 1981.

нии в пользу донора. Длина хромосомы отобранного таким образом сегмента донора снижается медленно.

На рисунке 11.6 показана теоретически ожидаемая длина сегмента донора в единицах на хромосомной карте (сМ = сантиМорган). Предполагается, что хромосома имеет длину 100 сМ. Через 3–4 возвратных скрещивания с отбираемой донорной аллели будет перенесено около половины донорной хромосомы. Размер этого сегмента хромосомы от донора, благодаря дальнейшим возвратным скрещиваниям, очень медленно уменьшается. Таким образом, с желаемой аллелью донора передается и множество соседних аллелей, которые часто наследуют нежелательные свойства.

Эту непреднамеренную совместную передачу сцепленных донорных аллелей, называемую также, как *«linkage drag»* — перенесенная связь», которая может иметь очень негативное влияние на агрономические признаки. С использованием молекулярных маркеров действие этой «перенесенной связи» может уменьшаться, когда при нескольких поколениях возвратных скрещиваний происходит отбор по коротким сегментам доноров. Конечно, это требует маркеров, которые плотно сцеплены с желаемой донорной аллелью.

Переносится не отдельный ген, но большой сегмент хромосомы.

### 11.3. Слияние протопластов

Протопласты — изолированные растительные клетки без клеточной стенки. Из протопластов могут регенерироваться с помощью методов культуры клеток и ткани снова целые растения. Принципиально это возможно у всех видов, даже если затраты и успехи могут очень сильно различаться. Особенно интересно это в том случае, когда сливаются

два протопласта двух различных видов, а затем регенерируется гибридное растение. В этом отношении слияние протопластов является альтернативой половому скрещиванию между различными видами. Поскольку половые клетки при этом не участвуют, то можно говорить о соматической гибридизации.

Слияние протопластов происходит в три этапа:

1. Растительная ткань, чаще всего маленький кусочек листа, обрабатывается ферментами, которые растворяют срединные пластинки и клеточные стенки; после чего остаются протопласты — отдельные клетки без клеточной стенки.

2. Благодаря добавлению некоторых химических веществ или с помощью короткого электрического импульса достигается слияния двух протопластов; так возникает **соматический гибрид**.

3. Продукт слияния идентифицируется и культивируется *in vitro*. Кроме того при дальнейшем развитии происходит разделение хлоропластов и митохондрий, а часто также и ликвидация хромосом; всё это может длиться несколько поколений, до тех пор пока генерируемые растения не станут генетически стабильны.

Метод слияния протопластов был разработан в начале 1970-х гг. Первоначально, многие исследователи думали о различном применении, в особенности о создании совершенно новых культурных растений. Ярким примером этого стало сочетание томата и картофеля в «Томфель», который доставил больше любопытства, чем обогатил сельское хозяйство.

Как уже было упомянуто, у видовых гибридов проблемой является не скрещиваемость при их получении, а их стерильность. Эта трудность не была преодолена при слиянии протопластов. Хотя могут быть объединены клетки из видов, далеко отстоящих друг от друга (например, от кукурузы и мыши, по-немецки игра слов, von Mais und Maus), но оно не приводит в таких случаях к развитию нового организма.

Таким образом, слияние протопластов сегодня используется, чтобы передавать небольшие кусочки генетической информации из отдаленных видов на уже адаптированные культурные растения, то есть является альтернативой возвратным скрещиваниям.

Для этого, перед слиянием протопластов, донорные протопласты облучаются, чтобы, таким образом, инактивировать большую часть генетического материала. Слияние протопластов приводит к клеткам, которые содержат только

томат +  
картофель =  
томфель

Слияние протопла-  
стов, как альтерна-  
тива возвратным  
скрещиваниям

Табл. 11.3. Примеры переноса признаков (свойств) от родственных видов в рапс		
Донор	Признак (свойство)	Метод
<i>Brassica rapa</i>	Устойчивость к киле	Ресинтез
<i>Raphanus sativus</i>	Устойчивость к нематоде скрещивание	Скрещивание/Возвратное скрещивание
<i>Coincya monensis</i>	Устойчивость к фомозу	Скрещивание/Возвратное скрещивание
<i>Eruca sativa</i>	Устойчивость к тлям	Ассим. слияние протопластов
<i>Sinapis alba</i>	Устойчивость к альтернариозу	Ассим. слияние протопластов

небольшую часть функциональных генов донора, так называемым **асимметричным гибридам**. Среди них должны быть выбраны те, в которых проявляется желаемый признак донора.

По сравнению с возвратными скрещиваниями, соматическая гибридизация имеет то преимущество, что она возможна между генетически удаленными друг от друга видами, которые совсем не скрещиваются половым путем, или скрещиваются с большим трудом. Их недостатком является то, что затраты и успех трудно предсказуемы, так как часто только очень небольшая часть регенерированных растений содержит желаемый донорный ген.

Технология проведения обратного скрещивания, напротив, один из немногих методов в селекции, который свободен от влияния случайных результатов и ведет к надежному успеху, если присутствуют необходимые предпосылки.

Таким образом, в селекции используют такие разные методы для переноса генов от родственных видов. Некоторые примеры для рапса представлены в таблице 11.3.

Еще более широкие возможности предлагает генная инженерия, информация о которой изложена в главе 13.

отличие от возвратного скрещивания

→ Глава 13:  
генная инженерия

## Выводы

1. Целью скрещивания является генетическая рекомбинация между двумя родителями. Даже если родители различаются только по нескольким различным генам, благодаря скрещиванию возникает очень большое число новых генотипов. Техническое проведение скрещивания у перекрестноопыляемых растений очень простое; у самоопылителей, напротив, требуется кастрация и последующее опыление материнского растения.
2. Благодаря многократным возвратным скрещиваниям, гены, из неадаптированного материала могут быть сохранены в селекционном материале. Причем с доминантными аллелями проще, чем с рецессивными. Если вы

хотите избежать одновременной передачи нежелательных генов, то необходимо много поколений возвратных скрещиваний. Благодаря использованию молекулярных маркеров необходимое число генераций значительно сокращается.

3. Если гены должны переноситься из видов, которые совсем не скрещиваются половым путем, или скрещиваются с большим трудом, то можно получать благодаря слиянию изолированных протопластов соматические гибриды.

**Вопросы:**

1. Если скрещивают два гомозиготных генотипа, которые несут по шести генам различные аллели:

- Сколько различных генотипов возможно в целом?
- Сколько существует различных гомозиготных генотипов?

2. Предположим, что донор и рекуррентный родитель различаются по 1000 генам: Сколько аллелей донора имеет в среднем одно растение после первого возвратного скрещивания? (Примечание: 250 неправильно, и рисунок 11.3 возможно, немного вводит в заблуждение, спрашивая о числе аллелей, и обратите внимание, что донорные аллели при беккроссах всегда гетерозиготные).

3. Почему проведение целевых скрещиваний у самоопылителей как правило труднее, чем у перекрёстников?

4. Что означает в контексте беккроссов отбор на «переднем» и «общем» плане?

5. Какие из следующих утверждений о методе обратного скрещивания (их два) являются верными?

- «Сцепленная связь» играет роль только при ранних поколениях возвратных скрещиваний, поскольку частота во всех донорных аллелях в каждом поколении обратного скрещивания уменьшается в два раза.

- «Сцепленная связь» встречается после многих поколений возвратных скрещиваний, так как переносится не только желаемая донорная аллель, но и большой сегмент хромосомы донора.

- Маркерный отбор по отношению к «сцепленной связи» очень затратен, поскольку весь геном должен быть полностью охарактеризован маркерами.

- При маркерном отборе по отношению к «сцепленной связи» имеют значение только те маркеры, которые тесно сцеплены с перенесёнными донорными аллелями.

– «Сцепленная связь» при возвратных скрещиваниях в будущем не будет иметь больше значения, потому что стоимость маркирования полностью генома всех генотипов с помощью новых методов, будет последовательно становиться дешевле.

6. Что такое протопласты? Как они получают?

7. Какое из следующих высказываний по отношению к слиянию протопластов (только одно) является не верным?

– Благодаря слиянию протопластов, можно совместить геномы разных видов, которые не скрещиваются половым путем.

– Так же, как и при половых скрещиваниях, так и при слиянии протопластов между различными видами часто возникает проблема, в том что межвидовые гибриды стерильны.

– Для слияния протопластов между различными видами необходимо знать, на каких хромосомах располагаются комбинируемые гены.

– Асимметричные гибриды, созданные с помощью слияния протопластов, не являются генетически стабильными, не обязательно сразу, но, например, в следующем поколении может произойти ликвидация отдельных хромосом.

**Рекомендуемая литература:**

Раздел 16 в Asquith (2007) о возвратном скрещивании; раздел 10 в Mahesh (2009) о слиянии протопластов

Asquith G. 2007. Principles of Plant Genetics and Breeding. Malden MA USA: Blackwell.

Mahesh S. 2009. Plant Molecular Biotechnology. Turnbridge Wells, UK: New Age Science.

*«Селекционер должен иметь мутации, которые он может случайно найти, а также он должен иметь широко открытые глаза!»*

Эрвин Баур, (1875–1933), генетик и селекционер

## 12. Индуцирование мутаций и полиплодия

### 12.1. Генные мутации

### 12.2. Хромосомные мутации

### 12.3. Геномные мутации

Генетическая изменчивость обусловлена двумя процессами: новые аллели возникают в результате мутаций и существующие аллели комбинируются заново. В предыдущей главе обсуждались рекомбинации посредством скрещивания, в этой главе будут представлены возможности для инициирования мутаций. Мутации подразделяются на три класса, которые будут обсуждены последовательно: генетические мутации, хромосомные мутации и геномные мутации.

### 12.1. Генные мутации

определение:  
генная мутация

Генные мутации являются мутациями, благодаря которым изменяется единственный ген.

#### **Индукция генных мутаций**

Фраза, которая стоит в начале этой главы, в принципе всё еще важна; поскольку мы далеки от того, чтобы вызывать конкретную целевую мутацию. Но сегодня уже возможно, благодаря применению искусственных обработок, резко увеличивать частоту мутаций.

**В качестве вызывающих мутации, или мутагенных обработок могут применяться**

- Облучение,
- химические вещества, или
- культура клеток.

При соответствующих обработках, таким образом, частота мутаций может быть поднята примерно в 100 раз по сравнению со скоростью спонтанных мутаций.

Около 1930 г. было открыто, что рентгеновское облучение приводит к генетическим изменениям. Немного позже было отмечено, что подобный эффект наблюдается при применении химических веществ. Сегодня известно, что как облучение (рентгеновское, нейтронное, ультрафиолетовое), так и применение многих химических веществ вызывают мутации. Существуют сотни химических соединений, которые известны, как мутагенные, одним из наиболее используемых является этилметансульфонат (ЭМС).

мутагенез  
посредством  
облучения, или  
химических  
веществ

Мутагенез может происходить во многих частях растений. Самым простым является облучение семян или обработка их растворами химических мутагенов. Как облучение, так и применение химикатов может, помимо мутаций, привести также к прямому повреждению семян. Проростки растений могут при этом слабо развиваться, а при высокой дозе и полностью потерять способность к прорастанию. Поэтому очень важно найти оптимальную дозу, при которой, с одной стороны, этот физиологический вред был бы незначителен, а, с другой стороны, было бы получено максимальное количество мутаций. Эта оптимальная доза сильно зависит от вида растений.

оптимальная доза  
мутагена

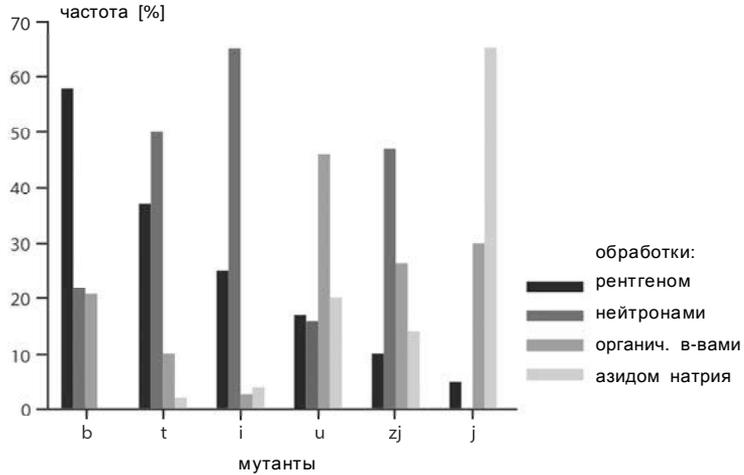
Наряду с физическим и химическим мутагенезом в 70-х годах двадцатого века была открыта и третья возможность мутагенеза, а именно, размещение растительной ткани в клеточной культуре. Если такая растительная ткань длительный период времени росла в культуре *in vitro*, то существует высокий уровень мутаций. Также известная как соматическая изменчивость указанных мутаций не отличается принципиально от мутаций, которые могут быть получены другими методами.

мутагенез  
культуры клеток

Мутагенез культуры клеток имеет существенные преимущества только тогда, если он сочетается с отбором мутантов, как-то, при добавлении токсина патогенного гриба в среду.

Ни один из различных типов мутаций в целом не превосходит другой. В зависимости от «поврежденного» гена разные мутагены могут сильно различаться по эффективности. В связи с этим имеет смысл применять одновременно несколько мутагенов. На рисунке 12.1 показаны относительные частоты индуцированных мутантов для некоторых генов ячменя; некоторые мутанты встречаются почти только после облучения, другие, напротив, после применения химических веществ.

**Рис. 12.1.**  
Частота различных мутантов по признаку воскового слоя у ячменя после применения мутагенов (по Lundqvist и Lundqvist, 1988)



Оке Густафссон  
(1908–1988)  
шведский генетик

На рисунке показан небольшой участок очень обширных исследований генных мутаций у ячменя. Эти исследования были начаты в 1950-е гг. шведом Оке Густафссоном. Только по образованию воскового слоя наблюдалось около 1600 мутантов, которые касались 79 различных генов. Такие исследования мутаций представляют интерес; они демонстрируют, что даже относительно простые признаки, такие как восковой слой растения, генетически очень сложно контролировать.

### Генные мутации, полезные в селекции

Как уже упоминалось в главе 6.3, спонтанные мутации почти всегда отрицательны; это же касается и искусственно вызванных мутаций. Но в некоторых случаях появляются генетические изменения, которые при естественных условиях были бы отрицательными, а в селекционном процессе они желательны.

→ Глава 6.3.

Хорошими примерами являются мутации, которые укорачивают длину стебля. Такие карликовые формы, которые в условиях естественной конкуренции по отношению к более высоким генотипам находились бы в крайне неблагоприятном положении, показывают в чистом посеве особенно при высокой дозе азотных удобрений лучшую устойчивость к полеганию.

короткостебельные мутанты

Особый интерес представляют мутации, которые часто приводят к тому, что определенные вещества в растении или в семенах больше не образуются. Растения часто содержат нежелательные вещества и поиск мутаций, которые делали бы их свободными от таких веществ, имеет большое значение. Хорошим примером является селекция рапса, свобод-

ного от эруковой кислоты. Благодаря мутации энзимов, отвечающих за биосинтез жирных кислот (элонгаза), эруковая кислота больше не образуется. Таким образом, для растения это дефект, но с точки зрения физиологии питания это существенное улучшение качества.

Следующий пример полезных мутантов, используемых в селекции, представлен на рисунке 12.2. У гороха имеются как спонтанно возникающие, так и искусственно вызываемые мутации в морфологии листа. На рисунке представлены две таких мутации; у безлисточковых форм гороха все листья превращаются в усики, у так называемых полулистных форм прилистники образуются нормально. Также есть пример изменений, которые могут рассматриваться как дефекты растений, но которые при сегодняшних условиях возделывания могут быть желательными. У безлистных форм гороха фотосинтетическая площадь очень сильно уменьшена и урожай от этого сильно страдает. Полулистные горохи, напротив, имеют большое значение; они обеспечивают урожай такой же, как и нормальные формы, но гораздо более устойчивы (прямостоячи), поэтому легче убираются.

Мутации с такими яркими эффектами относительно редки; в большинстве случаев достигнутые изменения значительно менее выражены. Однако, даже небольшое изменение высоты растений, время созревания или восприимчивости к болезни могут представлять интерес в селекции, только такие мутанты очень трудно выявить. Имеются отдельные генные мутации с очень большими эффектами, так существующую разницу между двурядным и многорядным ячменем определяет только один ген.

→ Глава 4.3.  
Качество рапса

полулистные  
горохи



**Рис. 12.2.**  
Мутанты по  
лиственной  
морфологии  
гороха: слева  
направо: нор-  
мальный,  
полулистной,  
безлисточковой  
(усатый)

### Отбор генных мутаций

После мутагенных обработок мутации, как правило, не сразу заметны, потому что они обычно рецессивные. С целью их выявления проводят самоопыление.

мутации чаще  
всего  
рецессивные

Таким образом, этот метод работы с рецессивным наследством используется обычно при селекции самоопылителей. На рисунке 12.3 схематично представлено получение и отбор мутантов у пшеницы. Семена исходного растения облучались или обрабатывались химическим веществом. Растения, выросшие из них — первое поколение после мутагенеза и называется  $M_1$ , фенотипически выглядят полностью нормальными, только в следующем поколении  $M_2$ , становятся заметными рецессивные мутации. Растения, отобранные в  $M_2$ , должны перепроверяться в следующих поколениях, действительно ли наблюдаемые измене-

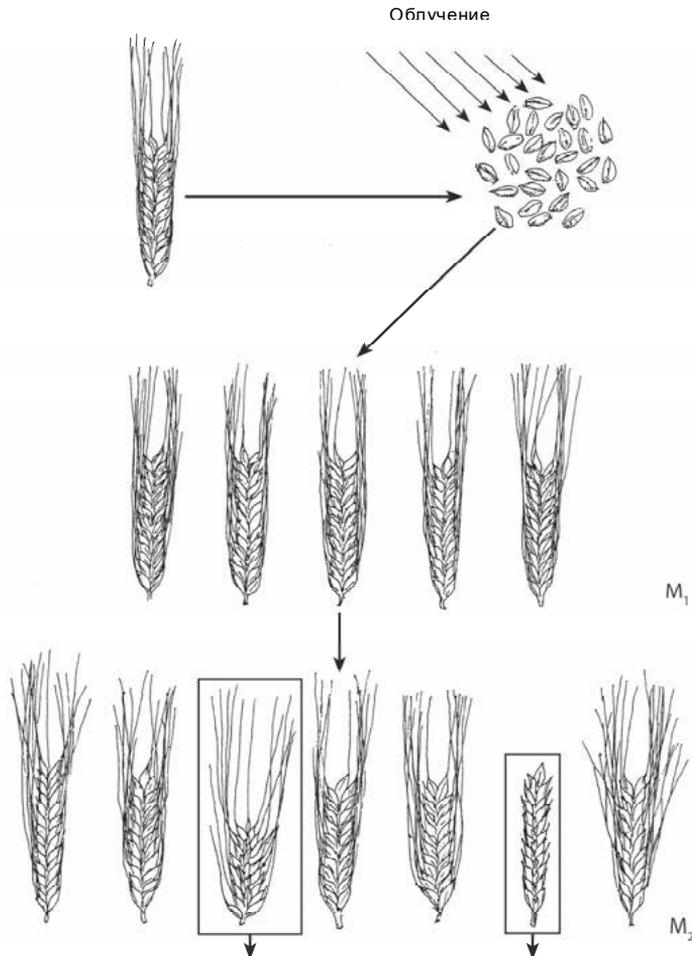


Рис. 12.3.  
Схема отбора и  
селекции  
мутантов

ния основаны на мутациях, а не на ненаследственных нарушениях развития.

Мутационная селекция имела расцвет в 1960-х гг. В это время проводились большие программы по мутагенезу многих культурных растений. Это исследовательское направление тогда поощрялось не в последнюю очередь и потому, что это считалось возможностью мирного использования атомной энергии. Были идентифицированы многочисленные полезные мутации, которые использовались в разведении коммерческих сортов. Тем не менее, ожидания, связанные с мутагенезом, в целом были не удовлетворены. Даже у такого излюбленного объекта для мутагенеза, как ячмень результат был второстепенным по сравнению с изменчивостью, получаемой от скрещивания и от обратного скрещивания. Интересно, что этот метод более эффективен у видов с очень низкой естественной изменчивостью или у видов, которые только начали вовлекаться в селекционный процесс. Кроме этого мутагенез имеет значение для селекции декоративных культур, у которых причудливые генетические дефекты, часто считаются «декоративными».

#### **TILLING: молекулярно-биологическое обнаружение мутаций**

Уже несколько лет мутагенез снова переживает ренессанс, благодаря использованию молекулярно-биологических методов для обнаружения мутаций. Мутагенез сам по себе выполняется «классически», чаще всего посредством обработки (ЭМС) и до сих пор случайным образом. Затем происходит поиск мутантов, но не долгим рутинным путем, тысячи растений оцениваются фенотипически, а на молекулярном уровне. Речь идет о мутациях, в которых ведется поиск одного определенного гена. Но при одном условии, ДНК-последовательность гена должна быть известна. Этот метод, называемый “**TILLING**”, подробно описан во вставке 12.1. Важнейшим условием применения является изменение содержания веществ, например, поиск свободных от синапина семян рапса. Гены, которые контролируют синтез синапина известны, и их поиск целевым образом ведется в мутациях, в которых данный фермент больше не образуется.

→ Вставка 12.1

## **12.2. Хромосомные мутации**

Хромосомные мутации приводят к структурным изменениям у хромосом и поэтому влияют не только на отдельные гены, но и на большие блоки генов.

определение:  
хромосомные  
мутации

### Вставка 12.1. TILLING — Молекулярно-биологический поиск в мутациях

Что такое TILLING?

TILLING (*Targeting Induced Local Lesions In Genomes* — Индуцированные местные повреждения в геноме) является методом, с помощью которого на молекулярном уровне в мутациях осуществляется поиск определенных генов. ДНК-последовательность генов должна быть известна. Сам мутагенез происходит, как и в классической селекции, благодаря ненаправленным действующим мутагенам.

Метод:

TILLING в принципе состоит из восьми последовательных операций:

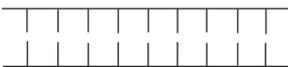
1. Мутагенная обработка (чаще всего семян ЭМС), чтобы вызвать генные мутации, в которых базовая ДНК заменяется другой (нарушенной).

2. Выделение ДНК из растений, обработанных мутагеном.



3. ПЦР с парой генспецифических праймеров (>Вставка 7.3. Микросателлиты); для этого шага, необходимо, чтобы ДНК-последовательность интересующего гена должна быть известна.

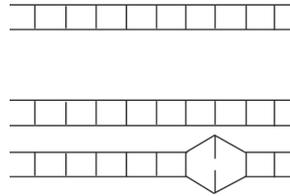
4. Денатурации ДНК при нагревании: двойная спираль расходитя в отдельные нити.



5. Ренатурация ДНК при охлаждении: снова будут формироваться двойные цепи, но если мутация была

обнаружена, то ДНК-молекулы частично не будут соответствовать, и возникнет «гетеродуплексная-ДНК», содержащая это «несоответствие».

Надпись на рисунке – сверху вниз: растение без мутации; и мутирующее растение



6. Специальный фермент (CEL 1) выявляет, «несоответствие» и разбивает в этом месте ДНК.

7. ДНК при нагревании снова денатурирует.

8. Благодаря электрофорезу ДНК разделяется на отдельные нити; у растений-мутантов наряду с «нормальной» ДНК появляются дополнительно два коротких сегмента.



### Применение

TILLING особенно пригоден для поиска мутаций, благодаря предотвращению синтеза нежелательных ингредиентов. Как и при любом мутагенезе требуются усилия, но и успех неопределенный. Генная инженерия (>Глава 13) позволяет иметь целенаправленный подход к «исключению» нежелательных генов. Но существенное преимущество TILLINGa в том, что существует метод ГМО.

**Источник:**

TILLING был разработан группой американских биохимиков под руководством Steven Henikoff для модельного растения арабидопсис и опубликован в 2000 г. С тех пор над многи-

ми культурными растениями ведутся работы по этому методу. Практическая реализация несколько сложнее, чем показано схематично в этой вставке. О состоянии: Google

Хромосомные мутации, как правило, вызываются с помощью рентгеновских лучей. Это приводит к разрывам хромосом и перекрытию фрагментов, при определенных обстоятельствах в обратном направлении относительно друг друга. В соответствии с типом перекрытий есть четыре типа хромосомных мутаций, которые описаны в существующей литературе: делеции, дупликации, инверсии и транслокации.

**Использование хромосомных мутаций в селекции**

Среди названных типов хромосомных мутаций только транслокации представляют селекционный интерес. В транслокации часть хромосомы перекрывает другую хромосому (транслоцирует).

Особенно интересны транслокации между хромосомами разных видов. Проводят скрещивания между двумя видами, а затем облучают гибриды, после чего может происходить перенос фрагмента хромосомы одного вида на хромосому другого вида. Таким образом, могут переноситься гены одного вида в другой вид.

Транслокации особенно успешно использовали на пшенице, чтобы перенести гены из других видов. Многие наши современные сорта пшеницы несут в хромосоме 1 сегмент ржи с генами устойчивости к мучнистой росе, бурой, желтой и черной ржавчине. Другим примером является использование транслокации у рапса с сегментом хромосомы редьки (*Raphanus*), с геном восстановителем фертильности, который играет важную роль при получении гибридных семян.

определение:  
транслокация

**12.3. Геномные мутации**

Все изменения числа хромосом объединяются понятием геномные мутации.

В частности, различают

- **Анеуплоиды**, у которых на одну или две хромосомы содержится больше или меньше, чем в обычном наборе хромосом;

определение:  
геномные мутации

- **Гаплоиды**, те, которые несут вдвое меньший набор хромосом;
- **Автоплоиды**, у которых простой набор хромосом содержится не больше, чем в двух копиях;
- **Аллополиплоиды**, у которых набор хромосом увеличивается за счёт разных видов.

### **Анеуплоидия**

У анеуплоидов в их морфологии и развитии часто происходят очень сильные изменения. Они не имеют прямого значения в селекции. Хотя анеуплоидия является важным инструментом селекционных исследований, как для размещения обоих генов на конкретных хромосомах, так и для переноса генов через границы видов. Это применение широко описано в литературе.

### **Гаплоидия**

дигаплоиды  
полностью  
гомозиготны

Гаплоидные растения мельче и менее жизнеспособны, чем диплоидные и кроме того они часто стерильные. Селекционный интерес к гаплоидным растениям возникает, когда хромосомный набор случайно или искусственно удваивается; так возникают диплоидные растения, содержащие удвоенный набор хромосом («**дигаплоиды**»), которые полностью гомозиготны.

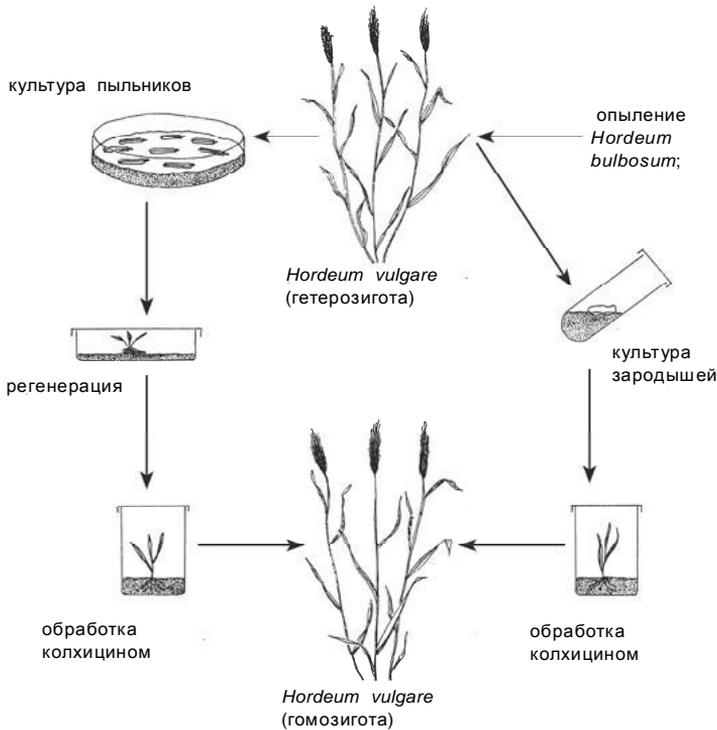
Если у гетерозиготных растений вызываются гаплоиды, хромосомный набор у которых снова удваивается, то в течение одного поколения получают полную гомозиготность; при использовании самоопыления это занимает несколько поколений и даже тогда еще некоторая остаточная гетерозиготность присутствует. Таким образом, использование дигаплоидных растений сегодня у многих видов является важнейшим средством, чтобы ускорить селекционный процесс.

У некоторых видов, таких как кукуруза, или рапс, спонтанные гаплоиды появляются относительно часто.

У рапса гаплоиды могут легко обнаруживаться после некоторого практического навыка, некоторые сорта рапса восходят к гаплоидным растениям, которые спонтанно появились в поле. Но, как правило, гаплоиды вызываются искусственно.

гаплоиды ячменя:  
культура пыльников

На рисунке 12.4 показаны два пути, которыми могут быть вызваны гаплоиды ячменя. Один путь выглядит следующим образом: извлекают незрелые пыльники из цветка и культивируют на питательной среде.



**Рис. 12.4.**  
Индукция гаплоидов у ячменя через культуру пыльников (слева) и с помощью *Hordeum bulbosum* (справа)

Если используется подходящая среда, то в такой **культуре пыльников** из некоторых гаплоидных микроспор образуются зародыши, которые регенерируют в небольшие растения. Иногда бывает так, что во время дальнейшего роста происходит спонтанное удвоение числа хромосом, иногда это должно вызываться искусственно.

Для этого в среду на очень короткое время добавляют **колхицин**; это вещество предотвращает во время митоза формирование веретена и тем самым препятствует распределению хромосом в две дочерние клетки. Таким образом, возникают клетки, содержащие два набора хромосом, и появляются диплоиды (удвоенные гаплоиды).

У ячменя гаплоиды также могут получаться двумя путями. Когда из колоса удаляют пыльники и опыляют пыльцой дикого вида *Hordeum bulbosum*, происходит оплодотворение. Во время первого деления клеток зародыша хромосомы *Hordeum bulbosum* исключаются, в результате чего не образуются нормальные семена. Но зародыш может быть изолирован и помещен на питательную среду; после чего он развивается в нормальное растение, которое содержит только хромосомы яйцеклетки, и так появляются гаплоиды.

удвоение числа хромосом

гаплоиды  
у ячменя  
методом-  
Бульбозум

ды. После обработки колхицином получают в качестве конечного продукта точно так же, как и при культуре пыльников, дигаплоидные растения.

В принципе сегодня практически у всех видов можно получать гаплоидные растения. Но степень успеха очень сильно зависит от вида и даже внутри вида генотипы различаются индукцией гаплоидов. На практике получение гаплоидов наряду с ячменем широко распространено у пшеницы, рапса и кукурузы. У пшеницы это происходит путем опыления пылью кукурузы, у рапса путем культивирования изолированных микроспор, а у кукурузы, благодаря опылению специальными генотипами (индукторами), этой же культуры (гаплопродюсерами), у лука и огурца культивированием неоплодотворенных яйцеклеток.

гаплоиды у  
пшеницы, рапса и  
кукурузы

### Автополиплоидия

определение:  
автополиплоидия

Обработка колхицином приводит к удвоению хромосомного набора не только в гаплоидных клетках, но и в диплоидных клетках. Клетки, содержащие более двух копий набора хромосом, называются аутоплоидными. Обозначая набор хромосом  $x$ , таким образом, обработка колхицином приводит к тому, что диплоидные растения ( $2x$ ), преобразуются в **тетраплоидные** растения с четырьмя наборами хромосом ( $4x$ ).

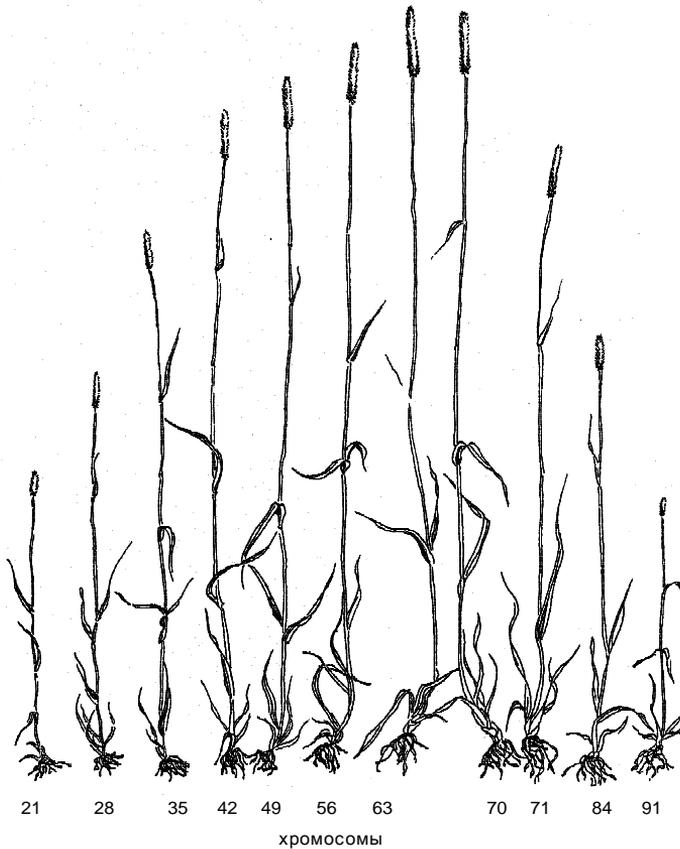
Скрещивая диплоидные и тетраплоидные растения друг с другом, получают **триплоиды** ( $3x$ ); обработка триплоидов колхицином приводит к образованию гексаплоидов ( $6x$ ). Соответствующим образом можно создать серию растений с увеличивающимися наборами хромосом. Это показано на рисунке 12.5 для тимофеевки; тимофеевка имеет  $x=7$  хромосом в качестве основного набора.

На рисунке четко видно, что существует оптимальное число хромосом; увеличивая число хромосом, достигаем оптимума по признаку высота, после чего происходит уже значительное уменьшение длины растений. Тем не менее, если оптимум еще не достигнут, полиплоидные растения показывают по отношению к диплоидным формам в основном два характерных отличия:

свойства  
аутоплоидных  
растений

- у них более крупные клетки, а также в целом более мощный рост и более высокая биомасса продуктов на одно растение; например, у зерновых стебли толще, листья шире и зерна больше;

- при мейозе происходят аномалии в хромосомах спаривания, в результате чего и фертильность и число семян на растении снижаются.



**Рис. 12.5.** Жизненная сила растений тимофеевки луговой (*Phleum pratense*) полиплоидной серии от 3х до 13х (по Levan, 1951).

Первое из этих свойств является селекционным преимуществом. Второе, конечно — недостатком. Поэтому в принципе автополиплоидия более интересна для селекции вегетативно размножаемых видов, чем у видов, которые размножаются семенами. Поэтому полиплоидные сорта представлены особенно у красного клевера и некоторых других кормовых растений и широко используются у сахарной свеклы. Даже у таких вегетативно используемых видов нарушения фертильности представляют определенную проблему, так как урожаи семян получаются относительно низкими.

У сахарной свеклы широко распространены **триплоидные сорта**. Такие сорта получают в результате скрещивания диплоидной ЦМС матери с тетраплоидным отцом-популяцией. Корнеплоды триплоидной свеклы в целом крупнее, чем у диплоидных, но селекция на полиплоидном уровне труднее и дольше по времени, чем на диплоидном уровне. Поэтому сегодня приходят на рынок преимущественно новые диплоидные сорта.

диплоидные и триплоидные сорта сахарной свеклы

тетраплоидная  
рожь

После того как стало известно, что, благодаря обработке колхицином, полиплоидию можно получать практически у всех важнейших культур. Большинство ожиданий, однако, не оправдалось. Временами тетрарожь получала определенное значение, но поставки по семенам не в состоянии обеспечить рынок.

### Аллополиплоидия

определение:  
аллополиплоидия

Аллополиплоиды возникают в результате скрещивания двух различных неродственных видов друг с другом. После межвидовой гибридизации клетки содержат от каждого родителя по одному набору хромосом; эти наборы хромосом могут удваиваться, благодаря обработке колхицином, в результате возникает растение, у которого в полные наборы хромосом были добавлены родительские.

В отличие от аутополиплоидов, у них дополненные геномы не содержат **гомологичных** хромосом, а содержат хотя и родственные взаимосвязанные, но разные гомеологичные хромосомы. Поэтому именно в мейозе точно как у диплоидов происходит конъюгация двух хромосом в двух геномах. **Аллополиплоиды** называют также амфидиплоидами. С селекционной точки зрения важным является то, что аллополиплоиды генетически ведут себя также как и диплоиды и проявляют такую же фертильность.

аллополиплоиды:  
пшеница, овес,  
рапс, хлопчатник,  
табак

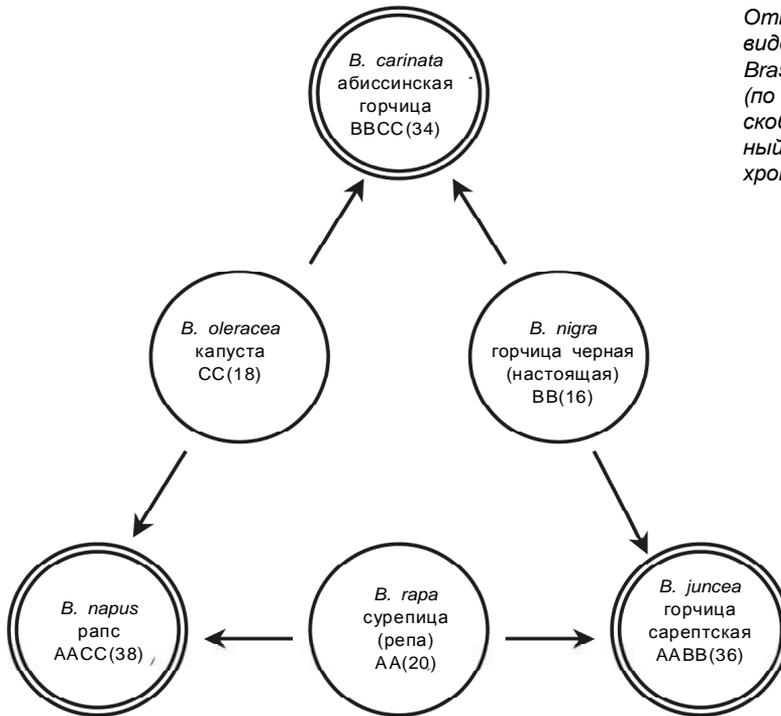
Виды-аллополиплоиды часто возникают в процессе эволюции, так например, пшеница, овес, рапс, хлопчатник и табак являются аллополиплоидными.

Особенно прекрасным примером являются виды рода *Brassica*, у которого три диплоидных вида представляют все мыслимые аллополиплоидные комбинации. Эти отношения были по существу обнаружены корейским ученым У и ярко представлены графически; на рисунке 12.6 показан «U-треугольник».

расширение  
генетической  
изменчивости

Объяснение такого отношения для селекции является ценным, потому что благодаря этому открывается путь для расширения генетической изменчивости. Так, благодаря скрещиванию сурепицы с капустой можно получить **ресинтезированный** рапс, который будет сильно отличаться от культурных форм.

Более того, это естественно привлекательно для селекционера-исследователя, получать полностью новые аллополиплоидные виды. Успешным примером нового вида является комбинация между пшеницей (*Triticum*) и рожью (*Secale*) — **триктиале**. У пшеницы имеются диплоидные, тетраплоидные и



**Рис. 12.6.**  
Отношения  
видов рода  
*Brassica*  
(по У, 1935; в  
скобках: диплоид-  
ный набор  
хромосом)

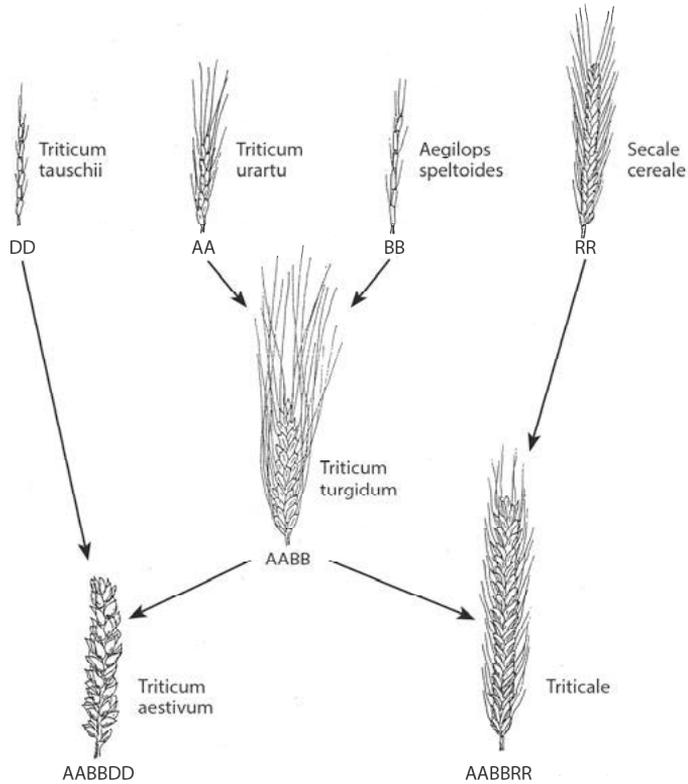
гексаплоидные виды. Мягкая пшеница, возделываемая в Германии, является гексаплоидной; в ней сосредоточены три генома, они обозначены А, В и D и по происхождению относятся к трем различным диким видам. В более теплых и засушливых регионах тетраплоидные сорта, известные также как твердые сорта пшеницы с геномами А и В, имеют важное значение для возделывания. Твердая пшеница используется в основном для макаронных изделий, но не дает типичного качества выпечки, свойственного мягкой пшенице.

твердые и мягкие  
пшеницы

Скрещивают тетраплоидную пшеницу (AABB) с рожью (RR), полученный гибрид обрабатывают колхицином и таким образом, получают гексаплоидную тритикале (AABB RR). Тритикале имеет такой же набор хромосом, как и гексаплоидная пшеница, но D-геном пшеницы заменен геном ржи. Эти связи показаны на рисунке 12.7.

Скрещивания между пшеницей и рожью (суржа) происходят случайно и наблюдались еще в прошлом веке. Селекционеры интенсивно работали с тритикале около 40 лет. Эта культура имеет растущее значение для экстенсивных условий земледелия, в частности, в полузасушливых районах тропиков.

**Рис. 12.7.**  
Связи геномов  
пшеницы, ржи и  
тритикале



Это краткий обзор того, почему на самом деле аллополиплоидия была настолько успешной в эволюции. Очевидно, это преимущество — иметь более одного генома, в котором могут быть разные аллели. Это можно сравнить с ситуацией в одном диплоидном растении, которое является гетерозиготным. Взаимодополняющие аллели приводят диплоидов к гетерозису, похожим образом, разные аллели в различных геномах у аллополиплоидов также приводят к увеличению продуктивности.

→ Вставка 9.2:  
фиксированный  
гетерозис

#### **Выводы:**

1. Генные мутации могут вызываться облучением, применением химических препаратов, или путем выращивания в культуре клеток. Большинство генных мутаций имеют нежелательные последствия, но иногда появляются интересные для селекции формы. Генные мутации, как правило, носят рецессивный характер, и поэтому могут быть обнаружены только после самоопыления.

Мутации с известным геном могут быть обнаружены молекулярно (“TILLING”).

2. Из различных типов хромосомных мутаций только транслокации имеют селекционное значение. С их помощью сегменты хромосом могут передаваться между родственными видами.

3. Гаплоиды могут быть получены искусственно методом культуры пыльников и другими методами. После обработки колхицином получают полностью гомозиготные двойные гаплоиды. Автополиплоиды обычно показывают большую продуктивность по сухому веществу, но низкую фертильность и, поэтому меньшее число семян, чем у диплоидов. Таким образом, они особенно интересны у вегетативно используемых видов. Аллополиплоиды часто возникают в процессе эволюции; пшеница и рапс среди них являются важнейшими примерами. Аллополиплоиды также могут быть искусственно получены посредством межвидовой гибридизации с последующей обработкой колхицином, так была создана тритикале.

#### **Вопросы:**

1. Что такое «самоклональная изменчивость»?
2. Назовите, пожалуйста, три примера генных мутаций, используемых в селекции.
3. Какой горох является «полулисточковым», и почему его выращивают?
4. Почему большинство мутаций нельзя выявить сразу же, а только во втором поколении после мутагенеза ( $M_2$ )?
5. Что понимают под понятием “TILLING”? (Только один ответ является верным)
  - целевое проведение мутации по желаемому гену;
  - открытие случайно полученной мутации в определенном гене с помощью ДНК-последовательности этого гена;
  - получение мутаций, в результате использования которых может быть уменьшена обработка почвы (англ. tilling machine = фреза).
6. Назовите, пожалуйста, два примера селекционного использования транслокаций.
7. Какое из следующих высказываний (только одно) является верным?
  - гаплоиды, сегодня, почти всегда получают через культуру микроспор;
  - гаплоиды могут быть получены почти у всех зерновых

культур, благодаря опылению линиями-индукторами кукурузы;

- для получения гаплоидов используют различные методы, в зависимости от культуры.

8. Что такое колхицин, и почему его применяют в селекции?

9. Почему аутополиплоиды имеют практическое значение, прежде всего, для кормовых растений?

10. Иногда говорят, что тритикале объединила все преимущества пшеницы и ржи. Почему это верно лишь отчасти? (намек: что такое «пшеница»?)

**Рекомендуемая литература:**

О значении мутаций см. van Harten (1998); о полиплоидии раздел 5 в Sleper и Poelman (2006).

Harten A.M., van. 1998. Mutation Breeding: Theory and Practical Applications. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Sleper D.A., Poehlman J.M. 2006. Breeding Field Crops 5<sup>th</sup> ed. Ames IA, USA: Blackwell.

## 13. Генная инженерия

### 13.1. Обзор (1973–2009)

### 13.2. Методы

### 13.3. Возможности применения

### 13.4. Опасности

### 13.5. Законодательные условия использования

### 13.6. Перспективы

Генная инженерия, несомненно, является самой влиятельной в общественном сознании областью современной селекции растений. В течение короткого времени трансгенные растения во многих частях мира получили большое значение в земледелии, но только в Европе они находят до сих пор незначительное использование. Это кажущееся противоречие объясняется в этой главе. С этой целью описывается принцип генноинженерных методов, затем представлены нынешние и будущие области приложения, а также оцениваются риски генной инженерии. Наконец, дан краткий комментарий к нормативно-правовой базе.

### 13.1. Обзор (1973–2009)

#### Начало

С открытием «двойной спирали» Д. Уотсоном и Ф. Криком в 1953 г. стали известны структура и функции ДНК. Затем до начала 70-х годов 20-го века продолжался период, в течение которого можно было выборочно вмешиваться в формирование генетического материала. Предпосылкой для этого стало открытие ферментов рестрикции, которые разделяют ДНК в определенных местах. В сочетании с другими ферментами, участки-отрезки ДНК сливались друг с другом и увеличивали возможность помещать ДНК-фрагменты в бактерии, которые в настоящее время являются наиболее важными инструментами для генноинженерных методов.

«Геттингенские Зеленые приветствуют протест в Нортхайме и требуют от земельного и федерального правительства запрета на все «свободы», установленные законом».

Сообщение печати  
СОЮЗ 90/ЗЕЛЁНЫЕ  
2008.

«Мы не можем вести бесконечные, пустопорожние дебаты, не учитывая, что по всему миру ГМО-растения возделываются на площади 50 млн. га. Но я хочу обеспечить свободу выбора потребителям и фермерам».

Renate Künast,  
бывший федеральный министр защиты прав потребителей, питания и сельского хозяйства, 2002.

→ Вставка 13.1

### Вставка 13.1. Хронология генной инженерии растений

- 1973: первый искусственный перенос гена из одного организма в другие (первоначально в бактериях)
- 1980: открытие возможности использования с помощью (*Agrobacterium tumefaciens*) проникновения чужеродных генов в клетки растений
- 1983: первое генномодифицированное растение (табак)
- 1985: первые полевые испытания в США с генномодифицированными растениями (табак, томат, соя, хлопчатник), устойчивыми к вредителям – бактериям и вирусам
- 1986: первые полевые испытания в Европе (табак)
- 1987: открытие возможности встраивать чужеродные гены в ядро клетки, за счет бомбардировки частицами («Генная пушка»)
- 1990: первые полевые испытания в Германии: петуния с измененной окраской цветка, институт селекционных исследований Макса Планка в Кёльне
- 1993: полевые испытания в Германии на больших площадях, устойчивой к вирусу сахарной свеклы
- 1994: Когда первый трансгенный продукт питания приходит в США и Англию на рынок (томат *FlavrSavr*), он не имеет коммерческого успеха
- 1996: начало товарного возделывания трансгенных кукурузы, сои и рапса в США и Канаде
- 1998: первое товарное возделывание трансгенной кукурузы в Европе (30000 га в Испании, экспериментальные участки в Германии)
- 1999: проверка в Германии 26 трансгенных сортов
- 1999: в заголовках новостей появляется информация о создании «золотого Риса»
- 2000: первый допуск трансгенного сорта в Германии (устойчивая к вредителям кукуруза), запрещается Федеральным правительством (Зеленые)
- 2000: полностью секвенировали геном модельного растения *Arabidopsis thaliana*
- 2004–2009: научные и коммерческие полевые испытания в Германии прекращены, или уничтожены
- 2009: возделывание трансгенных сортов в мире достигло 134 млн га, из них в Европе чуть более 0,1 млн га
- 2009: федеральным министром ХСС запрещается возделывание трансгенных сортов в Германии (кукуруза, устойчивая к болезням).

#### Америка: беспрецедентный триумф

Мировая площадь под трансгенными растениями увеличилась за период с 1996 по 2007 г. с 1,7 млн. га до 134 млн. га (рис. 13.1). Такое быстрое распространение новой технологии в истории растениеводства не имеет примеров. Однако, это быстрое распространение генетически модифицированных растений в основном происходит в Америке. Из 134 млн. га, которые трансгенные растения занимали

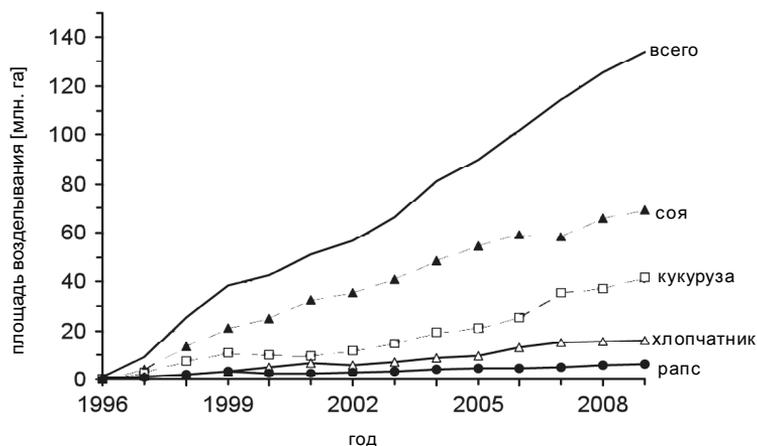
в 2009 г., 54% размещалось в Северной Америке и 35% в Южной Америке, прежде всего, в Аргентине и Бразилии. Оставшиеся 11% распределяются между 14 странами, среди которых только Индия, Китай и Южная Африка имеют значительные площади.

### Европа: застой, разочарование, сопротивление

Развитие в Европе протекало совершенно по-другому, чем в Америке. В начале генной инженерии в Европе интенсивнее работали над развитием трансгенных сортов.

Так, в 1999 г. в Германии было проведено более 300 экспериментов, и 26 генетически модифицированных сортов находились в Федеральной госкомиссии на проверке. Это 14 сортов рапса, 6 сортов кукурузы и 6 сортов сахарной свеклы, селекционными целями являлись устойчивость к гербицидам и вредителям, а также изменение жирных кислот. Но ни один из этих сортов не нашел практического применения, а большинство селекционных программ с трансгенными растениями были свернуты. В 2009 г. в Германии отсутствовало коммерческое возделывание трансгенных растений.

Отсутствие успеха генной инженерии в Европе можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, следует помнить, что в Америке успехи генной инженерии почти исключительно ограничиваются только четырьмя культурами: кукуруза, соя, хлопчатник и рапс (рис. 13.1). Соя и хлопчатник не играют в европейском сельском хозяйстве никакой роли, и даже рапс и кукуруза представляют для существующих возможностей генной инженерии в Европе огра-



**Рис. 13.1.** Мировое возделывание генетически модифицированных культурных растений (ISAAA, 2010)

→ Глава 13.3:  
Возможности  
применения

ниченный интерес. Но генная инженерия встречается в Европе также и массовое политическое сопротивление. Таким образом, в Европе по сравнению с мировым трендом находится очень мало площадей под трансгенными сортами, что связано, прежде всего, с запретом возделывания в 2008 г. трансгенных сортов кукурузы на территории Франции, а в 2009 г. и Германии.

## 13.2. Методы

диагноз: анализ  
генома путем  
молекулярных  
маркеров

Генная инженерия в широком смысле охватывает две области: молекулярный анализ генотипа растения и постоянное изменение в генотипе растения. Обе области применения опираются на схожие молекулярно-биологические методы. К первой области относится использование молекулярных маркеров и секвенирование ДНК. Сегодня этот метод, бесспорно, широко распространен в практической селекции.

терапия: измене-  
ние генома

С другой стороны, возможности постоянного генетического изменения растений, описанные в этой главе, некоторые из которых являются спорными предметами широких законодательных положений и до сих пор только по отношению немногим видам сельскохозяйственных культур стали практически важными.

### К вопросу терминологии

ГИО: генетически  
измененные  
организмы

Стабильные генетические изменения вследствие искусственного переноса генов называются **трансформацией**. Генетически трансформированные организмы («трансформанты»), называются **трансгенными**, а перенесенный ген — **трансгеном**. Трансгенные организмы часто так же упоминаются, как **ГМО** («генетически модифицированные организмы», англ. "*genetically modified organism*").

гены являются  
одним злом?

Но понятие ГИО является более точным, чем ГМО, потому что они являются «гентехнически» измененными организмами; "*genetically*" (генетически) были изменены все культурные растения в течение их эволюции задолго до начала генной инженерии. К сожалению, вместо понятия «свободный от ГМО» иногда используется бессмысленный по себе термин «свободный от генов». Иногда это является только разговорной небрежностью (DIE WELT, июль 2007: «Зеехофер будет местом для продуктов питания, свободных от генов»), но иногда очевидным выражением мнения, что только благодаря генной инженерии гены придут в наши продукты питания.

Так, например, один университет гарантирует «свободную от генов еду в студенческой столовой», фирмы обещают «столовую, свободную от генов», и мясники Штутгарта перерабатывают только тех животных, которые потребляли «корма, свободные от генов» и чье мясо, следовательно, не является «генетически модифицированным». Имеются предложения по «семенам, свободным от генов», требование, что «вся Австрия должна стать зоной свободной от генов» (KRONEN ZEITUNG), и даже фестиваль «Песни за мир, свободный от генов» (Planet Diversity). Позволительно улыбаться над «семенами, свободными от генов» или над желанием «мира свободного от генов», но это показывает, что отвлечение к генной инженерии может быть настолько сильным, что даже слово «ген» вызывает отрицательные эмоции. Чтобы сказать это в титульной строке BILD: «Я уже получил со словом Ген боли в животе».

### Основные этапы трансформации

Техническая реализация переноса генов может быть описана здесь только упрощенно. Принципиально успешный перенос генов осуществляется в четыре этапа:

- изоляция желаемого гена,
- встраивание гена в ДНК растения-реципиента,
- регенерация фертильного растения, и
- экспрессия перенесенного гена.

Для **изоляции** генов существуют различные методы, на которых в подробностях здесь мы не будем останавливаться. В основном необходимо, чтобы либо была известна последовательность ДНК, либо кодируемый белок гена. В настоящее время это самое сильное ограничение в применении генной инженерии в селекции растений. Существующая из классической генетики информация о генах, ее значении для выраженности признака и его локализации на хромосомах не является достаточной для выделения этих генов.

Молекулярно-генетическое знание о большинстве хозяйственно-важных признаков (свойств) является еще не достаточным, чтобы можно было изолировать важнейшие гены. Методы **переноса генов** могут быть разделены на две группы: во-первых, косвенный перенос, при котором ген сначала встраивается в биологический вектор, и, во-вторых, прямой перенос, при котором ген напрямую вводится в клетку растения реципиента.

Первый и до сего дня успешный метод **непрямого переноса генов** основан на системе передачи, которая в зна-

предпосылка для генной инженерии: молекулярное знание трансгена

прямой и непрямой перенос генов

чительной степени заимствована у природы. В качестве вектора используется *Agrobacterium tumefaciens*; эта система еще будет обсуждаться более подробно. При прямом переносе генов можно использовать протопласты, которые инкубируют с раствором ДНК. Чтобы клеточные мембраны сделать проницаемыми, добавляют полиэтиленгликоль, или создают электрическое напряжение (“electroporation”). Так как сложно регенерировать протопласты в целые растения, часто предпочитается метод, при котором ДНК, посредством клеточной стенки, вводится в растительную ткань. Это возможно благодаря микроуколам, когда клетки прокалываются под микроскопом с очень тонкими капиллярами, или путем бомбардировки частицами, при которой клетки расстреливаются покрытыми ДНК микрочастицами. Сегодня это часто используемый метод, позже он будет описан более тщательно.

**Регенерация** интактных растений особенно трудна, если протопласты трансформированы. Хотя в модельных растениях, таких как табак или петуния просто добиться успеха, это не удавалось на всех зерновых. Сегодня, хотя регенерировать протопласты у всех видов принципиально и возможно, но у многих видов это всё еще трудно, и успех очень сильно зависит от используемого генотипа.

Стабильная интеграция трансгена не всегда автоматически приводит к его проявлению (**экспрессии**). Трансгенное растение, следовательно, не обязательно проявляет новые свойства (признаки). Экспрессии перенесенного гена требуется функциональное регулирование транскрипции переданной ДНК. В трансгенных растениях регулирование активности генов часто не работает или является неполным, вероятно потому, что переданная чужеродная ДНК встраивается во многих копиях на неспецифические места генома. Может случиться и так, что сразу же после трансформации проявляется ожидаемое новое свойство, которое через несколько поколений теряется (“gene silencing”-молчание гена), когда трансген, хотя и присутствует, но не проявляется.

### Векторы переноса

Первым шагом по переносу генов является конструкция вектора переноса. Чаще всего для этого используют плазмиды бактерий. В такой **плазмидный вектор** переносимый ген вставляется с помощью рестрикционного фермента. Эта плаزمид может затем размножиться вместе с бактерией, генные инженеры называют это «клоны» генов.

Регенерация  
целого растения из  
протопластов не  
всегда успешна

Стабильная  
экспрессия  
трансгена не  
является само  
разумеющимся  
делом

Гены клонируются

**Генетическая конструкция**, в которой используется плазмидный вектор, состоит обычно из трех элементов: собственно конкретного целевого гена, промотора и одного маркерного гена. Для транскрипции трансгена необходим пригодный промотор. Промоторы могут быть или конститутивными, или работать непрерывно (например, промоторы для 35S-РНК или для белка убиквитина), могут быть активными только в определенных тканях (например, семяспецифичный напин-промотор для рапса), или возбуждаются благодаря влиянию окружающей среды (например, рубиско-промотор, возбуждаемый светом). Как правило, для целевых генов не используют собственные промоторы, так как более эффективны промоторы из других организмов.

Следовательно, речь идет о конструкции, в которой химерные гены состояли бы из компонентов различного происхождения.

Также даже у очень эффективных трансформационных систем трансформируется только очень малая часть обработанных клеток. Чтобы можно было их распознать, необходимо, чтобы конструкция содержала **маркерный** ген. Простейшим способом является использование устойчивости к антибиотикам.

После введения антибиотиков в культуру ткани или клеток трансформированные клетки могут размножаться и таким образом селектироваться. Тем не менее, были опасения, что устойчивость к антибиотикам может быть перенесена неконтролируемо на почвенные или кишечные бактерии. Хотя возможность такого горизонтального переноса и является спорной, в будущем для практического применения трансгенных растений будут использоваться векторы без маркерных генов на устойчивость к антибиотикам.

### Трансген и цисген

Так как ДНК-код является универсальным, то происхождение трансгена для технического успеха трансформации не играет главной роли. Наряду с ДНК других растений могут также переноситься и выражаться ДНК животных, грибов, одноклеточных или бактерий. В зависимости от происхождения трансгена речь может идти о разной глубине вмешательства в геном растения. Таким образом, когда речь идет о преобразовании генов того же вида или близких родственных скрещиваемых видов, говорят не «трансгенные», а «цисгенные» растения, и для допуска цисгенных растений законодательные правила менее суровы, чем

Генетическая конструкция=целевой ген+промотор+маркер

Почему устойчивость к антибиотикам?

цисген: перенос генов того же вида

для трансгенных растений. Это еще предстоит выяснить, будут ли преобладать эти факторы. На самом деле передача гена с его естественным промотором из родственного растения мало отличается от классических методов скрещивания, и для оценки рисков в каждом отдельном случае играет большую роль, конечно, происхождение трансгена.

трансген: перенос «чужих» генов

Фундаментальное различие трансгенных растений с «чужеродными» генами и цисгенными растениями для противников генной инженерии оказалось малоубедительным, и, вероятно, как очковтирательство будет отклонено.

### Десенсibiliзирующие приемы

подавление выражения гена

Не всегда новый ген используется в конструируемом растении для нового признака-свойства. Иногда ситуация такова, что ген конструируемого растения имеет нежелательный эффект и подавляет свою жизнедеятельность. Если последовательность этого гена известна, то его ДНК-последовательность можно в обратной ориентации встроить в геном. При транскрипции тогда возникает **десенсibiliзирующая РНК**, которая с дополнительными природными сенсibiliзирующими РНК может образовывать пары и тем самым блокировать нежелательную трансляцию.

Еще эффективнее использование **РНК-интерференции** (РНКи). При этом конструируют ген, который кроме сенсibiliзирующей ДНК целевого гена может также содержать десенсibiliзирующую ДНК. При транскрипции тогда возникает РНК, которая спаривается сама с собой в виде нитей (игolocек). Не совсем понятно, как при этом подавляется экспрессия целевого гена.

### Перенос гена с помощью *Agrobacterium*

естественный перенос гена из *Agrobacterium* в растение-хозяин

При этом очень часто применяемом методе используют *Agrobacterium tumefaciens*, грамотрицательную, облигатно аэробную палочковидную почвенную бактерию. *A. tumefaciens* является возбудителем, приводящим к образованию так называемых корончатых галлов у растений, которые возникают после травмы в приповерхностных почвенных слоях и приводят к формированию опухолей. При этом бактерия проводит трансформацию растения-хозяина, до некоторой степени естественную. *A. tumefaciens* содержит одну кольцевидную ДНК-молекулу и «вызывающую опухоль» плазмиду (Ti). Небольшая часть плазмиды Ti, переносчик-ДНК (Т-ДНК), вырезают из *A. tumefaciens*, переносят в растительную клетку и там стабильно интегрируют в геном.

Для гентехнического использования этой системы в настоящее время индуцирующие опухоль гены Т-ДНК заменены другими генами, которые должны быть введены в растение. После заражения модифицированной плазмидой растения-донора, возбудитель обычно интегрируется в ДНК. Это растение теперь не образует более опухолей, но содержит вместо этого новую желаемую генетическую информацию. Даже если это звучит немного сложнее, но для многих растений (например, рапса, хлопка, сои) опосредованный через *Agrobacterium* перенос генов является наиболее эффективным способом трансформации.

Чаще всего в качестве исходного материала используют межузловые сегменты, или перфорированные листовые диски, но также обработка пылью или погружение цветков в суспензию *Agrobacterium* (“*Floral Dipping*”), которые приводят к стабильной трансформации. Некоторые очень важные пищевые растения, прежде всего, большинство зерновых, не принадлежат к естественным хозяевам *Agrobacterium*, так что здесь этот метод не может быть использован.

косвенный перенос генов: трансформируется *Agrobacterium*, но не растение

### **Бомбардировка частицами**

В принципе очень простой метод, который на самом деле работает удивительно — это бомбардировка растительных клеток микрочастицами ДНК. Этот метод особенно распространен у зерновых, и известен под именами микробомбардировка, *particle gun*, («генная пушка»).

прямая передача генов: бомбардировка растительных клеток слоем частиц ДНК

В этом случае слой представляет собой смесь крошечных частиц вольфрама, или золота и ДНК, который затем, например, выстреливается сжатым воздухом в клетки. Так может происходить стабильная интеграция чужеродной ДНК в геном воспринимающих клеток. Это случается, конечно, очень редко, так что степень трансформации при бомбардировке частицами существенно ниже, чем при переносе генов через *Agrobacterium*.

### **Трансформация пластид**

В обсуждаемых и широко используемых методах трансгены интегрируются в ядро клетки. В принципе, трансгены также могут включаться в геном хлоропластов. После трансформации пластид распространение трансгенов посредством пыльцы уже невозможно, так как пластиды, как правило, наследуются по материнской линии. Впрочем, вряд ли это полностью исключается, потому что в редких случа-

отсутствие распространения трансгенов через пыльцу

ях пластиды переносятся с пыльцой. Широкая привлекательность для использования трансформации пластид, следовательно, в том, что здесь интеграция конструкции происходит успешно, в этом случае отсутствует «молчание генов» (“*gene silencing*”), и может достигаться очень высокое число копий конструкций в одной клетке. Поэтому трансформация пластид особенно перспективна, если должно производиться большое количество лекарственных веществ в клетках растений (“*molecular farming*”).

пригодность для молекулярного производства “*molecular farming*”

Другие возможности применения трансформации пластид ограничиваются тем, что с одной стороны этот метод утвердился до сих пор только для очень немногих видов, а с другой стороны применение сосредоточено в основном на белках, которые проявляют свою биологическую активность в пластидах; потому что синтезированные в них белки не могут сохраняться.

### Практические трудности

Генетические модификации на практике не так просто получить, как представлялось до этого. Во-первых, в частности, в агробактериальной трансформации успех значительно зависит от генотипа трансформированного растения. Таким образом, часто трансформируют не новые и лучшие сорта, а стандартные сорта, предлагаемые для доказанного протокола трансформации. Трансген должен переноситься посредством возвратных скрещиваний в существующий селекционный материал.

Успех трансформации зависит от генотипа

Еще большей проблемой является то, что даже успешно преобразованные генотипы проявляют необходимый признак (свойство) в очень разной степени, и часто показывают также нежелательные побочные эффекты. Более того, может случиться, что при трансформации нескольких копий трансгены могут быть встроены в разные места генома, и эффект трансформации поэтому не будет стабильно наследоваться. Таким образом, необходимо сначала трансформировать конструкции у многочисленных растений, а затем выбрать трансформанты с наиболее благоприятными свойствами. Трансформант, у которого желаемый признак отмечен как стабильный и без побочных эффектов, обозначается Lead Event или Elite Event и проверяется на специальных полигонах, разрешённых законодательным путем.

Отбор среди многих трансформантов необходим

Разрешенный образец используется затем для скрещиваний и возвратных скрещиваний при последующей селекции. По этим причинам создание генетически модифици-

рованных сортов идет еще медленнее или, в лучшем случае, столь же медленно, как и при применении классических методов.

Является ли генная инженерия ускоренным методом селекции?

### 13.3. Возможности применения

В области применения генной инженерии различают часто признаки «входа» (*Input*) и «выхода» (*Output*). Мне кажется полезным введение дополнительной категории “Breeding tools” — разводочные растения (семена), которые обладают свойствами, важными для селекции (табл. 13.1).

Под «**входящими признаками**» понимают признаки, которые имеют значение для сельскохозяйственного производства, но не оказывают влияния на урожайные свойства. Они упрощают производство, могут вести к экономии используемых ресурсов и представляют главный интерес для фермеров.

Напротив, «**исходящие признаки**» являются теми свойствами, которые ведут к изменению урожайного продукта, его более высокому качеству, или появлению новых возможностей переработки. Для переработчиков и потребителей они стоят на первом месте. Генетически модифицированные «разводочные растения» важны в первую очередь для селекционера, для облегчения его работы. В этом разделе описываются важнейшие на сегодняшний день возможности применения; из очень большого числа идей для возможного будущего применения отмечены только некоторые.

#### Устойчивость к гербицидам

Первое и пока самое важное использование генной инженерии привело к появлению толерантных к гербицидам растений. У гербицидов различают две группы: большинство гербицидов избирательного действия, они поражают важнейшие сорняки, но не родственные культурному растению и видам сорных растений. Неизбирательные гербициды, или гербициды сплошного действия поражают все вегетирующие растения, но используются обычно или

Табл. 13.1. Обзор областей применения генетически модифицированных растений

Область применения	Признак (пример)
Входящие признаки	Устойчивость к гербицидам Устойчивость к насекомым Устойчивость к вирусам Устойчивость к грибковым болезням Стрессоустойчивость
Исходящие признаки	Эффективность фотосинтеза Лежкость (транспортальность) (томат) Состав: жирные кислоты крахмал синапин каротин
Разводочные растения (материнские формы гибридов)	Мужская стерильность Технология-терминатор (ГТОИ) (GURT)

устойчивость к гербицидам: это устойчивость к неизбирательным гербицидам

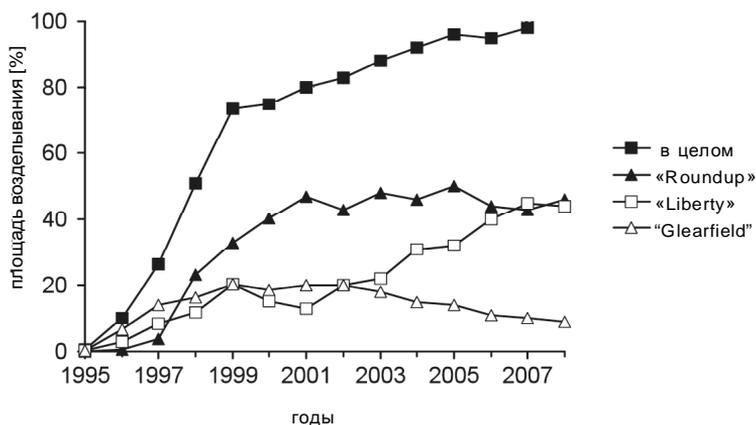
перед посевом, или после уборки. Основной целью селекции сортов, устойчивых к гербицидам, было создание генетически измененных культурных растений, способных переносить действие гербицидов сплошного действия.

Интерес к гербицидоустойчивым сортам имеет две причины. Первая заключается в том, что в некоторых севооборотах борьба с сорняками с помощью селективных гербицидов не является полностью удовлетворительной. Вторая причина такова, что разработка новых гербицидов является более сложным и более дорогим делом, чем селекция новых сортов. Гораздо проще ввести в различные культурные растения гены устойчивости к определенным гербицидам сплошного действия, чем создавать для каждого культурного растения «свой» гербицид. Использование толерантности к гербицидам имеет целый ряд преимуществ. Это использование на видах с относительно небольшой долей возделывания, для которых не создаются «собственные» гербициды; всё это было бы вкладом по поддержанию многовидового сельского хозяйства. Но, прежде всего, могли бы использоваться гербициды, которые влияют на окружающую среду меньше, чем современные гербициды. И, наконец, затраты на использование гербицидов могли бы уменьшиться.

Два наиболее используемых на сегодняшний день, гербицида — **глифосат** (торговое название раундап) и глюфосинат (торговое название баста, или либерти). Оба участвуют в синтезе аминной кислоты и поэтому почти все токсичны для растений. Благодаря трансформации с бактериальными, или грибными генами, могут создаваться сорта устойчивые, как к глифосату, так и к глюфосинату. Такая устойчивость к гербицидам используется сегодня широко во всем мире на хлопчатнике, кукурузе, сое и рапсе.

Рисунок 13.2 показывает, в качестве примера, быстрое распространение гербицидоустойчивых сортов в Канаде. При возделывании рапса в Канаде родственные виды представляют большую проблему для современных гербицидов, чем сорняки.

Как видно из рисунка, за последние годы при возделывании рапса почти полностью перешли на гербицидоустойчивые сорта. Наряду с трансгенными сортами, устойчивыми к раундапу, или басте, возделываются также сорта с устойчивостью к Glearfield (действующее вещество — имидазолинон), которые созданы методами классической селек-



**Рис. 13.2.**  
Доля гербицидоустойчивых сортов рапса в растениеводстве Канады

ции. Над гербицидоустойчивым рапсом работали также и в Германии, но эти проекты были приостановлены, с одной стороны из-за отсутствия признания, с другой стороны из-за того, что в Германии при возделывании рапса борьба с сорняками не является главной проблемой.

устойчивость к гербицидам с и без геной инженерии

#### Устойчивость к насекомым

Генно-модифицированная устойчивость к насекомым наряду с толерантностью к гербицидам — второе наиболее важное применение геной инженерии. В этом случае выделяют гены из *Bacillus thuringiensis* (Bt). Эти бактерии образуют токсины против гусениц, некоторые штаммы действуют также против других групп насекомых или против нематод.

Bt — устойчивость против гусениц

Препараты из *Bacillus thuringiensis* уже довольно давно используются для биологической борьбы с вредителями. После переноса гена из *Bacillus thuringiensis* в растения последние сами образуют соответствующие токсины. Устойчивые к насекомым Bt-сорта кукурузы, сои и хлопчатника сегодня широко возделываются во всем мире. Особенно интересна кукуруза с устойчивостью к кукурузному мотыльку. Это пока единственное коммерческое применение геной инженерии в Европе. Крупнейшие площади возделывания расположены в Испании, около 80000 га в 2008 г.

Является ли перенос генов из *Bacillus thuringiensis* в растения долгосрочной и жизнеспособной стратегией, еще нет уверенности, так как могут появиться насекомые с устойчивостью к Bt-токсину. Поэтому в настоящее время работают по переносу генов, которые не ведут к полной устойчи-

альтернативы к  
Bt-устойчивости

ности, но эффективны в отношении широкого круга хозяев, например, гены синтеза лектинов. Эти белки не являются прямо инсектицидными, но подавляют рост грызущих насекомых и могут остановить их быстрое распространение.

#### «ГМО-кукуруза»

В начале 2009 г. в Германии разразилась острая публичная дискуссия по поводу «ГМО-кукурузы». В этом году фермеры вырастили устойчивый к кукурузному мотыльку Bt-сорт MON810 на площади 3600 га. Возделывание этого сорта было разрешено в ЕС с 1998 г. Незадолго до посева выращивание MON 810 было запрещено Федеральным министерством продовольствия, сельского хозяйства и защиты прав потребителей. Это решение было встречено противниками генной инженерии с радостью, а Федеральное министерство исследований и многочисленные научные ассоциации подвергли его критике. Официальной причиной запрета были результаты нового исследования, которые якобы показали, что благодаря Bt-токсинам повреждается божья коровка. Правда компетентная «Центральная комиссия по биологической безопасности» посчитала это исследование не имеющим смысла. Тогда логическим следствием этого факта был бы запрет биологических средств защиты растений препаратами на основе *Bacillus thuringiensis*.

Запрет MON 810 —  
наука  
или политика?

Таким образом, фактические мотивы, вероятно, больше являются комментарием статьи: «министр сельского хозяйства Ильзе Айгнер поддержала все экологические организации и гражданские инициативы всех пчеловодов, защитников насекомых и птиц и вынуждена была запретить выращивание этого сорта. Однако ее собственная партия провалила европейские выборы в июне».

#### Устойчивость к вирусам

В защите против вирусов генная инженерия предлагает элегантные возможности. Чтобы достигнуть устойчивости к вирусам, переносят гены из патогенных вирусов в вирус белка оболочки в растения. Трансгенные растения синтезируют затем этот вирусный белок, который ведет к отсутствию вреда, но вызывает вид иммунной реакции (предварительная иммунизация). Таким образом, растения защищены от последующих вирусных инфекций. В начале работ по генной инженерии растений в Германии была достигнута устойчивость сахарной свеклы к ризомании. Эта

устойчивость не используется на практике из-за того, что не принята фермерами и сахарной промышленностью.

Между тем, также и классическими методами селекции смогли создать сорта с повышенной устойчивостью к ризомании.

устойчивость к ризомании, с и без геной инженерии

### **Устойчивость к грибковым болезням**

Если для борьбы с насекомыми и вирусозами существуют очень успешные генноинженерные подходы, то соответствующие возможности для защиты от грибковых заболеваний находятся еще в стадии исследований и развития. Большинство классических генов устойчивости против грибковых болезней до сих пор молекулярно не исследованы, и, таким образом, для геной инженерии не доступны. Среди генноинженерных подходов особенно интересны соображения, как может быть достигнута общая устойчивость к грибковым болезням, которая может быть эффективна одновременно против всех болезней (неспецифическая устойчивость). Растения имеют в себе очень эффективные механизмы против грибковой инфекции. К сожалению, грибы постоянно формируют новые расы, которые в некотором смысле могут перехитрить эти защитные механизмы, они инфицируют растения, так что растение их не распознает и не включает свою защиту. Еще предстоит выяснить, приводит ли лучшее понимание взаимодействия паразит–хозяин к созданию трансгенных растений, которые в свою очередь, могут перехитрить вирулентные грибковые расы и эффективно защитить организм растения.

### **Стрессоустойчивость**

Реакция растений на абиотические стресс-факторы, таким как засуха, жара или холод является очень сложной и, следовательно, очень трудной селекционной целью для классической селекции. Интенсивные генноинженерные решения в этом направлении, как правило, имеют цель не повысить толерантность к конкретному стресс-фактору, а улучшить стрессоустойчивость растения в целом.

Для этого, с одной стороны, преследуется антивосприимчивая стратегия, благодаря которой должны быть подавлены нежелательные стрессовые ответы растения, с другой стороны, гены бактерий, которые живут в экстремальных условиях стресса, встраиваются в растения. Эта работа в настоящее время сосредоточена на кукурузе, и ее успех в полевых условиях еще предстоит увидеть.

→ Глава 5.3:  
Толерантность к абиотическим факторам

### Модифицированные ингредиенты

Перспективы генетической модификации ингредиентов растения или семени всегда можно считать благоприятными, так как синтетические маршруты ингредиентов широко известны и, следовательно, возможны целевые мероприятия. Блокируя отдельные метаболические последовательности, можно предотвратить формирование нежелательных веществ, и благодаря трансформации с дополнительными копиями генов для желательных ингредиентов их концентрация может быть увеличена («Избыточность»).

удаление нежелательных веществ, увеличение желательных веществ; введение новых ингредиентов

В конце концов, это может быть достигнуто благодаря трансформации генами из других видов и образованию совсем новых веществ.

Особенно перспективны работы по модификации жирных кислот у масличных растений. Синтез жирных кислот происходит даже у очень отдаленных видов принципиально одинаково; поэтому возможно, чтобы полностью изменить картину жирных кислот у определенного масличного растения путем передачи генов от других растений семейства. Одним из первых примеров применения генной инженерии был рапс, у которого была получена предельная жирная **лавровая кислота**, которая в природе никогда не содержится в семенах рапса. Лаврорапс был создан в США несколько лет тому назад, но не имел коммерческого успеха.

модельная жирная кислота: пример лаврорапса  
→ Вставка 13.2

Во вставке 13.2 показано более подробно другое применение у рапса, у которого одновременно уменьшается содержание нежелательных ингредиентов, а новые желательные вещества вводятся, и их содержание увеличивается.

#### Вставка 13.2. Генноинженерная модификация ингредиентов (на примере рапса)

Целью исследовательского проекта с рапсом было с помощью методов генной инженерии

- уменьшить содержание нежелательного вещества синапина в семенах, и
- сделать возможным формирование нового желаемого ингредиента ресвератрола в семенах.

Синапин и другие синапиновые эфиры являются горькими веществами в семенах рапса, которые нежелательны для использования рапсового шрота в кормлении животных → Глава 4.2). Ресвератрол является антиоксидантом, который полезен для здоровья, и содержится, например, в красном вине. Рапс не содер-



**Рис. 13.3.**  
Пути синтеза ресвератрола и синапина в рапсе

жит ресвератрол, но в синапин и ресвератрол входит п-кумаровая кислота в виде общего предшественника. В связи с этим возникает идея подавлять синтез синапина, благодаря антисенсовым приемам и одновременно вводить трансген образования ресвератрола:

Трансформанты были подготовлены там а) где ингибируется только деятельность SGT, и б) дополнительно еще введен ген для STS из виноградной лозы. Эти трансформанты сравнивались с нетрансформированной исходной формой, а также с генотипами из классической селекционной программы на понижение уровня синапина.

Содержание синапиновых эфиров может четко понижаться благодаря классической селекции, но не так сильно, как у трансгенных линий. Можно было бы предположить поиск мутантов с еще более низким содержанием синапиновых эфиров. Образование ресвератрола в семенах рап-

са требует, однако, встраивание трансгена. Количество ресвератрола в трансформантах находится на уровне, подобном виноградной лозе. Конечно, ресвератрол в семени рапса находится не только в масле, так что рапсовое масло в этом отношении не может конкурировать с красным вином. Семена рапса, богатые ресвератролом, могут быть использованы в качестве исходного материала для производства ресвератрола в качестве пищевой добавки.

**Табл. 13.2. Сравнение содержания синапиновых эфиров и ресвератрола в трансгенном и не трансгенном материале (Hüsken et al., 2005, дополнено)**

Генотип	Содержание синапиновых эфиров [мг/г]	Ресвератрол [µг/г]
Контроль	8,65	0
Классическая селекция	3,60	0
Трансформант 1501	1,84	0
Трансформант 1502	1,30	424

### Флавр-савр томаты

пример для  
«антисенсового»  
метода

Первым трансгенным растением, которое было разрешено в качестве продукта питания, был томат под названием «Флавр-савр», популярный в Германии «Anti-Matsche», что при прямом переводе значит «неразлагающийся». Спелые томаты обычно образуют энзим-полигалактуроназу (ПГ), которая приводит к размягчению и в заключении к гниению томатов. Это имеет биологический смысл для распространения семян, но нежелательно для торговли томатами. Благодаря трансформации с ПГ-антисенсовой ДНК можно предотвратить образование ПГ, так что томаты в течение нескольких недель могут оставаться твердыми.

Эти трансгенные томаты, конечно, не имели коммерческого успеха. В селекции томатов вместо этого используются классические мутации (“*non-ripenig*” — незрелый, и “*ripening inhibitor*” — подавляющий созревание) с подобным эффектом.

### «Генетически модифицированный картофель»

«Амфлора» —  
амилопектиновый  
картофель

В то время как возделывание генетически модифицированной кукурузы в Германии в 2009 г. было запрещено, одновременно, несмотря на массовые протесты, было допущено экспериментальное выращивание «генетически модифицированного картофеля». В отличие от «генетически модифицированной кукурузы», это было только на очень небольшой площади в 20 га. Речь идет о сорте промышленного картофеля «Амфлора» с модифицированным составом крахмала.

→ Вставка 12.1:  
ТИЛЛИНГ

Картофельный крахмал обычно на 75% состоит из амилопектина и на 25% — из амилозы. Благодаря использованию антисенсовых методов у Амфлоры образование амилозы отсутствует, так что у нее крахмал почти исключительно состоит из амилопектина. Амилопектиновый крахмал особенно пригоден для изготовления бумаги и другого технического применения. Опять же, однако, имеется негенноинженерная альтернатива, но ее можно осуществить с помощью ТИЛЛИНГА, отыскав мутанты, не имеющие амилозы.

### Мужская стерильность

Для получения гибридных семян у большинства видов требуются растения с мужской стерильностью, у которых не образуется фертильная пыльца. Эти возможности будут

обсуждаться позже, в связи с селекцией гибридов (вставка 17.1). Для того чтобы получить мужскую стерильность, имеется несколько генно-инженерных подходов, важнейшим из них является система барназа/барстар. Барназа — энзим (рибонуклеаза), которая разрезает РНК и, таким образом, приводит к гибели клеток.

Если включается специфичный промотор пыльцы, то образуются трансформированные растения, не имеющие пыльцы. При сцеплении гена барназы с геном устойчивости к гербицидам, можно, путем обработки гербицидом в поле, удалять не трансгенные мужски фертильные растения, и, таким образом получать полностью мужски стерильные посевы, которые затем опыляют пыльцой генотипа, содержащего трансген для барстара. Барстар является ингибитором рибонуклеазы, который подавляет действие барназы. Так возникают гибриды, которые содержат, как барназу, так и барстар, и, следовательно, снова в норме мужски фертильные. Эта система функционирует очень хорошо, в принципе может использоваться у всех видов, а в Канаде широко распространена для производства гибридных семян рапса.

→ Вставка 17.1:  
Мужская стерильность

### **Генетическая технология ограничения использования (ГТОИ) (Genetic Use Restriction Technology) (GURT) («технология Терминатор»)**

Особенно сенсационной и спорной возможность генной инженерии заключается в изменении растений так, что они формируют не всхожие семена. Этот метод под названием «технология Терминатор» уже сегодня официально называется генетическая технология ограничения использования (ГТОИ) (Genetic Use Restriction Technology) (GURT).

Этот метод сложен тем, что, по меньшей мере, требуется три трансгена, и технические детали не могут быть здесь представлены. ГТОИ в настоящее время практически не используется, и фирма «Монсанто» обязалась в 1999 г. не применять этот метод. Это обязательство сегодня выглядит несколько половинчатым. Также есть несколько других компаний, имеющих патенты на различные варианты ГТОИ.

Начало ГТОИ было положено в значительной степени в рамках официальных аграрных исследований США. Этот прием должен был препятствовать неконтролируемому распространению трансгенных растений.

Эта аргументация, конечно, не убедила противников генной инженерии, так как ГТОИ сама по себе является транс-

Невсхожие семена (в настоящее время не используются)

Генная инженерия для контроля генной инженерии?

генным методом, то до некоторой степени дьявол с вельзевулом должны быть исключены. С точки зрения своих интересов, селекционеры (продавцы семян) в области ГТОИ, конечно, желают предложить такие семена, у которых невозможно получение репродукции. Поэтому ГТОИ отвергается некоторыми группами по этическим соображениям, так как это извращает основы, потому что семена изменяются и не могут прорасти; по моему мнению, это вполне понятное возражение.

### Другие применения

Таблица 13.3 дает временной обзор выращивания допущенных в Европе ГМО в качестве пищевых, а также осуществленных в Германии научных экспериментов в период с 2005 по 2009 г. Допуски пока ограничиваются почти исключительно признаками на устойчивость к гербицидам и устойчивость к насекомым. Научные эксперименты позволяют оценить, какие признаки в ближайших поколениях ГМО могут быть наиболее актуальными.

многие работают над изменением ингредиентов

Паразитально высокая доля исследований по модифицированным ингредиентам у картофеля. Генноинженерные работы по улучшению стрессовой устойчивости или урожайного потенциала, пока еще вряд ли настолько далеко продвинулись, чтобы проводить полевые испытания.

Здесь следует упомянуть очень интересные работы Кильского университета по созданию **озимой сахарной свеклы**. Сахарная свекла обычно высевается весной и начинает формировать урожай относительно поздно. При посеве осенью продолжительность вегетационного периода становится существенно дольше, а поэтому и урожайный потенциал значительно выше. Осенний посев сахарной свеклы не удавался до сих пор из-за меньшей зимостойкости, и из-за того факта, что свекла после перезимовки образует цветонос и семена, а не корнеплод.

озимая сахарная свекла с подавленной склонностью к образованию цветоухи

С помощью генноинженерных подходов у этой свеклы могут формироваться после холодного периода по выбору, или семенные растения (для производства семян) или рост цветоноса подавляется, и благодаря вегетативному росту образуется корнеплод.

### Фантазии

Фантазии не имеют границ. Например, можно рассуждать о том, чтобы передать гены для образования хлорофилла и фотосинтеза от растений к животным. Так могут

**Табл. 13.3. Обзор по допускам ГМО в ЕС (2009 г.) и о научных экспериментах в Германии (2005-2009 гг.)**

<b>Допуски</b>	<b>Признаки</b>	<b>Количество событий</b>
Хлопчатник	Устойчивость к гербицидам	2
	Устойчивость к вредителям	2
	Устойчивость к гербицидам + устойчивость к вредителям	2
Гвоздика	Измененная окраска цветка	2
	Устойчивость к гербицидам	3
Кукуруза	Устойчивость к вредителям	6
	Устойчивость к гербицидам + устойчивость к вредителям	5
	Устойчивость к гербицидам	3
Рапс	Устойчивость к гербицидам + мужская стерильность	2
	Устойчивость к гербицидам	3
Соя	Устойчивость к гербицидам	3
Сахарная свёкла	Устойчивость к гербицидам	1
<b>Научные эксперименты</b>		<b>Количество мест</b>
Картофель	Измененный углеводный обмен	70
	Повышенное содержание амилопектина	5
	Устойчивость к грибам	5
	Устойчивость к грибам + углеводный обмен	21
	Повышенное содержание зеаксантина	4
	Биоразлагаемые полимеры	5
	Повышенная плотность устьиц	2
	Повышенная урожайность	2
	Шелковичный белок - эластин	1
	Кукуруза	Устойчивость к гербицидам
Устойчивость к вредителям		3
Рапс	Устойчивость к гербицидам + устойчивость к вредителям	50
	Измененный состав жирных кислот	2
Сахарная свёкла	Снижение синапина + ресвератрол	2
	Устойчивость к гербицидам	7
Яровая пшеница	Устойчивость к грибам + устойчивость к гербицидам	3
Озимая пшеница	Повышенное содержание протеина	2
Яровой ячмень	Устойчивость к грибам + пивоваренное качество	3
Горох	Повышенное содержание протеина	2
	Качество корма (здоровье животных)	1
Соя	Устойчивость к гербицидам	3

Quelle: www.transgen.de

создаваться зеленые свиньи, которые больше не едят корм, но должны быть обеспечены только водой и солнцем. Эта идея сама по себе и не слишком серьезная, но с первых дней генной инженерии часто повторяются предложения, которые являются почти одинаково нереалистичными.

зеленые свиньи

Таким образом, пытались безуспешно создать трансформированный холодостойкий картофель, для которого брали гены у рыб, живущих при пониженных температурах в северной Атлантике.

Это увлекательно, отражать потенциально реализуемые очень обширные генетические модификации. Давно изучены научные возможности по превращению растений С3 в С4 и наоборот, или перенос гена фиксации атмосферного азота клубеньковыми бактериями растений. По крайней

преобразование растений С3 в С4 (→ глава 3.3)

фиксация азота  
воздуха  
растениями

мере, по последней селекционной цели, существует определенный скептицизм.

Так как растения за время их эволюции в 500 млн. лет не встречались с сельским населением, которому нужно было использовать обильное количество азота в воздухе в качестве питательного вещества, то кажется почти самонадеянным полагать, что есть простое генноинженерное решение по поставке азота для сельскохозяйственных культур.

### 13.4. Опасности

Культивирование генетически модифицированных растений в открытом грунте подлежит регулирующей процедуре утверждения и требует в каждом конкретном случае оценки потенциальной опасности. Это в принципе верно, хотя генные инженеры в отношении потенциальных рисков утверждают, что генная инженерия в целом является только дальнейшим развитием классической селекции растений. Генная инженерия обещает совершенно новые возможности для селекции растений, такие как целенаправленное введение бактериальных генов в растения. Новая технология с принципиально новыми возможностями должна была поставить вопрос о принципиально новых опасностях.

Риски могут быть существенно разделены на четыре раздела:

- проблемы в области растениеводства,
- риски для потребителей, в частности риски для здоровья,
- экологическая опасность, и
- отрицательный эффект для общества.

Кроме того, есть этические проблемы и страх перед «остаточным риском».

#### Опасности для растениеводства

Здесь имеется в виду, прежде всего, использование устойчивости к гербицидам, и возникновение повторной опасности, когда их эффективность может теряться через какое-то время. Это основано на том наблюдении, что при применении гербицидов селекционируются сорняки, против которых гербицид больше не эффективен. Это может быть вызвано спонтанной мутацией, или благодаря «убегающему гену» (*gene escape*) трансгена при случайном скрещивании культурного растения с родственным диким видом. На самом

деле возникают сорняки, которые показывают ту же самую устойчивость к гербицидам, что и трансгенные сорта. Но это не «сверхсорняки», просто конкретный гербицид не может с ними бороться. Все другие гербициды будут, конечно, оставаться эффективными.

Появление сверхсорняков?

Худшим случаем является то, что гербициды, используемые в настоящее время, в долгосрочной перспективе не будут являться эффективными. Существуют более серьезные опасения, касающиеся Vt-устойчивости против насекомых. Опять же, в долгосрочной перспективе можно ожидать, что также будут селективироваться насекомые, против которых Vt-токсин не будет эффективен.

Появление сверхвредителей?

Кроме этого Vt-препараты при экологическом выращивании теряют свою эффективность. Таким образом, использование Vt-сортов связано с управлением устойчивостью, что состоит в возделывании на небольших площадях восприимчивых сортов для уменьшения давления отбора на новые расы насекомых.

управление устойчивостью

### **Опасности для здоровья**

Возможный риск для здоровья связан с возникновением аллергии от растений, чьи ингредиенты были трансформированы. Эта возможность особенно возрастает, если трансформировалось качество белка. Поэтому, прежде чем трансгенное растение получает допуск на использование в пищу, оно подвергается обширному и тщательному тесту для аллергиков.

необходим тест для аллергиков

Особой проблемой является получение высокоактивных лекарственных веществ в растениях, например, вакцины. В этом случае перемешивание/смешивание с продовольственными растениями особо проблематично. Таким образом, в настоящее время считается, что для производства таких веществ не следует использовать традиционные сельскохозяйственные (пищевые) культуры.

### **Экологические риски**

В качестве экологической опасности часто называют повышенное использование гербицидов и инсектицидов. Возделывание гербицидоустойчивых сортов не приводит к более высокому, но и к более пониженному использованию гербицидов. В обычном сельском хозяйстве, почти 100% площади обрабатываются гербицидами, это аргумент для появления устойчивых к гербицидам сортов, и использования экологически безопасных гербицидов.

Повышенное, или пониженное использование гербицидов?

ауткроссинг с дикими видами

Использование насекомоустойчивых сортов почти всегда будет приводить к снижению использования инсектицидов, хотя и не обязательно по каждому инсектициду. Как крупнейший экологический риск часто может рассматриваться скрещивание с родственными дикими видами. Это не имеет ничего общего с генной инженерией, ауткроссинг между родственными видами существовал еще и в эволюции, и это происходит естественным путем, также как создаются новые сорта по классической селекции.

Что нужно делать с генной инженерией?

Передача генов из культурных в дикие растения осуществляется при двух условиях: виды должны скрещиваться между собой, а межвидовые гибриды должны быть фертильными. Кроме того, передача гена от культурного вида к дикому требует нескольких возвратных скрещиваний с дикими видами. Вероятность зависит, с одной стороны, от системы оплодотворения, так у перекрестноопыляемых растений она намного выше, чем у самоопылителей, и с другой стороны от возникновения диких видов. В Европе, например, у кукурузы и у картофеля нет родственных видов, у сахарной свеклы и у рапса они есть, а у ячменя и овса их очень много. Перенос трансгенов в дикие виды вероятнее, когда трансген связан еще и селекционным преимуществом в естественных условиях. Это при устойчивости к гербицидам не всегда так, но может встречаться при устойчивости к насекомым. При этом не играет роли, была ли получена устойчивость к насекомым трансгенным путем, или создана благодаря классической селекции.

поток генов между культурными и дикими видами

Трудно оценить, какие последствия имеет распространение генов от культурных растений в дикие виды. В принципе существует определенный поток генов между культурными и дикими видами. Очень вероятно, что, таким образом экосистемы менее подвержены влиянию, чем при других сельскохозяйственных мероприятиях, таких как внедрение новых культур, севооборотов, или использование средств защиты растений.

### **Социально-экономические аспекты**

Труднее всего оценить одновременно, возможно, наиболее далеко идущие последствия генной инженерии на структуру сельского хозяйства, в том числе на добывающие и перерабатывающие области. Важнейшими ключевыми технологиями в области генной инженерии, часто владеет совсем немного компаний, например, ключевые патенты на

трансгенную устойчивость к гербицидам находятся в двух международных компаниях. Хотя в селекции растений происходит всё большая концентрация, но существует еще большое количество селекционных компаний регионального значения.

Если генной инженерии в селекции следует уделять центральную роль, это может в долгосрочной перспективе привести к тому, что на мировом рынке семян будут преобладать несколько компаний. Это также может привести к тому, что селекция сосредоточится на нескольких основных видах, а различие по продуктивности с другими видами будет увеличиваться, и биоразнообразие в сельском хозяйстве будет резко сокращаться.

### Оценка риска

Одобрение полевых экспериментов требует оценки риска. Любая оценка рисков должна изучить два вопроса:

- насколько вероятно, что происходит нежелательное событие, и
- насколько велик ущерб, если такое неблагоприятное событие произойдет.

Сложность заключается в том, что это может быть также очень редкое событие, и частота его вряд ли может быть экспериментально исследована. Вот пример: в настоящее время в Германии ежегодно выращивают рапс на площади около 1,5 млн. га, при густоте стояния 60 растений/м<sup>2</sup> это около 900 млрд. растений. Поэтому едва ли можно исключить скрещивания с родственными видами, даже если они еще не наблюдались.

В целом оценка риска от трансгенных растений относительно простая, так как известно, каких изменений следует ожидать. Хотя может наблюдаться также и неожиданный эффект от трансформации, несмотря на то, что в принципе генноинженерное влияние на растение значительно более целевое и контролируемое, чем изменения, происходящие при классических селекционных методах.

Так, имеются обширные исследования насекомоустойчивых Bt-сортов по выявлению действия Bt-токсинов, тогда как у насекомоустойчивых сортов, созданных по селекционным программам, например, на основе скрещиваний с мало повреждаемыми дикими видами, о механизме устойчивости почти ничего не известно, в связи с этим научная оценка риска весьма затруднительна.

ключевые технологии в руках немногих фирм

Угроза агробиоразнообразию?

также встречаются редкие события

«Они не знают, что они делают»: генный инженер, или классический селекционер?

### Этические соображения

Уважение к границам?

Не только строгие противники генной инженерии ставят вопрос, всё ли, что технически возможно сделать, нужно делать. Эти проблемы связаны в основном в связи с переходом всех **видовых границ**. Как уже упоминалось, в техническом плане это не имеет значения, из какого организма происходит перенесенная ДНК, так как генетический код универсален. Таким образом, можно в генной инженерии растений использовать даже генные последовательности человека.

Многие основные метаболические пути являются одинаковыми, как у растительных, так и у животных организмов, а человеческий геном был полностью секвенирован достаточно давно, и, как правило, не запатентован. Может быть проще вместо растительного гена использовать соответствующий человеческий ген. Хотя с точки зрения правовых норм, а также применительно к оценке научно обоснованного риска это не играет никакой роли, последовательности человеческого гена сегодня в биотехнологии растений едва ли будут применяться, потому что учитываются этические соображения. Тем не менее, следует отметить, что в медицинской биотехнологии перешагнули общепринятые границы вида, так широко используется человеческий инсулин, который получают от трансгенных бактерий или дрожжей, в которые был введен ген человека.

Является ли генная инженерия «неестественным»?

Принципиальным возражением против генной инженерии является то, что это «дьявол» и «искажение природы»; так рекламирует сеть супермаркетов с «залогом чистоты», а именно, «нет красителей, нет усилителей вкуса, без генной инженерии». Аргумент, что генная инженерия «против природы», требует, однако, осторожности, потому что же тогда «за природу»?

Является ли сельское хозяйство и садоводство «естественным»?

Так что вряд ли садоводы или огородники знают, что, например, яблоня — нечто очень неестественное. Ее обычно получают не из яблочных семян, но с помощью искусственного процесса воспроизводства, через клоны и черенки. Кроме того, он был еще привит на подвой, и является генетической химерой, искусственно созданным гибридом.

Как правило, методы, с которыми мы знакомы в течение длительного времени, такие как вегетативное размножение и прививки растений, считаются «естественными», в то время как недавно разработанные методы, такие как клонирование животных или генная инженерия растений, поначалу кажутся нам «неестественными».

Имеются ли  
«неизвестные  
риски» генной  
инженерии?

### **Остаточный риск**

Даже если перед предварительным одобрением трансгенного растения все мыслимые риски были тщательно изучены, нельзя не избежать опасности, которая еще не известна до сих пор? С научной точки зрения может быть единственным серьезным ответом на этот вопрос является то, что на самом деле могут быть риски, которых мы не знаем. Конечно, ученые сегодня знают не всё, и делают (слава Богу) новые интересные научные открытия каждый год. И риски, совершенно неизвестные до сих пор, можно логически не оценить научно. Требование, чтобы все неизвестные риски были исследованы иногда связано с требованием проведения «контролируемых долгосрочных испытаний на людях», что является «убийственным аргументом» против генной инженерии.

Это также верно для любого другого технического прогресса. Остаточный риск вы должны вложить для каждого технического изобретения в его продажу, оно должно находиться между преимуществами новой технологии и риском не использовать новую технологию.

В других областях остаточные риски легко принять. Вот то, с чем я хотел бы четко сравнить: Одной из самых тщательных технических инновации последних 15 лет стало очень успешное внедрение мобильного телефона. Это походит на генную инженерию, сложная, труднопони­маемая технология; большинство людей даже не понимают точно, как работают проводные телефоны. Кроме того, нет никаких многолетних исследований о социальных последствиях и влиянии на здоровье после многих часов звонков с мобильного телефона. Тем не менее, сегодня почти все используют такое устройство, не спрашивая рисков, например, ранее неизвестных вредных излучений.

### **Риски и возможности**

Разница между генной инженерией растений и мобильным телефоном лежит в том, что выгоды от мобильного телефона ясны непосредственно каждому пользователю. Они появляются с введением новой технологии, и, в конечном счете, сводятся к взвешиванию возможных рисков и возможных преимуществ. Некоторые из рисков, связанных с генной инженерией, такие как скрещивания с дикими родственными видами, происходят и при классической селекции. Для того, чтобы избежать всех потенциальных рисков,

нужно отказаться не только от генной инженерии, но и от классической селекции растений. Помимо того, что я не могу разделять такое мнение по профессиональным причинам, оно также кажется мне чрезвычайно консервативным и не от мира сего. Селекция растений играет важную роль с начала сельского хозяйства, и она используется для решения больших проблем, а в ближайшие десятилетия и еще более значимых.

При взвешивании рисков и возможностей генной инженерии следует, например, при устойчивости к насекомым находить баланс между потенциальными рисками, полученными от генной инженерии (развитие резистентности у вредителей, зависимость от транснациональных корпораций) и рисками негенноинженерной альтернативы (применение химического инсектицида с высокими затратами, ущербом для окружающей среды и риском для пользователя). Социально-экономические исследования в Африке и Азии показали, что выращивание трансгенного хлопка связано напрямую с значительными экономическими выгодами. Если развивающиеся страны откажутся от генной инженерии, то это будет их дополнительным оставанием по сравнению с крупными сельхозпроизводителями, такими как США и Бразилия.

Риски и возможности: насекомоустойчивость, или инсектициды?

Всегда слышим аргумент: «Я отвергаю генную инженерию, потому что в ней нет необходимости». С точки зрения потребителей в Германии, конечно, правильно, мы не нуждаемся в генной инженерии. Но отсутствие генной инженерии может представлять гораздо больший риск для глобального развития, чем применение генной инженерии. Спрос на растительные продукты в ближайшие десятилетия во всем мире резко увеличится, и цены на продукты питания, скорее всего, резко возрастут.

Нужна ли генная инженерия?

Если в прошлом в мире в первую очередь в проблеме голода главным было распределение, это будет иметь важное значение и в будущем, так как производство продуктов питания и кормов увеличивается во всем мире. Отказываясь от возможностей применения генной инженерии на растениях, мы, по-моему, не думаем об ответственности.

### **Внутренние бойцы против «грязных генов»**

Уже первые полевые испытания в Германии с трансгенной сахарной свеклой в 1993 г. сопровождались протестами и занятием полей. С тех пор насильственное воспрепятствование или уничтожение полевых испытаний значитель-

но увеличилось. Если в период с 1993 по 2003 г. было около 60 «полевых акций», то только в одном 2008 г. проведение 240 опытов сопровождалось 40 помехами. Представители многих опытных станций подали в отставку, чтобы отказаться от предполагаемого посева или чтобы их поля были защищены полицией и частными службами безопасности от захватчиков. Эти действия участвующих групп очень неоднородны. Соответственно, захваты полей имеют частично мирный характер, а частично они также выражают влияние общего неприятия «агропромышленного мирового капитализма».

Успешна ли эта борьба против генной инженерии? С национальной точки зрения лежит на поверхности: из-за ожидаемого сопротивления в Германии некоторые полевые испытания даже не начали осматривать, и работы многих ученых и маленьких селекционных фирм были остановлены. Парадоксально, но долгосрочный и глобальный протест способствовал тому, против чего прямо нужно бороться, а именно, что генная инженерия не должна целиком находиться в руках мультинациональных концернов. Многих мелких «игроков», возможно, сдержат трудности и их генноинженерная деятельность будет остановлена, но вряд ли «Монсанто» и другие компании по всему миру изменят выбор.

### 13.5. Законодательные условия использования

В Германии с 1990 г. существует закон о генной инженерии, который в 1993, 2005, 2006 и 2008 гг. был изменен, благодаря реализации правил, или правила были расширены, и остается еще политически очень спорным. Сторонники генной инженерии считают, что он носит слишком ограничительный характер, а для противников генной инженерии он излишне щедрый. Поскольку можно предвидеть дополнительные поправки, здесь нет необходимости останавливаться на деталях, но будут вкратце названы только те области, которые регулируются законом (по состоянию на 2010 г.).

#### Генноинженерные исследования

Для исследований в лабораториях и теплицах вряд ли есть какие-либо ограничения в области генной инженерии растений. Тем не менее, они могут проводиться только в помещениях, в которых по общим мерам безопасности и соответствующему обучению персонала, можно в значи-

Освобождению опытов принудительно препятствуют всё больше и больше

Пиррова победа? — мелочь сдается, сильные идут дальше?

Зоны безопасности 1-го класса (лаборатории и теплицы)  
Экспериментальное возделывание в открытом грунте

тельной степени предотвратить унос трансгенного материала («Зоны безопасности 1-го класса»). Культивирование растений в открытом грунте, однако, подлежит в каждом случае относительно длительному и трудоемкому процессу утверждения.

Планируемые эксперименты должны быть подвергнуты научной оценке риска для того, чтобы существовала возможность обсуждения и высказывания претензий. Все утвержденные испытания должны быть утверждены и записаны в регистры, чтобы быть общедоступными на сайтах.

### **Допуски для выращивания и в качестве пищи**

Процедура авторизации ГМО для выращивания и генерального размещения на рынке в качестве пищи, является дорогой, и занимает обычно много лет. Это главным образом потому, что в принятии решения участвуют многие национальные и европейские научные учреждения и политические органы. Так как допуски в Америке и Европе осуществляются независимо, возможны торговые конфликты, если ГМО-продукты, произведенные в Америке, не утверждены в Европе, и, следовательно, не могут быть импортированы. Но даже в ЕС допуски осуществляются по-разному, и прежний Федеральный министр даже имел искреннее предложение об оставлении разрешения выращивания ГМО в каждом округе. Отсюда ясно, что использование генетически модифицированных растений не столько вопрос научной оценки рисков, а политического решения.

торговые  
конфликты и  
ограничения  
импорта

нормы  
гражданской  
ответственности

### **Сосуществование**

Одновременное культивирование трансгенных и нетрансгенных растений требует мер для «сосуществования» обоих видов. Таким образом, даже при возделывании санкционированных ГМ сортов, соседи должны быть проинформированы. Есть пороги, ниже которых следы трансгенной ДНК в урожае не-трансгенных сортов должны учитываться, и определены минимальные расстояния между площадями, занятыми под трансгенными и не-трансгенными сортами. Наконец, должны быть определены механизмы, кто несет ответственность за любой ущерб, если при минимальных допусках, тем не менее, произошло превышение лимита. Всё это сопровождается обширными исследованиями по выявлению трансгенных ДНК, важным делом зеленой биотехнологии.

минимальные  
расстояния

Чтобы указать минимальные расстояния, возникает воп-

рос: как далеко может переноситься пыльца? При решении этого научного, фактически не слишком интересного вопроса, обширные исследования были проведены на многих видах сельскохозяйственных культур. Результаты можно очень легко обобщить: чем дальше один из трансгенных образцов находится в пространстве, тем меньше трансгенной пыльцы может быть найдено.

Но в редких случаях отдельные пыльцевые зерна могут обнаруживаться на расстоянии в несколько километров. При масштабном выращивании трансгенных сортов, следовательно, трудно полностью избежать переноса пыльцы на нетрансгенные посевы, и предел должен быть установлен. В настоящее время показатель составляет 0,9%, а минимальное расстояние при возделывании трансгенных посевов, например, кукурузы, — 150 м.

Часто господствует представление, что порог в 0,9% означает, что собранные семена на 0,9% являются трансгенными, или генетически модифицированными, или, как сказали бы противники генной инженерии, являются «генетически загрязненными». Предел значения не относится к доле трансгенных семян, но к количеству ДНК в конкретной пробе культуры.

После опыления трансгенной пыльцой возникает зародыш, который несет свой трансгенный вклад только в одной из двух гомологичных хромосом. Кроме того, поскольку семя состоит из зародыша, эндосперма и семенной оболочки, то доля его трансгенной ДНК может быть не связана напрямую со степенью скрещивания.

### Семена

Механизмы для смешивания не-трансгенных семян с трансгенными находятся в стадии подготовки с 1998 г. Но до сих пор (по состоянию на 2010 г.) не было возможности договориться о таком механизме. Следовательно, в настоящее время существует де-факто «нулевая терпимость» (нулевое содержание), то есть при обнаружении трансгенных семян в любой не-трансгенной партии она объявляется непригодной к использованию. Это одно из самых больших практических препятствий для использования генной инженерии в практической селекции.

У многих видов, таких, как рапс с его смешанной системой опыления это практически невозможно, и смешивание полностью исключено. Нулевое содержание поэтому очень сильно препятствует применению генной инженерии в се-

Что означают пределы ограничений для убранных семян?

Нулевая терпимость — это работает?

лекции растений. Определение пороговых значений является, действительно, трудным и частично субъективным делом, это справедливо и для остатков средств защиты растений, и для тяжелых металлов, и для радиоактивного загрязнения, и во многих других областях и должно быть в принципе разрешимо.

### Маркировка

«Генетически  
модифицирован-  
ная»

В принципе, трансгенные растения и их продукты должны быть маркированы, как генетически модифицированные. Это не является «дискриминацией» генной инженерии, но позволяет потребителю осуществлять свободу выбора наравне с другими продуктами. Так, например, должно быть отмечено происхождение и для мяса и мясных продуктов, так как многие люди по идеологическим причинам, например, не желают есть свинину или конину. В настоящее время рекламе «генетически модифицированной» маркированной продукции в Германии практически невозможно найти.

«Не содержащий  
ГМО»

Требованию маркировки также подлежат корма, но не для продуктов из животных, которых кормили трансгенными растениями. При торговле продуктами можно, однако, добровольно маркировать товар как «не содержащий ГМО». Это обозначение может ввести в заблуждение в связи с действующими правилами.

→ Вставка 13.3.

Даже в генетически не модифицированных комбикормах часто содержатся генетически модифицированные добавки, такие как витамины, аминокислоты и ферменты. Кроме того, животных, «свободных от ГМО», должны кормить продуктами, не содержащими ГМО не в течение всей жизни, а, например, свиней всего в течение 4 месяцев перед убоем, а кур 6 недель до откладки яиц. Продукты экологического сельского хозяйства, однако, как правило, производятся без использования генной инженерии и в кормах для животных. Порог для непреднамеренного, но технически неизбежного загрязнения ГМО как в обычном, а также в органическом земледелии установлен в 0,9%. Это только для допущенных ГМО, а с примесью несанкционированных ГМО она должна быть нулевой.

## 13.6. Перспективы

Во вставке 13.3 приведены два примера сравнения возможностей генной инженерии с классической селекцией, которые должны стимулировать размышления о возможно-

### Вставка 13.3. Золотой рис и фиолетовая морковь

В этой вставке приведены два примера генетического улучшения качества по сравнению с растительной продукцией: цели в принципе подобны, но методические подходы очень различны, и это оказывает существенное влияние на принятие и оценку рисков.

#### Золотой рис

«Золотой рис» назван из-за золотистого цвета рисового зерна, который обусловлен каротином, из которого образуется витамин А. Рис обычно не содержит каротина, и однобокое питание рисом может привести к дефициту витамина А, и тем самым к такому состоянию глаз, которое вызовет слепоту. В рабочих группах Инго Потрикуса и Питера Бейера в университетах Цюриха и Фрайбурга был разработан в 1990–1999 гг. каротинсодержащий золотой рис. Это одно из самых зрелищных преимуществ генной инженерии в растениях, так как здесь были необходимы несколько генов для нового обмена веществ бета-каротина: (i) синтез фитоинов из нарцисса *Narcissus pseudonarcissus*, и (ii) для десатуразы каротина из бактерии *Erwinia uredovara*. Золотой рис бой-

котируется экологическими организациями. Он используется мелкими фермерами без оплаты роялти, не разрешен в качестве продукта питания и до сих пор не имеет никакого практического значения.

#### Фиолетовая морковь

Фиолетовая морковь (*Beta Sweet*) была создана в университете Техаса, благодаря скрещиванию одного современного сорта с черной «древней морковью». Темные сорта моркови очень старые, оранжевоокрашенные моркови были созданы только в 17-м веке голландскими селекционерами, якобы потому оранжевый — цвет голландского королевского дома Оранж-Нассау. Фиолетовая морковь в основном встречается в органической торговле и описывается следующим образом: «Биофиолетовая морковь не является новейшим селекционным творением, но результат скрещивания различных старых черных сортов с известными нам оранжевоокрашенными сортами».

Преимущества приведены:

- высокая доля антоциана,
- на 40% больше бета-каротина,
- более сладкий вкус.

Источники: [www.goldenrice.org](http://www.goldenrice.org) и [www.betasweet.de](http://www.betasweet.de)

Табл. 13.4. Сравнение золотого риса и фиолетовой моркови

Показатель	Золотой рис	Фиолетовая морковь
Селекционная цель Метод	Бета-каротин Генная инженерия (2 трансгена)	Больше бета-каротина Скрещивание с старым сортом
Оценка риска	С 1999 г. (агрономическая продуктивность, ингредиенты, экологические исследования 1и т.д.) завершение раннее в 2011 г.	Не требуется (хотя скрещивания с дикой морковью являются общими)
Распространение	До сих пор нет	Специальный сорт в органическом сельском хозяйстве

стях и рисках.

Очень трудно оценить, какая генноинженерная технология будет развиваться в европейской селекции растений. Обсуждение рисков и выгод уже давно стоит на месте. Если посмотреть на кадры по захвату полей сахарной свеклы в 2008 г., то можно подумать, что вы видите архивные кадры 1993 г. За 20 лет не всплыло ни одного нового аргумента, за или против генной инженерии. Ведение основных «да-нет» дебатов, поэтому в значительной степени бессмысленная трата времени.

Почему успех в  
Америке и отказ в  
Европе?

Причины недавнего провала генной инженерии в Европе вряд ли только в одном отсутствии принятия общественностью и политических препятствиях. Очень важным отличием между Америкой и Европой в том, что она является успешной для генной инженерии, Америка могла предложить привлекательные решения для центральных проблем при выращивании кукурузы, сои, хлопчатника и рапса, в то время как для решения практических основных проблем европейского сельского хозяйства генноинженерные подходы отсутствуют.

Генетически модифицированные болезнеустойчивые сорта зерновых, устойчивые к вредителям сорта рапса, толерантные к засухе сорта сахарной свеклы или холодостойкие сорта кукурузы, их нет до сих пор нигде в мире на значительной площади. Более широкого применения генной инженерии в Европе, следовательно, вряд ли следует ожидать в результате отрицательной рекламы и информационной кампании, а технологические прорывы и успешные новые подходы в настоящее время работают сами на себя. Может быть, с помощью генной инженерии будет достигнута устойчивость, например, пшеницы к *Fusarium* или картофеля к фитофторе. Тогда дискуссия о генной инженерии будет изменена, и будет выполняться под совершенно другим знаком. Чем дальше, тем незначительнее принятие генной инженерии не только среди потребителей, но также и в самом сельском хозяйстве, потому что преимущества не являются достаточно убедительными. Еще легче повесить на еженедельной ярмарке плакат «Мы не используем генную инженерию», когда нечем заинтересовать покупателя.

личный призыв к  
генной инженерии

Я хочу, наконец, выразить свое личное мнение: я могу понять, что люди отвергают генную инженерию и в этом увидеть аномалии развития. Истерики страха перед генной инженерией я не понимаю.

Человечество имеет действительно более серьезные

проблемы, чем трансгенная сахарная свекла. Я считаю очень грустным, когда молодые люди все свои силы и энергию транжируют для борьбы против сельскохозяйственных опытных полей, вместо того, чтобы положить силы к решению реальных проблем будущего человечества, таких как изменение климата, голод, нищета, болезни, расизм или угнетение. Степень, в которой генная инженерия может способствовать обеспечению мировой продовольственной безопасности, еще предстоит выяснить. Одной генной инженерией эта проблема не может быть решена, но она в состоянии внести важный вклад, так почему бы не попробовать? Развитие этой технологии не должно оставаться в руках нескольких транснациональных корпораций, а должны проводиться широкие финансируемые общественностью научные исследования.

**Выводы:**

1. Генная инженерия имеет в современном мире большое значение, ограниченное, в основном выращиванием сои, хлопчатника и рапса в Северной и Южной Америке.
2. Необходимым условием для генетических изменений, для интересных, агрономически важных генов является известная последовательность ДНК. Это в настоящее время еще крупнейшее техническое ограничение на использование генной инженерии. Гены с известной последовательностью могут в принципе передаваться из любого организма в любое растение.
3. Наиболее важным применением являются устойчивость к гербицидам и устойчивость к насекомым. Большой потенциал, имеет генная инженерия по трансформации растительных ингредиентов, но эти работы всё еще находятся в стадии исследований и разработок.
4. Риски генной инженерии оцениваются очень спорно.
5. Законодательные положения о применении генной инженерии являются сложными, очень отличаются в разных странах, и больше находятся под влиянием политических интересов, чем научных выводов.
6. Это очень интересный вопрос, какое будущее значение придёт к генной инженерии в Европе.

**Вопросы:**

1. По каким четырем культурам (состояние на 2010 г.), выращивание трансгенных сортов имеет по всему миру

большое значение?

2. Пожалуйста, прокомментируйте это заявление газетной статьи: «Рыночные возможности для продуктов с генами могут быть оценены, если потребитель может выбрать между изделиями без генов и с генами» (FAZ, 2006 г.).

3. Какое из высказываний (только одно) является верным?

– Генная инженерия растений сегодня широко распространена в Северной Америке уже у всех зерновых культур;

– Генная инженерия дает возможность, включать в генном растении, не только гены от других видов растений, но и гены от микроорганизмов, грибов или животных;

– С помощью генной инженерии можно легко управлять любым моногенным признаком (который в  $F_2$  расщепляется в соотношении 3 : 1) если вы знаете, на какой хромосоме расположен ген.

4. Что понимают генные инженеры под «клоном»? И что селекционеры яблонь?

5. Чем в основном ограничивается использование генной инженерии в селекции растений в настоящее время (только один ответ является верным)?

– Многие из крупнейших мировых продовольственных культур до сих пор не могут модифицировать;

– Для многих важных селекционных целей по-прежнему отсутствует достаточно молекулярно-генетических результатов по генам-участникам;

– У основных мировых стран-производителей, использование генной инженерии в принципе запрещено;

– Во многих случаях, результаты отрицательные, так как, после переноса растения отмирают;

– Генетические модификации действительно часто изначально стабильны, но пройдя через несколько поколений размножения, перенесенные гены постепенно опять теряются.

6. Из каких частей состоит векторная плазида генной конструкции?

7. Какое из следующих высказываний (только одно) является верным?

– Бомбардировка клеток частицами ДНК является, как правило, наиболее эффективным методом стабильной трансформации;

– Преимуществом трансформации с использованием

*Agrobacterium* является то, что в этом случае передается полная последовательность гена без дополнительных фрагментов ДНК;

– Трансформация с использованием *Agrobacterium* является у некоторых культур (например, рапс, соя, хлопчатник) относительно не сложной и поэтому служит стандартным методом;

– Так как трансформация с использованием *Agrobacterium* основана на системе естественной инфекции, то встраивание трансгенной ДНК происходит в каждом результате трансформации всегда в одно положение ДНК, так называемое «адресное место»;

– У трансгенного сорта, который после бомбардировки частицами стал иным, трансгенная ДНК в каждой клетке растения случайно встраивается в другое положение.

8. Что понимают под «цис-генным» растением?

9. В какой степени риск распространения трансгенных признаков на дикие виды зависит от биологии оплодотворения, эволюции и переданных генов трансгенному сорту?

#### **Рекомендуемая литература:**

Hess (2008) дает краткий очень хороший обзор молекулярно-биологических основ. Kempken и Kempken (2006) весьма выразительно описывают методы генной инженерии и представляют возможности и риски с точки зрения сочувствия генной инженерии. Актуальную информацию можно найти на бесчисленных интернет-сайтах, например, с точки зрения перспектив генной техники на [www.transgen.de](http://www.transgen.de) и [www.biosicherheit.de](http://www.biosicherheit.de) или жетского отказа от генной техники на [www.keine-gentechnik.de](http://www.keine-gentechnik.de) и [www.greenpeace.de](http://www.greenpeace.de).

Heß D. 2008. Pflanzenphysiologie, 11. Auflage. Stuttgart: Ulmer.

Kempken F., Kempken R. 2006. Gentechnik bei Pflanzen, 3. Aufl. Berlin: Springer.

«В зависимости от репродуктивного способа размножения растения различаются способы селекции»

Эрвин Баур (1875–1933) Немецкий генетик и селекционер

F.W. Schnell (1913–2006) Профессор селекции растений в Гуггенхайме

## 14. Четыре селекционных категории

Это самая короткая и наиболее важная глава этой книги; существуют введения в следующих главах в селекционные методики, которые являются центральными для понимания селекции растений. Предлагается система для классификации разнообразия различных методов разведения. Я следую селекционной системе F.W. Schnell, которая исходит из четырёх принципиальных, в основном различных типов сортов, и, соответственно, все селекционные методы классифицирует по четырем основным различным категориям.

Решающим критерием для классификации сортов является **процесс размножения**, посредством которого получают семена или посадочный материал. В большинстве случаев это размножение происходит за счет естественного репродуктивного способа соответствующего вида: либо бесполое размножение, либо самоопыление, или же перекрестное опыление. Так возникли сорта называемые: **клоновые сорта**, **линейные сорта** и **популяционные сорта**. К этим трем естественным репродуктивным способам человек искусственным скрещиванием добавил четвертый процесс размножения; который привел к четвертому типу сортов, **гибридным сортам**. Эти связи обобщены в таблице 14.1.

Четыре типа сортов принципиально различаются по своей генетической структуре и для их производства исполь-

Табл. 14.1. Система воспроизводства, способ размножения, тип сорта.

Природная система воспроизводства	Процесс размножения	Тип сорта
Бесполое размножение	Вегетативное размножение	Клоновый сорт
Самоопыление	Самоопыление	Линейный сорт
Контролируемое скрещивание с наследственными компонентами	Гибридный сорт	
Перекрестное опыление	Свободное (открытое) опыление	Популяционный сорт

Табл. 14.2. Характеристика четырёх селекционных категорий (по Shell 1982 а)				
	Клоновая селекция <b>бесполой</b>	Линейная селекция половой	Популяционная селекция половой	Гибридная селекция половой
Вид размножения				
Степень гетерозиготности растений	гетерозиготное	<b>гомозиготное</b>	гетерозиготное	гетерозиготное
Изменчивость внутри сорта	гомогенный	гомогенный	<b>гетерогенный</b>	гомогенный
Возможно ли репродукционное размножение?	да	да	да	<b>нет</b>

зуются совершенно различные методы. Таблица 14.2 дает обзор характерных отличий различных селекционных категорий.

Эта таблица показывает, что каждая из категорий отличается от всех других одним признаком. Разница между **бесполом** и **половым** размножением видна сразу, другие характеристики требуют подробного объяснения.

Высокая **гетерозиготность** действует на гетерозис положительно, в том числе на продуктивность, и, следовательно, каждый селекционный отбор обязательно приводит к повышенной продуктивности сортов с высокой гетерозиготностью. Единственным исключением являются линейные сорта, так как при их размножении используется самоопыление, и меньшее число поколений приводит к почти гомозиготным генотипам.

Обычно селекционеры стремятся создавать сорта с высокой **однородностью (гомогенностью)**, так как у таких сортов все растения имеют одинаковые требуемые свойства. Кроме того, у однородных сортов проще всего выполнить условия по охране и регистрации сорта. Сорта-популяции образуют исключения; у свободно опыляемых популяций **неоднородность (гетерогенность)** не может быть уменьшена, поскольку любое чрезмерное ограничение размера популяции приведет к инбредной депрессии.

Идеальное сочетание гетерозиготности и гомогенности отмечено у однородных сортов из гетерозиготных растений. Это сочетание легко получить только при вегетативном размножении. У видов, распространяющихся половым путем, эта цель может быть достигнута только у гибридных сортов (гибридов), у которых семена ежегодно вновь должны получаться посредством контролируемых скрещиваний между двумя компонентами. Гибридные сорта отличаются тем, что они не являются генетически стабильными; любое половое размножение такого гетерозиготного генотипа при-

→ Глава 9:  
Гетерозис  
→ Глава 6.2:  
Свободное  
скрещивание и  
инбридинг

→ Глава 2.2.  
Защита и охрана  
сорта  
→ Глава 6.2.  
Свободное  
скрещивание и  
инцухт

водит к расщеплению и, таким образом, к гетерогенной популяции. Таким образом, собранные семена с гибридных растений не могут быть использованы для **воспроизводства** этого сорта.

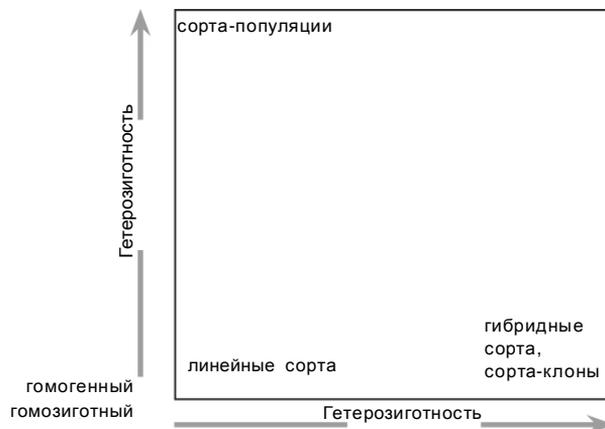
Гетерозиготность и гетерогенность являются двумя измерениями **генетической структуры** типа сорта. Генетическая структура четырех типов сортов графически показана на рисунке 14.1.

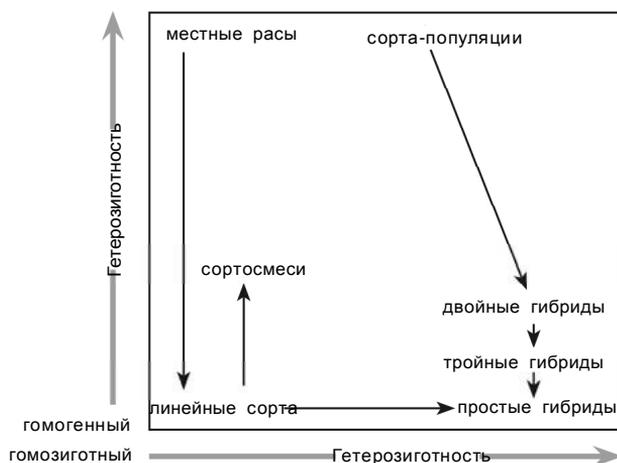
У многих видов есть возможность выбора между альтернативными типами сортов. Гибридные сорта возможны, как у самоопылителей, так и у перекрестноопыляемых растений. Переход к гибридной селекции для самоопылителей означал шаг от гомозиготных к гетерозиготным растениям, а для перекрестноопыляемых растений, напротив, шаг от гетерогенных к гомогенным популяциям. Однородность всегда является результатом селекционного отбора, а не биологической необходимостью, так, например, местные сорта-самоопылители часто очень неоднородны.

Компромисс между альтернативными структурами сортов является одной из труднейших селекционно-методологических проблем. В то время как гетерозиготность всегда полезна, оптимальную степень гетерогенности трудно оценить. Полностью однородные сорта имеют наряду с многими преимуществами также некоторые недостатки; поэтому предлагается возделывание смесей сортов. Также в гибридной селекции селекционер может выбрать между полностью однородными сортами и сортами с определенной неоднородностью (рис. 14.2).

В последующих четырех главах селекционная методика будет представлена систематическим образом. Под **селек-**

**Рис. 14.1.**  
Схема генетической структуры четырех типов сортов (по Shell, 1982a).





**Рис. 14.2.**  
Альтернативы  
внутри структу-  
ры сортов.

**ционным методом** мы понимаем метод, который включает в себя все этапы селекционных работ от создания исходной изменчивости до создания готового сорта. У некоторых селекционных категорий на выбор используют несколько основных различных селекционных методов; у других, напротив, существует только основная схема, которая может в той или иной мере варьировать.

#### **Выводы:**

Благодаря процессу размножения, посредством которого семена сорта воспроизводятся, можно выделить четыре типа сортов: клоновые сорта, линейные сорта, сорта-популяции и гибридные сорта, или гибриды. Характерной для каждого типа сортов является генетическая структура сорта; линейные сорта — гомогенные и гомозиготные, сорта-клоны и гибриды — гомогенные и гетерозиготные, сорта-популяции — гетерогенные и гетерозиготные.

#### **Вопросы:**

Практические вопросы следует формулировать так, чтобы повторить важнейшие высказывания этой главы. Так как в этой главе важно всё, включая и сами вопросы.

#### **Рекомендуемая литература:**

Schnell (1982): можно просто охарактеризовать как классику чтения.

Schnell F.W. 1982. A synoptic study of the methods and categories of plant breeding // Z. Pflanzenzüchtg. Vol.89. P.1–18.

*«...как часто  
бывает в жизни,  
самые интерес-  
ные партнёры  
готовят самые  
большие трудно-  
сти»*

Günter Wriedt (1923)  
немецкий селекцио-  
нер картофеля

определение:  
клоновый сорт

## 15. Клоновая селекция

### 15.1. Селекционная схема

### 15.2. Поддерживающая селекция

### 15.3. Следующие вопросы клоновой селекции

Клоновая селекция используется у растений с вегетативным размножением. Сначала представлена основная схема с некоторыми изменениями, затем кратко обсуждается поддерживающая селекция, и, наконец, показаны некоторые конкретные аспекты клоновой селекции.

### 15.1. Селекционная схема

Клоновый сорт характеризуется вегетативным, т.е. бесполом размножением посредством частей побега, листа или корня. Потомство генетически идентично исходному материалу.

Таблица 15.1 дает примеры размножающихся вегетативным способом видов и в то же время разнообразия частей растений, используемых для размножения. Почти все виды являются полиплоидами, особенность, к которой мы ещё вернемся.

Основной принцип клоновой селекции состоит в том, что **вегетативное бесполое размножение** чередуется с **половыми скрещиваниями**. После этих скрещиваний и отбора дальнейшее размножение опять происходит вегетативно.

#### **Основная схема**

Основная схема селекции клоновых сортов представлена на рисунке 15.1. Первым шагом является скрещивание выбранных родительских растений. Вегетативно размноженные растения являются в высшей степени гетерозиготными, и при образовании гамет происходит сильное расщепление, и потомство от скрещивания показывает большую генетическую изменчивость.

Табл. 15.1. Вегетативно размножаемые культурные растения		
Вид	Посадочный материал	Плоидность
Картофель ( <i>Solanum tuberosum</i> )	Клубни	4x
Батат ( <i>Ipomea batatas</i> )	Побеговые черенки	6x
Маниок ( <i>Manihot esculenta</i> )	Стволовые черенки	4x
Ямс ( <i>Dioscorea</i> ssp.)	Клубни	3x – 10x
Таро ( <i>Colocasia esculenta</i> )	Вторичные клубни	4x
Сахарный тростник ( <i>Saccharum officinarum</i> )	Части побегов	8x
Банан ( <i>Musa sapientum</i> )	Отпрыски (части) корневищ	3x
Яблоня ( <i>Malus pumila</i> )	Прививки	2x, 3x
Виноград ( <i>Vitis vinifera</i> )	Части лозы	6x
Земляника ( <i>Fragaria ananassa</i> )	Отпрыски (усы)	8x
Ревень ( <i>Rheum rhabarbarum</i> )	Части корневищ	4x
Хмель ( <i>Humulus lupulus</i> )	Черенки	2x

Каждый из этих саженцев потенциально представляет уже новый сорт, так как далее происходит исключительно вегетативное размножение, и никаких генетических изменений больше ждать не придется. В клоновой селекции может использоваться вся генетическая изменчивость, такие ее виды, как аддитивность, доминирование и эпистаз.

В ходе дальнейшего селекционного процесса количество генотипов в нескольких питомниках, следующих друг за другом во времени и в пространстве, сильно ограничивается. Сначала отбирают лучшие сеянцы. От каждого отобранного сеянца высаживают несколько вегетативных потомств в ряд, в так называемом А-клоне. Лучшие ряды отбирают, а с растений этих рядов убирают урожай, на следующий год под В-клоны могут занимать большие по площади делянки. Затем отбирают лучшие В-клоны и убирают, а в последующий год от каждого отобранного клона могут размещать несколько делянок в С-клоне в нескольких местах. Здесь, в свою очередь, отбирают лучшие клоны, которые после окончательной проверки, уже как D-клон, оценивают в нескольких местах и в нескольких повто-

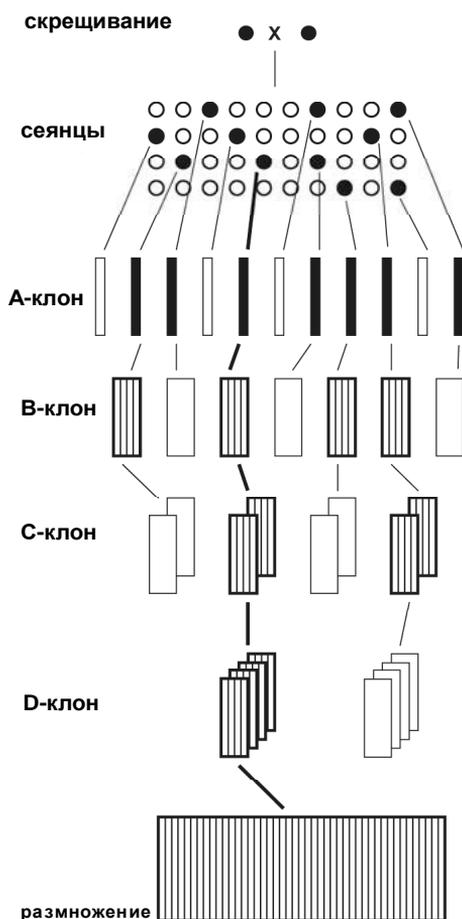


Рис. 15.1.  
Основная схема клоновой селекции.

→ Таблица 4.7. рениях. Этот лучший клон затем размножают и подготавливают к сортоиспытанию. В последующих питомниках селекционного процесса больше обращается внимание на селекционную цель, которая для картофеля, в первую очередь устойчивость и качество. Эта селекционная схема применяется для селекции клоновых сортов, у которых для практического возделывания, размножение посадочного материала происходит вегетативно.

клоны для селекции, но размножение сортов через семена

→ Глава 18. Популяционная селекция

Это не следует путать с методами, где вегетативное размножение осуществляется только для селекционных целей. В отличие от животных, очень многие растения легко клонируются.

У таких видов, как, например, клевер и большинство кормовых трав в питомниках селекционного процесса часто проводится вегетативное размножение. Так как позже эти сорта размножают семенами, в этом случае речь идет не о клоновой селекции, а о селекции сортов-популяций.

### Вариации основной схемы

схемы всегда схематичны!

Селекционная схема, представленная на рисунке 15.1, так же, как и все последующие схемы, значительно упрощается, чтобы соответствовать основным принципам. Схемы, используемые на практике, как правило, более сложны и различаются друг от друга в зависимости от культуры и селекционера иногда значительно.

→ Таблица 2.2.

Так у картофеля создание сорта часто длится дольше, чем указано в схеме. Рентабельность новых сортов может быть надежно оценена тогда, когда имеется достаточное количество посадочного материала, и из-за низкого коэффициента размножения картофеля это занимает несколько поколений. Схема на рисунке 15.1 начинает селекцию желаемых отдельных растений в поколении сеянцев.

→ Рисунок 15.1.

Это возможно, особенно для просто наследуемых и легко узнаваемых признаков, например, такого, как окраска кожуры. Большинство селекционеров картофеля убирают урожай, но сначала только клубни, без отбора каждого сеянца; отбор между отдельными растениями начнется только через год. Выбор желательных генотипов уже в поколении сеянцев проблематичен по двум причинам:

Селекция уже в поколении сеянцев?

- растения картофеля, получаемые из семян, отличаются по своему внешнему виду в большой степени от растений, получаемых из клубней, и
- сеянцы обычно культивируются в горшках, размещаемых в теплицах, таким образом, в среде, которая несовместима с нормальными полевыми условиями.

Поэтому большинство селекционеров не проводят в питомнике сеянцев отбора или проводят только «мягкий» отбор», а начинают отбор одиночных растений только в последующих поколениях, которые образуются из клубней в нормальных полевых условиях. Чаще всего от каждого сеянца получают только один клубень; некоторые селекционеры пробуют также вырастить рассаду при благоприятных условиях и получить несколько клубней, чтобы оценить в первом клоновом поколении каждый генотип уже по нескольким растениям. Такая оценка надежнее, но при данной производительности труда оценивается, конечно, меньше генотипов. Это типичная проблема размеров, и решение таких задач является одной из самых сложных для селекционеров.

## 15.2. Поддерживающая селекция

В связи с вегетативным размножением поддерживающая селекция у клоновых сортов должна быть беспроблемной. Ни интрогрессия, ни расщепления не могут привести к генетическим изменениям сортов, а мутации очень редки. Тем не менее, поддерживающая селекция является важной, объемной и дорогой частью клоновой селекции, так как вегетативными частями растений переносится гораздо больше болезней, чем семенами.

Так, у картофеля переносятся многочисленные вирусы, бактерии и грибы. Особое значение в этом ряду имеют вирусные заболевания, с которыми невозможно бороться напрямую химическим способом. Эти вирусы распространяются посредством тли, поэтому традиционная поддерживающая селекция состоит из мероприятий, которые предотвращают распространение тлей.

Химическая борьба с тлей сочетается с выращиванием в местах, где тля практически отсутствует, например, на ветреном побережье Северного моря, или на прохладных высотах Шварцвальда. Возможности распространения вируса дополнительно сокращаются путем удаления всех видимых зараженных растений с поля, и возможно раннего уничтожения ботвы гербицидами.

Обнаружение вирусной инфекции очень сильно упрощается, благодаря **ELISA** (“*enzyme linked immunosorbent assay*” — «*твердофазный иммуноферментный анализ*»). Принцип этого метода состоит в реакции между вирусами и тестируемым растением, и антителом против этого виру-

вирусные  
заболевания  
картофеля

са. Эта реакция становится видимой благодаря ферментативно индуцированному цветообразованию. При практическом проведении некоторое количество сока, выдавленного из листьев картофеля, оценивается визуально по цветовой реакции тестовых пластин, с антителами. Таким образом, при поддерживающей селекции от каждого отдельного куста оценивают по одному клубню; только если клубень здоров, другие клубни этого куста используют для дальнейшего размножения.

получение  
посадочного  
материала,  
свободного от  
вирусов

Альтернативная возможность поддерживающей селекции лежит в том, что предполагается абсолютно безвирусный материал, получаемый в стерильных условиях, **размножение *in vitro***.

Растения после такого размножения возделываются в теплицах на небольшой площади, для получения «миниклубней». Эти миниклубни легко хранятся и транспортируются, образуя тем самым исходную основу для дальнейшего размножения в поле. Сначала безвирусный материал получают через **меристему**. Эта меристема прорастающих клубней картофеля является безвирусной, так как вирусы мигрируют из более старых клеток в молодые и отсутствуют в апикальных меристемах. Если растения регенерируют из кончиков меристем, то получают полностью безвирусный посадочный материал.

### 15.3. Следующие вопросы клоновой селекции

В этом разделе необходимо описать сначала некоторые особенности клоновой селекции, а затем возможные альтернативы вегетативному размножению.

#### Возвратные скрещивания и образование мутаций

Хотя селекция клоновых сортов является в принципе не сложной, очень трудно всё же объединить все желаемые свойства в одном генотипе. Это часто связано с очень большим числом селекционных целей, прежде всего, по наследованию комплексных признаков, и трудно предсказуемой полиплоидии. Поэтому здесь селекционный прогресс идет медленнее, чем по другим типам сортов, например, распространенные сорта картофеля, такие как “Bintje” или “King Edward”, возделывали более 100 лет. Еще большее значение имеют старые сорта у винограда (“Sylvaner”, “Riesling”), или яблони (“Golden Delicious”, “Cox Orange”), и чрезвычайно трудно вводить новые сорта винограда или яблони на рынок.

старые сорта  
имеют большое  
значение

Было бы очень интересно ввести в такие успешные сорта новые свойства (например, устойчивость) посредством возвратных скрещиваний. Но это у вегетативно размножаемых культур невозможно, потому что в этом случае сорта состоят из одного гетерозиготного генотипа. Если такой генотип скрещивается с донорным генотипом, то это приводит к большому расщеплению, и каждое последующее возвратное скрещивание приводит к новым расщеплениям.

классическое  
возвратное  
скрещивание не  
возможно

Оригинальный генотип теряется через эти скрещивания и позже не восстанавливается никогда.

Таким образом, у размножающихся вегетативным способом видов (культур) представляет особый интерес поиск спонтанных или индуцированных мутаций, и таким способом возникли многие сорта плодовых. Еще интереснее предложения генной инженерии, благодаря которой, например, в известные и сохраняемые сорта винограда могут передаваться гены резистентности от диких родственников, без изменения признаков вкуса и других качественных свойств.

→ Глава 11.2:  
Возвратное  
скрещивание

Генная инженерия?

### Полиплоидия

Как видно из таблицы 15.1, вегетативно размножаемые культурные растения почти все являются полиплоидами.

→ Таблица 15.1.

У аутополиплоидов обычно отмечаются нарушения мейоза и низкая фертильность, и поэтому вегетативное размножение культур имеет весьма важное значение. Такая ситуация наблюдается у клоновых сортов: используются почти исключительно вегетивные части растения, а семена для размножения почти не имеют значения.

→ Глава 12.3:  
Геномные  
мутации

У полиплоидов можно вести селекционную работу при различных уровнях пloidности. Так, у картофеля, благодаря опылению цветков тетраплоидного клона пыльцой определенного генотипа дикого вида *Solanum phureja* можно получать диплоидное потомство материнского клона (также называемый «дигаплоид»), за счет развития зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки. Благодаря культуре пыльников можно также получить гаплоидные растения, которые еще называют «моногаплоиды».

дигаплоид и  
моногаплоид

Для возврата к диплоидному состоянию выбирают растения, у которых произошло спонтанное удвоение хромосом; возврат к тетраплоидной ступени возможен путем дальнейшего спонтанного удвоения, или благодаря слиянию двух диплоидных протопластов. Различные состояния пloidности различаются не только по числу хромосом, но и по уровню гетерозиготности. Продуктивные сорта картофеля дол-

жны быть безусловно гетерозиготными, а кроме этого должны быть тетраплоидными; это соответствует генетической структуре современных сортов. В селекции диплоидный картофель имеет определенное значение, так как он легче скрещивается с диплоидными дикими видами, которые используются в качестве важных источников устойчивости.

### Выбор родителей для скрещивания

В схеме на рисунке 15.1 представлен селекционный процесс для единственного скрещивания. Но важно ясно себе представлять, что в одной селекционной программе любого года проводится большое число скрещиваний. Выбор родительских пар является очень важным шагом в создании сорта. Многие селекционеры осуществляют каждый год сотни скрещиваний; но затем в более поздних поколениях наблюдают, что выдающихся клонов от этих скрещиваний было очень немного. Если бы можно было предсказать, какие скрещивания будут наиболее перспективными, то можно было бы очень сильно уменьшить число скрещиваний, а из остальных, действительно перспективных скрещиваний, затем оценить больше потомства.

число  
скрещиваний

Большинство скрещиваний между родительскими парами подбираются на основе их собственной продуктивности; теоретические основы такого подхода особенно неудовлетворительны для клоновых сортов. Клоновые сорта должны быть, как уже упоминалось, в основном полиплоидные и высоко гетерозиготные. Происходящее расщепление при скрещивании таких сортов почти невозможно предсказать, и использование лучших родителей не приведет обязательно к лучшему потомству.

значение  
собственной  
продуктивности

Таким образом, существуют уже давно различные предложения в отношении совершенствования оценки родителей, однако, они до сих пор редко используются на практике.

Основная идея подбора лучших родительских пар состоит в том, что оцениваются не сами родительские клоны, но анализируется их пригодность в инбредном потомстве. Благодаря инбридингу становятся очевидны рецессивно наследуемые признаки (свойства), а кроме этого увеличивается генетическая изменчивость. В прежних методах анализа родителей инцухт достигался самоопылением родительских клонов. Существует элегантный способ получения полностью инбредных растений через гаплоиды, при котором все рецессивные гены легко распознаваемы. Такие гены в

селекции, конечно, трудно использовать, так как последующий тетраплоидный сорт должен нести на соответствующем локусе четырехкратно такую же рецессивную аллель.

Доминантные гены, напротив, уже распознаваемы в исходных тетраплоидных клонах и их можно использовать в обычных скрещиваниях не переходя к гаплоидам.

Анализ исходных родителей: использование гаплоидов?

### **Апомиксис (потомство без отцов)**

Существенное преимущество клоновых сортов состоит в том, что каждый желаемый генотип может постоянно размножаться без изменений. Но это может быть и большим недостатком, так как легко могут передаваться болезни, и поэтому поддерживающая селекция и производство посадочного материала очень дороги.

преимущества и недостатки клоновой селекции

Идеальной репродуктивной системой было бы вегетативное размножение через семена. Очень интересно для селекционеров растений, что такая идеальная репродуктивная система в природе фактически присутствует, это **апомиксис**. Апомиксис — формирование семян без участия мейоза, и получение семян, генетически идентичных материнскому растению.

определение: апомиксис

Но селекционные разработки с апомиктичными видами особенно затруднительны, и кроме мятлика лугового (*Poa pratensis*) и некоторых видов *Citrus*, апомиксис в селекции не используется.

Апомиксис был открыт в 1839 г., когда растения женской формы *Euphorbia* (молочай) из Австралии в Лондонском ботаническом саду образовали семена. Так как *Euphorbia* является двудомным растением и в Англию были ввезены только женские растения, то семена образовались без оплодотворения пыльцой. Сегодня апомиксис известен у 300 видов в 30 семействах растений. Так как апомиксис встречается также и у злаков, то в соответствии с «законом гомологичных рядов» возможно открытие апомиктичных форм у всех зерновых культур.

→ Глава 10.1: «гомологичные ряды»

Трудности в селекции апомиктов очевидна, она заключается в невозможности последующего создания новой изменчивости.

Как вести селекцию апомиктов?

Скрещивания у **обязательных апомиктов** невозможны, точнее говоря, после опыления чужеродной пыльцой все возникшие семена генетически идентичны материнскому растению. Встречаются иногда **факультативные апомикты**, или полностью половые растения. Если такие генотипы опыляют пыльцой с апомиктичных растений, то в по-

томстве встречаются растения, объединяющие признаки родителей, которые в свою очередь, благодаря апомиксису, могут дальше наследоваться. Но в таком потомстве от скрещивания апомиксис часто нестабилен. Поэтому широкое использование апомиксиса в селекции растений всё еще в будущем. Возможно, генноинженерные предложения, приведут к разрешению этой проблемы.

### Размножение картофеля через семена

Наконец, следует рассмотреть вопрос, могут ли вегетативно размножаемые виды размножаться семенами. Во многих странах имеются исследовательские проекты, в результате которых картофель размножается семенами. Так как растения картофеля иногда также называют «растения семенного картофеля», то для семян картофеля подыскивают недвусмысленное название. В Англии используют, собственно говоря, бессмысленные словосочетания “*botanical seed*” «ботанические семена», или “*true potato seed*” «истинные семена картофеля», сокращенно TPS.

преимущества

Использование семян имеет два существенных преимущества:

- многие важнейшие болезни картофеля не могут передаваться через семена, и
- для возделывания одного гектара картофеля требуется меньше, чем сто грамм семян, вместо нескольких тонн посадочного картофеля.

недостатки

Существует два больших недостатка:

- сеянцы картофеля всегда слаборослые и нежные, и
- крупные селекционно-методические преимущества клоновой селекции невозможно использовать.

важность для тропиков и субтропиков

Преимущества размножения через семена особенно интересны для развивающихся стран. В тропическом и субтропическом климате получение, хранение и транспортировка посадочного картофеля особенно затруднено. Кроме того, уровень урожая часто ниже, так как до 20% урожая необходимо оставлять в качестве посадочного материала. Возделывание сортов, размножаемых семенами было бы поэтому выгоднее, если они сравниваются по урожаю и доходам с клоновыми сортами.

Агрономические проблемы могут быть легче решены в развивающихся странах, чем в промышленно развитых странах, так как там можно вырастить рассаду, а позже вручную пересадить ее в поле. Несмотря на десятилетия исследований в этой области, полученный результат не позволяет вы-

ращивать картофель из ботанических семян в любой точке мира в более широком масштабе. В селекционных работах по картофелю, размножаемому семенами, по-прежнему господствуют довольно расплывчатые представления.

**Выводы:**

1. У вегетативно размножаемых культур первоначальная генетическая изменчивость получается благодаря скрещиванию. Растения от этого потомства больше не изменяются во время последующих вегетативных размножений и представляют собой фактически потенциальные сорта. В ряду селекционных питомников среди них идентифицируются наиболее ценные с селекционной точки зрения клоны.
2. Поддерживающая селекция у клоновых сортов служит, прежде всего, для получения посадочного материала, который свободен от вирусов и других возбудителей болезней. У картофеля для этого используется меристемная культура.
3. Дальнейшие особенности клоновой селекции заключаются в том, что отдельные гены не могут быть перенесены в существующие сорта, благодаря возвратным скрещиваниям. Чаще всего клоновые сорта, как например, картофель, являются полиплоидами. Поэтому можно работать селекционными способами на различных уровнях пloidности; сорт, как конечный продукт, конечно, должен быть полиплоидным и гетерозиготным. Апомиксис — очень интересный способ размножения, при котором семена образуются без полового процесса, и при этом генетически идентичны материнскому растению.

**Вопросы:**

1. В поколении сеянцев имеются в наличии в качестве генотипов все потенциальные сорта. Почему, несмотря на это, отбор в этом поколении может быть проблематичным?
2. Почему сертифицированный посадочный материал картофеля почти свободен от вирусов?
  - по причине изменения климата вирусы сегодня почти не играют роли;
  - современные сорта часто несут ген устойчивости из диких видов;
  - при поддерживающей селекции интенсивно отбирается безвирусный посадочный материал.

3. Какую цель имеет «меристемная культура»?
4. Почему возвратные скрещивания, в собственном смысле, не возможны у клоновых сортов?
5. Почему у вегетативно размножаемых культур чаще встречаются полиплоиды, чем виды, размножающиеся семенами?
6. Как можно получить гаплоидные растения у картофеля?
7. Почему использование апомиксиса в селекции затруднительно?

**Рекомендуемая литература:**

Раздел 21 в Sleper и Poehlman (2006) — картофель как пример.

Sleper D.A., Poehlman J.M. 2006. Breeding Field Crops 5<sup>th</sup> ed. Ames IA, USA: Blackwell.

## 16. Линейная селекция

- 16.1. Две классические селекционные схемы
- 16.2. Некоторые модификации
- 16.3. Оценка методов
- 16.4. Поддерживающая селекция
- 16.5. Рекуррентная селекция у самоопылителей

Линейная селекция отличается тем, что она использует два абсолютно различных метода: метод массового отбора и метод педигри. Сначала следует представить основные идеи этих методов, затем описать важнейшие модификации, и, наконец, попробовать оценить их. Глава включает описание очень важной поддерживающей селекции и краткое описание на долгосрочную селекционную стратегию, благодаря рекуррентной селекции.

«Первым продуктом скрещивания является заметная однородность. Напротив, во втором поколении встречается большая изменчивость. Пойдет насмарку, если не попытаться закрепить лучшие формы селекционными способами».

Курт фон Рюмкер  
(1859–1940)  
немецкий профессор  
и селекционер  
растений, в своём  
учебнике 1889 г.

### 16.1. Две классические селекционные схемы

Линейная селекция проводится у самоопылителей. Исходной точкой является скрещивание между двумя родительскими формами. В простейшем случае родители являются гомозиготными линиями, при этом поколение  $F_1$  является генетически однородным. В последующих поколениях предлагаются две различных стратегии: или отбор идет в  $F_2$  и во всех последующих поколениях между отдельными растениями или их потомствами, или же включает несколько поколений размножения без отбора и ожидает получения в дальнейшем гомозиготных линий. О третьей возможности, а именно, получении гомозиготных линий в одном питомнике, мы позже поговорим.

При **методе педигри** (англ. *pedigree method*) отбор отдельных растений проводят в поколении  $F_2$  (рис. 16.1, слева). Потомство каждого отобранного растения возделывается в следующих поколениях в виде ряда в питомнике. В поколении  $F_3$  отбирают лучшие ряды, и затем внутри этих рядов лучшие отдельные растения. Потомство этих отобран-

отбор на трех уровнях

оценка отдельных растений очень не надёжна

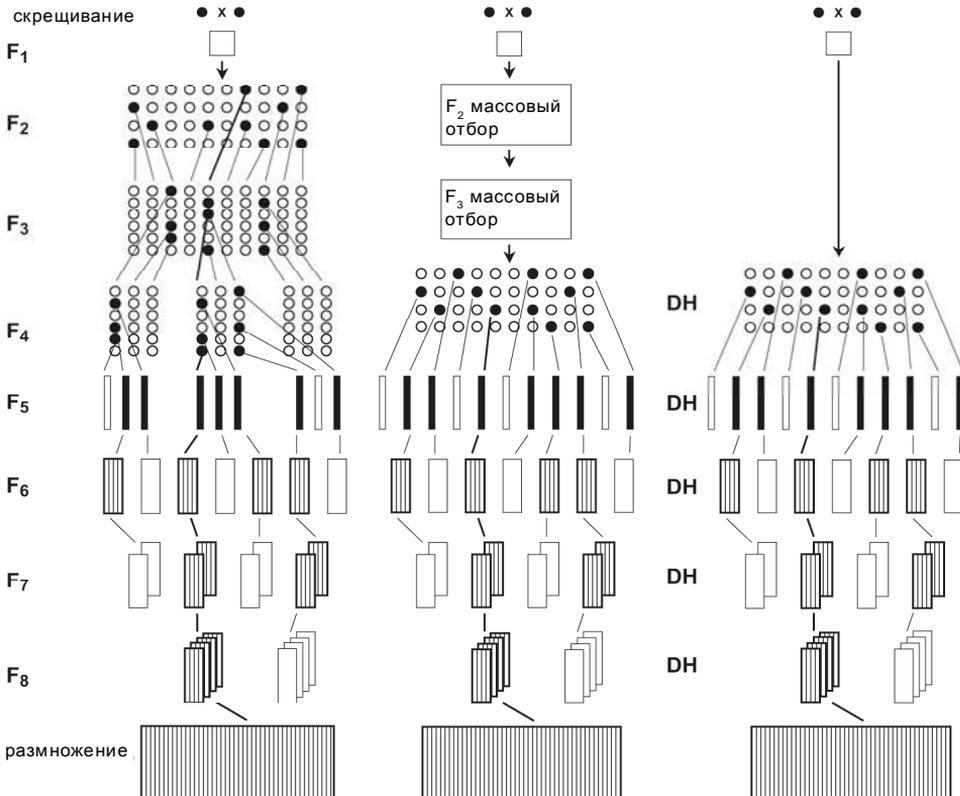
**Рис. 16.1.** Три селекционных схемы для линейной селекции: метод педигри (слева), метод массового отбора (середине) и метод двойных гаплоидов (справа).

ных растений в  $F_4$  возделывают, располагая по родству. Внутри этих семей отбираются лучшие ряды, а внутри них лучшие отдельные растения.

При **массовом методе** (англ. *bulk method*) весь убранный в  $F_2$  урожай объединяется и в последующих поколениях высевается всегда случайная выборка от этого урожая (рис. 16.1, середина). Эти поколения от массового отбора подвергаются только воздействию естественного отбора. Если растения достигли достаточно высокой степени гомозиготности, они возделываются отдельно и отбор начинается между ними.

Оценка отдельных растений затруднена по двум причинам:

- их генетическая ценность очень сильно модифицируется случайным влиянием окружающей среды
- растения в ранних поколениях являются еще очень гетерозиготными и в ближайших поколениях могут расщепляться на очень различные генотипы.



Поэтому основной идеей метода педигри, о чем впрочем, говорит название (родословная), является оценка генетического потенциала отдельного растения по их потомству и по их родству. Таким образом, могут достаточно надежно оцениваться такие признаки, как высота, поражаемость болезнями и время созревания.

В ряде поколений (на рис. 16.1 до  $F_5$ ) отдельные растения не отбирают, а потомство оценивают и убирают целыми рядами. После чего и метод массового отбора и метод педигри уже идентичны. Генотипы достигли высокой степени гомозиготности, и осталась задача идентификации лучших чистых линий. Это делается также, как и при клоновой селекции, благодаря постепенному сужению испытываемых образцов и растущей достоверной продуктивности. Поэтому, как видно на рисунках 15.1 и 16.1, последние пять поколений идентичны.

Оценивая селекционные схемы поверхностно, может показаться, что метод массового отбора менее затратный, так как при этом при отборе выпадают расщепляющиеся поколения. Это, однако, введение в заблуждение: хотя начинается отбор при методе массового отбора позже, но так как, материал заранее не был оценен, он должен оцениваться в большем объеме. F.W. Schnell сохранил в своих лекциях эти оба селекционных метода с двумя различными стратегиями, чтобы сравнить их для изучения: либо, студенты в начальных семестрах трудятся неохотно, а к концу начинают работать больше, и это соответствует массовому отбору, либо распределяют затраты труда равномерно по всему учебному году, и это характерно методу педигри. Оба пути могут привести к успеху. Современная модульная система обучения соответствует четко второй стратегии.

Хотя метод массового отбора представляется более простым, с исторической точки зрения это более молодой метод. Метод педигри был известен и употреблялся в 19-м веке. Метод массового отбора, напротив, был создан только в начале 20-го века, прежде всего благодаря работам шведского селекционера в области зерновых культур, Германа Нильссона-Эле. Сегодня метод педигри широко распространен, но имеются успешные селекционеры, которые используют метод массового отбора. Прежде чем мы перейдем к оценке методов, следует рассказать о некоторых модификациях обеих основных схем.

→ Рисунок 15.1

Сравнение обоих методов: различные затраты?

## 16.2. Некоторые модификации

### Индивидуальный отбор

Первоначальной идеей массового отбора является использование естественного отбора для селекционного прогресса. Так, следует ожидать, что аллели устойчивости к болезням или зимостойкости во время поколений массового отбора увеличиваются в своей частоте.

использовать  
естественный  
отбор

Естественный отбор, конечно, также идет и в направлении, которое нежелательно при селекционном отборе. Так, например, у зерновых культур высокие растения более конкурентоспособны, и генотипы с большим числом мелких семян переносят этот признак в следующие поколения, и их доля возрастает. Кроме того, генетические взаимодействия внутри потомств при массовом отборе подлежат влиянию случайных факторов, что нежелательно. Так, большинство растений в более поздних поколениях являются такими же как и в  $F_2$  растений (двойной отбор), в то время, как другие являются выдающимися.

избегать  
естественного  
отбора

В связи с этими рассуждениями развился **индивидуальный отбор** (англ. *Single seed descent*), при котором случайные отборы избегаются. В каждом поколении, от каждого растения случайно отбирают семена, которые затем высевают. Таким образом, позже любое растение из  $F_2$  представляет собой линию, со всем случайно взятым от этого растения теоретически возможным потомством.

Индивидуальный отбор является более, чем только технической модификацией поделяночного отбора, так как лежащие в основе этого мысли различаются: если при поделяночном отборе должен использоваться естественный отбор, то при индивидуальном отборе он избегается. Условия окружающей среды при индивидуальном отборе не имеют значения, и при этом для облегчения селекционного процесса он может осуществляться в теплицах, или полностью в других климатических зонах. Прежде всего, у яровых культур можно получить за год два–три урожая.

### Удвоенные гаплоиды

У многих культур относительно легко получить гаплоидные растения. Если у таких растений набор хромосом удваивается спонтанно или благодаря обработке колхицином, возникают полностью гомозиготные диплоидные растения, называемые коротко дигаплоиды.

→ Глава 11.3:  
Геномные мутации

Исходя из того, что методы для получения удвоенных гаплоидов не имеют избирательного эффекта, тогда дигаплоиды представляют собой случайную выборку гамет  $F_1$  растений.

Получение дигаплоидов соответствует по своему результату индивидуальному отбору; вместо ряда поколений с естественным переопылением, гомозиготность достигается искусственно, в процессе одного питомника (рис. 16.1, справа). Значительным преимуществом является то, что укорачивается селекционный процесс.

гомозиготность за один питомник: облегчение селекции

**Массовый отбор однократный**

Недостатком всех схем, представленных на рисунке 16.1, является то, что урожайность учитывается поздно, только в поколении  $F_5$ .

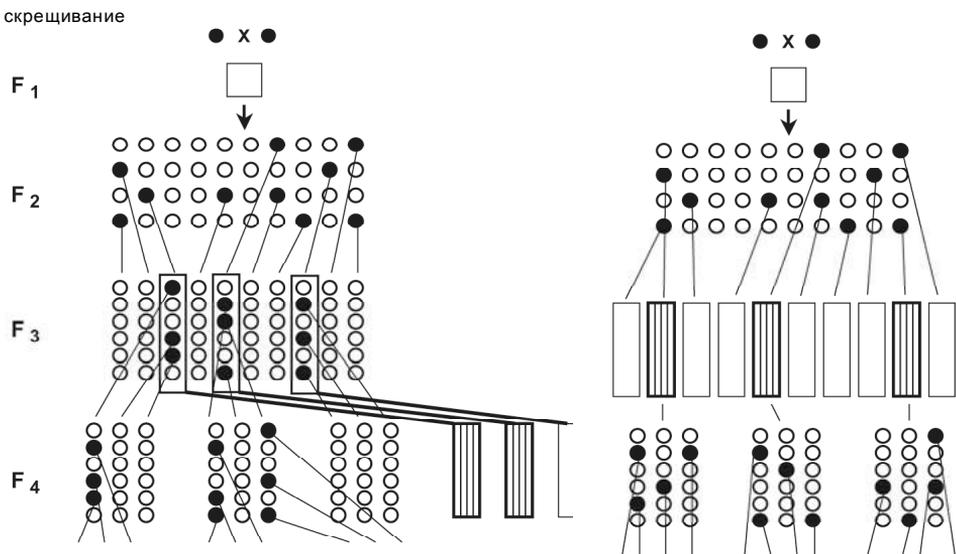
→ Рисунок 16.1.

Хотя и в методе массового отбора, и в методе педигри существуют модификации, при которых возможность учета урожая предоставляется в более ранних поколениях.

Метод педигри с ранней оценкой

При данном отборе потомства не нужно отслеживать к поколению  $F_1$ , а к отдельным растениям более поздних поколений. Чаще всего используется отбор в  $F_2$  (рис. 16.2). Массовый отбор однократный описывается, в принципе, как массовый отбор. Но одновременно проводится оценка урожайности в промежутке между отборами индивидуальных растений. Более поздний отбор отдельных растений начи-

**Рис. 16.2.** Оценка на урожайность в ранних поколениях (слева метод педигри, справа массовый метод однократный)



нают не с потомства от первоначального скрещивания, а из предварительно отобранной части этого скрещивания.

Подобно однократному массовому методу, при методе педигри также может проводиться оценка на урожайность в ранних поколениях. В отбираемых рядах оценивают, как и по основной схеме, лучшие индивидуальные растения. Но остальные растения этих рядов также убирают; они служат посевным материалом для делянок на следующий год, при котором устанавливается урожай, но не используются для дальнейшей селекции.

### **Выбор родительских пар и отбор между скрещиваниями**

В селекционной схеме представлено только одно скрещивание, но в действительности ежегодно одновременно проводится много скрещиваний. Поэтому можно задать вопрос, в какое время и каким образом проводить отбор между скрещиваниями. Наиболее ранняя возможная точка отсчета по времени для такого отбора должна проводиться перед скрещиванием, а именно при выборе родительских пар. Некоторые селекционеры выбирают родительские пары очень тщательно, делая при этом не очень большое число скрещиваний в год, от 30 до 50, и оценивают эти скрещивания по многим потомствам. Другие селекционеры, напротив, имели опыт, что исходя из признаков и свойств родителей, можно достаточно точно предсказать успех скрещивания.

Много скрещиваний, или мало?

Поэтому они делают «навскидку» большое число скрещиваний, часто несколько сотен, а затем принимают решение с оценкой по потомству, какие скрещивания проводить селекционеру дальше.

При каждом отборе рассматриваются всего две величины, коэффициент популяционной средней и генетическая изменчивость, которые определяют селекционный успех. Соответственно получают его при перспективах успеха скрещивания от средней оценки всех линий и от изменчивости между ними. Средняя показателей всех линий соответствует упрощенному предположению средней обеих родителей, значит должны скрещиваться только родители, которые выделяются по своим хозяйственно-ценным признакам. Изменчивость между линиями тем больше, чем генетически различнее родители, значит должны скрещиваться только те родители, которые генетически удалены друг от друга. Такая мысль приводит к дилемме: почти всегда луч-

шие родители родственны друг другу и имеют совместных предков.

Если ищут генетически далеко удаленных родителей, то они, как правило, также удалены от лучшего селекционного материала по продуктивности и часто не адаптированы климатически.

Не всегда родительскими парами для скрещивания являются две гомозиготные линии. Очень распространены комплексные скрещивания, например, между  $F_1$  из двух линий и одной третьей линией, или между двумя  $F_1$ .

Если одна из родственных родительских линий имеет особенно хорошие свойства, то могут проводиться возвратные скрещивания с этой линией, чтобы повысить долю аллелей из этой линии в потомстве.

Для отбора между скрещиваниями, кроме визуальной оценки, имеется еще ряд методов. Наиболее простым является проверка на продуктивность методом массового отбора в  $F_3$ . Конечно, может прогнозироваться только средняя продуктивность линий. Теоретически, лучшим показателем поэтому является продуктивность  $F_1$ , так как она зависит как от средней родителей, так и от гетерозиса; гетерозис является мерой для генетического различия родителей и поэтому для ожидаемой изменчивости между линиями.

Оценка продуктивности в  $F_1$  предполагает, конечно, получение достаточного количества семян от скрещивания, что, как правило, очень затратно.

Теоретически, еще более точные методы по прогнозированию перспектив успешного скрещивания (англ. *cross prediction*) были созданы в 1960-е гг. в Бирмингемском университете. Наиболее простой состоит в следующем, в  $F_2$  убирают случайные растения, а затем их потомство, уже в качестве  $F_3$ -линий оценивают на делянках. Так можно прогнозировать как средний показатель, так и изменчивость ожидаемых линий.

Конечно, это связано с растущими затратами, и у большинства культур (видов) трудно получить от отдельного растения достаточное количество семян для достоверной оценки на урожайность. Поэтому эти методы для отбора между скрещиваниями на практике почти не применяются. Исходя из этого, недостаточно рассматривать селекционную цель всегда как комплекс из многих признаков. Непосредственно при подборе родителей и отборе между скрещиваниями видно, что селекция растений часто основывается

высокая средняя оценка и большая изменчивость: дилемма

комплексные скрещивания

ранняя оценка по потомству

прогноз средней оценки и изменчивости

на опыте и интуиции, а не на точных расчетах. Уже упомянутый «взгляд селекционера» имеет большое значение также и при планировании скрещиваний.

### 16.3. Оценка методов

Если имеется несколько методов, то всегда возникает вопрос, какой из них является лучшим. Метод массового отбора и метод педигри сравнивали в сотне научных экспериментов, но универсальный ответ на этот вопрос не был получен. Выбор селекционного метода зависит от материала и целей селекции и выбирается селекционером в зависимости от конкретной ситуации, которая при этом складывается.

Принципиальное различие между методом педигри с одной стороны, и методом массового отбора, или методом удвоенных гаплоидов, с другой стороны лежит в отборе на стадии ранних поколений. Только если отбор эффективен в расщепляющихся поколениях, метод педигри может иметь преимущества, в других случаях проще и лучше использовать метод массового отбора, или удвоенных гаплоидов, которые охватывают общую изменчивость скрещивания.

#### Возможности отбора в ранних поколениях

«желаемые»  
генотипы

Проследим некоторые теоретические размышления о возможностях отбора в ранних поколениях, особенно в  $F_2$ . Рассмотрим сначала случай, когда благоприятные аллели действуют рецессивно. В этой ситуации желаемые генотипы должны нести соответствующие гомозиготные аллели, чтобы они проявились. Как показывают данные таблицы 16.1, такие генотипы в популяции удвоенных гаплоидов всегда чаще, чем в  $F_2$ .

Табл. 16.1. Частота желаемых и пригодных генотипов в популяции удвоенных гаплоидов и в популяции  $F_2$  (по Link и Becker, 2010)

Лokusы	Удвоенные гаплоиды	$F_2$ желаемые	$F_2$ пригодные
1	1/2	1/4	3/4
2	1/4	1/16	9/16
3	1/8	1/64	27/64
4	1/16	1/256	81/256 $\approx$ 1/3
6	1/64	1/4096	729/4096 $\approx$ 1/6
8	1/256	1/65536	6561/65536 $\approx$ 1/10
16	1/65536	1/4294967296	43046721/4294967296 $\approx$ 1/100
N	(1/2) <sup>N</sup>	(1/4) <sup>N</sup>	(3/4) <sup>N</sup>

Только по одному расщепляющемуся гену в  $F_2$  существует одна четверть растений, гомозиготных по рецессивной аллели, у линий, созданных методом удвоенных гаплоидов, напротив, половина. При большем числе генов это различие становится еще более четким: уже при двух расщепляющихся генах в  $F_2$  только  $1/16$ , а у линий, созданных методом удвоенных гаплоидов, напротив,  $1/4$ . Это рассуждение говорит против отбора в  $F_2$ , и поэтому против метода педигри и за метод массового отбора или за метод удвоенных гаплоидов.

Но если желаемая аллель действует доминантно, то ситуация выглядит полностью по-другому. При расщепляющемся гене в  $F_2$ , только  $1/4$  растений гомозиготны по доминантной аллели, а  $3/4$  несут этот ген, или в гомозиготе, или в гетерозиготе. Эти растения фенотипически выявляются и могут отбираться, и обозначаются они как «пригодные».

«пригодные  
генотипы»

Большинство этих пригодных генотипов в  $F_2$  являются, конечно, еще гетерозиготными, и пока не гомозиготными желаемыми генотипами. Как видно из данных таблицы 16.1, частота пригодных генотипов в  $F_2$  чаще, чем частота желаемых генотипов при методе удвоенных гаплоидов и это различие тем больше, чем больше наблюдается генов. Метод педигри является более эффективным, когда благоприятные аллели наследуются преимущественно доминантно.

Такое теоретическое преимущество метода педигри может реализовываться, если «пригодные генотипы» действительно могут выявляться на ранних стадиях. Это может проводиться только при визуальном отборе по индивидуальным растениям и только в одной среде, и успех такой селекции зависит от того, насколько велика генетическая изменчивость материала, как много учитывается признаков, как велика их наследуемость, благоприятны ли для отбора условия окружающей среды, и, наконец, насколько надежной является глазомерная оценка селекционера («взгляд селекционера»).

это зависит  
от взгляда  
селекционера  
(интуиции)

### Маркерный отбор

Если для благоприятных аллелей используются молекулярные маркеры, то следует учитывать рассмотренные в предыдущем абзаце соображения, и в этом случае не является значимым, наследуется ли желаемый признак доминантно или рецессивно. Желаемые генотипы встречаются в популяциях удвоенных гаплоидов много чаще, чем в  $F_2$ , о чем ранее говорили. Когда популяция удвоенных гаплоидов со-

→ Таблица 16.1

здается от растений в  $F_1$ -скрещивании, в такой популяции желаемые генотипы встречаются много чаще, чем в  $F_2$ , но выдающиеся очень редки, если мы учитываем много генов. Так, например, по 16 генам нужно получить 65000 линий удвоенных гаплоидов, чтобы можно было ожидать определенный желаемый генотип. В  $F_2$ , напротив, имелось бы одно растение требуемого генотипа из 100 (табл. 16.1). Из этих рассуждений следует, что гораздо эффективнее сначала идентифицировать требуемые генотипы с помощью маркеров в  $F_2$ , а затем получить линии удвоенных гаплоидов, чем получать напрямую одну неотобранную популяцию удвоенных гаплоидов из  $F_1$ .

### Использование удвоенных гаплоидов

В заключение необходимо остановиться на нескольких пунктах применения удвоенных гаплоидов. Преимущество удвоенных гаплоидов лежит в экономии времени, так как гомозиготные растения получают за одно поколение, вместо 3–5 поколений самоопыления. Если учитывать, что при индивидуальном отборе часто возможно получение нескольких поколений в год в защищенном грунте, то выигрыш времени при использовании удвоенных гаплоидов, в зависимости от культуры, находится от года до 2–3 лет. Также следует учитывать, что сэкономленное время при других методах не теряется, но может использоваться для отбора.

Табл. 16.2. Временное сравнение традиционной селекции и использования удвоенных гаплоидов (Möllers, 1998)

Год	Традиционная селекция	Удвоенные гаплоиды (стандартный метод)	Удвоенные гаплоиды (ускоренный метод)
1	$P_1 \times P_2$	$P_1 \times P_2$	$P_1 \times P_2$
2	$F_1$	Получение линий методом удвоенных гаплоидов	Получение линий методом удвоенных гаплоидов /если это применимо <i>in vitro</i> клонирование
3	$F_2$ наблюдения	Промежуточное размножение	Наблюдения/оценка
4	$F_3$ наблюдения	наблюдения	LP в нескольких местностях
5	$F_4$ – LP в одной местности	LP в нескольких местностях	LP в нескольких местностях
6	$F_5$ – LP в нескольких местностях	LP в нескольких местностях	Официальная проверка
7	$F_6$ – LP в нескольких местностях	Официальная проверка	
8	Официальная проверка		

LP — оценка продуктивности

Как велик выигрыш времени благодаря использованию удвоенных гаплоидов, зависит от технических характеристик. В таблице 16.2, на примере рапса, сравниваются два метода, использование удвоенных гаплоидов и, классический метод педигри.

У рапса очень трудно получить достаточное количество семян для полевых исследований от растений, полученных методом удвоенных гаплоидов. Оттого часто в теплице проводится еще промежуточное размножение (стандартный метод), и выигрыш во времени составляет тогда один год. Второй год можно выиграть, если уже получили достаточное количество семян для полевых исследований от первоначальных растений, полученных методом удвоенных гаплоидов (например, растения перед цветением клонировались *in vitro*). Опыт получения у рапса линий, полученных методом удвоенных гаплоидов из микроспор, был опубликован уже в 1982 г., и все селекционеры используют сегодня этот опыт. Но опрос немецких селекционеров рапса (2006) показал, что технические затраты всё еще очень высоки, что в среднем у одной трети скрещиваний, которые оцениваются особенно перспективными, используются линии, полученные методом удвоенных гаплоидов.

пример: метод  
удвоенных  
гаплоидов у рапса

Иногда в литературе цитируются и другие преимущества удвоенных гаплоидов, что у них отбор легче, так как непосредственно видны рецессивно наследуемые признаки. Но это не является особым преимуществом удвоенных гаплоидов; следует еще раз указать, что удвоенные гаплоиды генетически идентичны линиям, полученным методом индивидуального отбора. В самом деле, они, конечно, не полностью идентичны, но отличаются по двум пунктам:

- удвоенные гаплоиды полностью гомозиготны, тогда как линии, полученные методом индивидуального отбора, имеют еще известную часть гетерозиготности, и
- у удвоенных гаплоидов есть рекомбинации между тесно связанными генами только наполовину, чаще, чем у линий, которые получены самоопылением.

Различие между удвоенными гаплоидами и линиями, полученными методом индивидуального отбора

От переводчика: удвоенным гаплоидам присуща инбредная депрессия, поэтому надеяться на создание высокоурожайных линий из сортов — бессмысленно. Роль удвоенных гаплоидов велика при их использовании в качестве родительских форм  $F_1$  гибридов.

### 16.4. Поддерживающая селекция

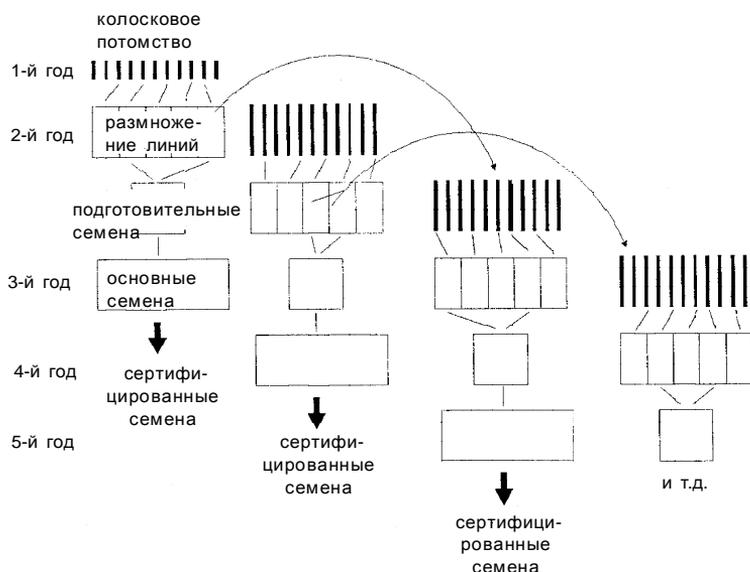
Поддерживающая селекция состоит, в принципе, в том, чтобы каждый год отбирать отдельные растения или отдельные колосья, потомство которых на следующий год выращивается отдельно. Любое потомство, которое по каким-либо свойствам отклоняется от описания сорта, отбраковывается, а оставшееся размножается дальше. Этот процесс представлен на рисунке 16.3. Сначала тщательно отбирают колосья, которые по своему внешнему виду полностью соответствуют сорту. Эти колосья на следующий год высевают и наблюдают как отдельное потомство, а все отклоняющиеся формы отбраковывают. Еще через год возделывание ведется уже на больших делянках, и еще раз производится оценка, при необходимости проводится и качественный анализ. Для дальнейшего размножения используют соответствующие делянки со всеми сортовыми признаками.

примеси,  
мутации,  
расщепления

Любая поддерживающая селекция имеет своей целью очистить сорт от примесей и мутаций.

У линейных сортов поддерживающая селекция необходима еще и потому, что могут происходить генетические расщепления. Линейные сорта, строго говоря, существуют только из одного генотипа, если они произошли от гаплоидного растения. Во всех других случаях, напротив, имеется определенная генетическая изменчивость.

**Рис. 16.3.**  
Схема поддерживающей селекции линейного сорта.



Хотя поддерживающая селекция по своим основам очень проста, в техническом проведении она очень затратна. Селекционные фирмы, которые имеют широко распространенные сорта, часто используют равные доли своих ресурсов и на поддерживающую селекцию, и на новую селекцию. Особенно, если новые сорта быстро размножают на больших делянках, они могут быть достаточно изменчивы и поэтому позже необходимо вести поддерживающую селекцию снова на отдельных растениях.

сестринские  
линии

Некоторые селекционеры создают свои сорта из нескольких линий, которые морфологически выглядят одинаково, но генетически различаются. Такие линии расходятся в более поздних поколениях на различные сестринские растения. Линии поддерживаются раздельно, а сорт вновь смешивают из линий. Если после многих лет возделывания наблюдаются линии, восприимчивые к болезням или имеющие другие признаки качества, то они должны удаляться. Кроме того, многие селекционеры уверены в том, что значительная изменчивость внутри сорта благоприятно воздействует на стабильность урожая.

## 16.5. Рекуррентная селекция у самоопылителей

Рассуждения о рекуррентной селекции уже были описаны в главе 1. Первоначально это понятие использовалось в селекции кукурузы для определенного селекционного приема. Но сегодня принято, все приемы непрерывного улучшения селекционных популяций обозначать, как рекуррентная селекция.

→ Рисунок 1.2.  
Рекуррентная  
селекция

Основной идеей рекуррентной селекции у самоопылителей является непрерывное улучшение базисной популяции, и исходя из этого идет создание улучшенных линий. Систематическая рекуррентная селекция проводится, конечно, у самоопылителей до сих пор очень редко. Она может, например, выглядеть так: лучшие линии от удвоенных гаплоидов рекомбинируют друг с другом, при этом их скрещивают между собой во всех возможных комбинациях. Так возникает новая, улучшенная популяция. Из этой популяции вновь получают удвоенные гаплоидные линии и могут начинать следующий цикл. Кроме того, было предложено сохранять в таких популяциях ген мужской стерильности, чтобы уменьшить большое число необходимых ручных скрещиваний. Именно тогда убирают только растения со

стерильной пыльцой, когда пыление до определенной степени захватывает всю популяцию.

Важнейшим вопросом является, насколько сильно должен осуществляться отбор, то есть, как много отселектированных генотипов должны рекомбинироваться. На этот вопрос нет простого ответа. Маленькие популяции приводят к инцухту и дрейфу, а при долгосрочном отборе популяции с 20 рекомбинирующими растениями за цикл считаются «маленькими». Основной идеей рекуррентной селекции является поддержание изменчивости при медленном росте уровня популяции, а это требует достаточного объема популяции. Это, конечно, ограничивает возможности к очень сильному отбору.

объем популяции и  
интенсивность  
отбора

### **Выводы:**

1. В линейной селекции имеются различные основные селекционные схемы. При использовании метода массового отбора общее потомство от скрещивания размножается в течение нескольких поколений без естественного отбора, для получения максимально гомозиготных растений. При использовании метода педигри, напротив, в поколении  $F_2$  и в последующих поколениях уже производят отбор отдельных растений. При использовании обоих методов очень важен выбор родителей для скрещивания.
2. У обеих основных схем имеются многочисленные модификации. Важнейшим вариантом массового отбора является применение линий, полученных методом удвоенных гаплоидов; которые являются полностью гомозиготными линиями и могут получаться за один селекционно-технологический прием. Важность метода педигри особенно возрастает, если в начальных поколениях параллельно с созданием линий проводится оценка продуктивности.
3. Желаемые гомозиготные генотипы появляются в линиях, полученных методом удвоенных гаплоидов, много чаще, чем в поколении  $F_2$ . Если пригодные гетерозиготные генотипы могут выявляться с помощью молекулярных маркеров, то отбор в поколении  $F_2$  очень эффективен.
4. Поддерживающая селекция состоит в постоянном отборе потомства по сортотипичному виду. Она служит, прежде всего, для очищения от расщеплений, еще не до конца гомозиготных растений.
5. Также у самоопылителей использование рекуррентной селекции имеет смысл. Если популяция создается,

и, благодаря отбору улучшается, тогда из такой улучшенной популяции с большой вероятностью могут создаваться линейные сорта.

**Вопросы:**

1. Откуда метод педигри ведет свое наименование?
2. Что понимают селекционеры растений под понятием «отбор»?
3. При линейной селекции, также как и при клоновой селекции селекционный процесс начинается с скрещивания двух родителей. При клоновой селекции отбор начинается уже в поколении  $F_1$ , тогда как при линейной селекции наиболее ранний только в поколении  $F_2$ . Что является основой этого различия?
4. По причине каких основ линейной селекции затруднительно оценивать хозяйственно-ценные свойства генотипов в ранних поколениях?
5. Почему не всегда желателен естественный отбор с селекционной точки зрения?
6. Что является индивидуальным отбором?
  - Целевая уборка крупного зерна от каждого растения потомства от скрещивания, чтобы облегчить отбор;
  - Случайная уборка только одного зерна от каждого растения одного потомства скрещивания, чтобы исключить естественный отбор;
  - Способ для значительного использования генетических ресурсов в селекции Пшеницы при использовании дикой однозернянки.
7. Если родительские пары для скрещивания несут по 100 генов различных аллелей, насколько, в среднем, эти гены у растений поколений  $F_4$  будут еще гетерозиготны (рис. 16.1)? (ссылка: сравните главу 6)
8. Если потомство  $F_1$  от скрещивания показывает большой гетерозис: то это указывает на то, что потомство от этого скрещивания может показывать высокий средний показатель, или высокую изменчивость?
9. Что понимают под понятием «пригодный» генотип?
10. Какие три основы необходимы для поддерживающей селекции у самоопылителей?

**Рекомендуемая литература:**

Наглядные примеры селекции сортовых линий у пшеницы и риса в Sleger и Poehlman (2006); Link и Becker (2010) о концепции «желательных» и «пригодных» генотипов.

Link W., Becker H.C. 2010. Markergestützte Selektion der optimalen DH-Linie // 60. Tagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs 2009. S.77–80.

Sleper D.A., Poehlman J.M. 2006. Breeding Field Crops 5<sup>th</sup> ed. Ames IA, USA Blackwell.

## 17. Гибридная селекция

### 17.1. Механизм создания гибридов

### 17.2. Гибридная селекция у самоопылителей

### 17.3. Гибридная селекция у перекрёстников

### 17.4. Производство семян и поддерживающая селекция

*«Селекция гибридов — это путь для богатых капиталистов, чтобы тратить свои деньги».*

Тадеуш Вольский  
(1924–2005)  
польский селекционер ржи.

Гибридная селекция является единственным селекционным методом, при котором гетерозис может использоваться целенаправленно для создания сортов. Гибридные сорта (гибриды) имеют растущее значение в сортименте (табл. 17.1). У кукурузы и сахарной свеклы в Германии возделываются исключительно гибриды, кроме этого гибридная селекция распространена у ржи, рапса, подсолнечника, многих овощных и декоративных культур. В этой главе представлен обзор создания гибридов, объясняются особенности селекции гибридов у самоопылителей и перекрестноопыляемых растений и представлены вопросы поддерживающей селекции и семеноводства.

**Табл. 17.1. Значение селекции гибридов в Германии (число допущенных сортов 2009)**

	Обычные сорта	Гибридные сорта
Сахарная свекла	0	89
Кукуруза на силос	1	187
Озимая рожь	16	19
Озимый рапс	43	21
Озимая пшеница	107	4
Озимый ячмень	66	1

### 17.1. Механизм создания гибридов

Гибридные сорта создаются благодаря контролируемому скрещиванию двух родительских компонентов. Получение семян гибридов для возделывания на больших площадях требует разработки **способа создания гибридов**, благодаря исключению самоопыления и надежному обеспече-

определение:  
гибридные сорта

нию переопыления. При этом существуют три принципиальных возможности: механический путь, при котором скрещивания производятся вручную, химический путь, посредством гаметоцидов и генетический путь с набором различных возможностей.

### **Ручные скрещивания**

Получение семян после ручных скрещиваний является трудоемким и дорогим процессом. Исключением является кукуруза; она дает на основе морфологии своего цветка идеальные предпосылки для селекции гибридов. Мужские цветки находятся на самом верху растения и самоопыления можно легко избежать, если у материнского компонента перед началом цветения удаляется метелка. Если такие кастрированные растения кукурузы возделываются совместно с мужскими донорами пыльцы, то с них убирают гибридные семена, завязавшиеся в результате скрещивания.

семена дороже  
золота

Кроме кукурузы семена гибридов вручную производят у томата. Так как цветки являются обоеполыми, необходима кастрация бутонов у материнской линии и опыление их пыльцой собранной с мужской линии, а это очень затратно, но от каждого отдельного опыленного бутона завязывается плод, в котором находится более 100 семян, тогда как у зерновых из одного цветка формируется одна зерновка. Кроме того, гибридные семена томата очень дороги: один килограмм семян может стоить дороже, чем один килограмм золота.

### **Гаметоциды**

Гаметоциды являются веществами, которые приводят к тому, что обрабатываемые ими растения не образуют фертильной пыльцы. Благодаря обработке гаметоцидами материнские компоненты гибридных сортов могут кастрировать химически. Идеальные гаметоциды должны выполнять два условия:

- стерильность пыльцы должна быть полной и надежной, действие должно быть независимо от погоды и по возможности мало зависимо от состояния развития растения во время применения, и
- гаметоцид не должен иметь нежелательных побочных явлений, то есть у обрабатываемых растений не должна подвергаться влиянию женская фертильность, или другие хозяйственно-ценные признаки, и не должен обладать мутагенным эффектом.

Очень трудно, получить эффективный гаметоцид. Некоторые вещества, которые соответствуют вышеназванным требованиям, на практике не применяются, так как высоко токсичны для человека.

Сегодня, гаметоциды (англ. “*hybridizing agents*”) используются для получения гибридных сортов пшеницы, при этом семена гибридов производят, как правило, во Франции, так как используемое средство в Германии не разрешено.

Также основным вопросом является, должен ли вестись поиск элегантных решений по введению новых, дополнительных групп аграрных химикатов. Возможно, гаметоциды могут стать ценным средством для селекционера и при получении семян заменить очень дорогой ручной труд.

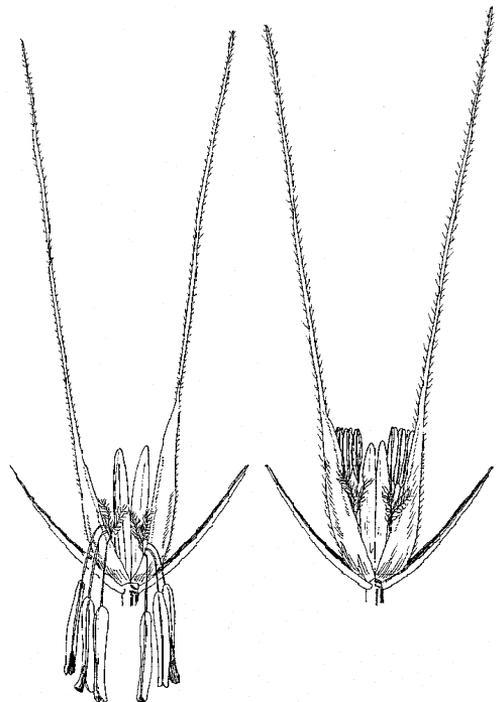
### Генетические гибридные механизмы

У всех культур иногда встречаются растения, которые не производят фертильную пыльцу без ручной, или химической кастрации. Рисунок 17.1 показывает цветок стерильного в отношении пыльцы растения ржи: в сравнении с фертильным растением пыльники у него в размере очень сильно уменьшены, не выдвигаются из цветка, высыхают, вместо того, чтобы разорваться и освободиться от пыльцы. В отдельных случаях такие пыльники вообще не содержат пыльцы.

Стерильность пыльцы может иметь различную природу. Для селекции гибридов важнейшей является генетическая система, которая основана на взаимодействии генов цитоплазмы и клеток ядра, **ядерно-цитоплазматическая стерильность пыльцы** (англ. *cytoplasmic male sterility, CMS*). ЦМС основана на изменении митохондриальной ДНК, которая в комбинации с определенными генами ядра ведет к стерильности пыльцы, комбинация с другими генами ядра, напротив, приводит к полной фертильности растения. Ген ядра, в результате которого получают стерильность пыльцы, называют ген-закрепитель стерильности (англ. *maintainer*), а ген восстанавливающий фертиль-

получение гибридной пшеницы

**Рис. 17.1.** Нормальные (слева) и стерильные в отношении пыльцы цветки ржи (справа).



### Вставка 17.1: ЦМС – система для получения гибридных семян

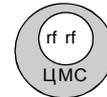
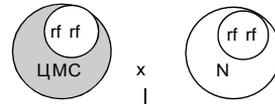
Использование **цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС)** требует двух типов цитоплазмы (которые различаются по геному митохондрий):

-  ЦМС — цитоплазма, вызывающая мужскую стерильность (ЦМС-плазма)
-  N — «нормальная» цитоплазма (N-плазма)

Растения с ЦМС-плазмой, которые оплодотворяются с N-плазмой имеют исключительно стерильное потомство, так как митохондрии наследуются по материнской линии. Так можно размножать стерильные в отношении пыльцы генотипы, на которых получают гибридные семена. Эти гибриды также стерильны по пыльце. Для получения фертильных по пыльце гибридов требуется кроме двух различных цитоплазм также два различных гена ядра:

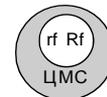
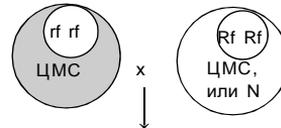
-  rf rf — гены ядра для получения мужской стерильности (*rf Maintainer*)
-  Rf Rf — гены ядра для восстановления мужской фертильности (*Rf Restorer*)

Получение ЦМС-компонентов



Стерильные по пыльце

Производство фертильных гибридных семян



Мужски фертильные

ность пыльцы — восстановитель (англ. *restorer*). При «нормальной» цитоплазме генотип ядра для фертильности пыльцы не имеет значения. Эта сложная взаимосвязь представлена во вставке 17.1.

ЦМС-система позволяет осуществлять полный контроль над стерильностью пыльцы. Если отцом при скрещивании является *Maintainer*, то все потомки ЦМС-растения будут со стерильной пыльцой, так как митохондрии наследуются исключительно по материнской линии. Таким способом можно получать ЦМС-компоненты и размножать их для производства гибридных семян. Но гибридный сорт сам, как правило, не имеет стерильной пыльцы. У генеративно используемых зерновых, масличных и бобовых культур нормальное образование семян происходит только при полной фертильности пыльцы. Отцовский компонент гибридного сорта должен тогда быть восстановителем мужской фертильности

— *Restorer*, в противном случае должны использоваться исключительно вегетативные части растений, как, например, у сахарной свеклы, моркови, редьки, лука репчатого.

Схема на вставке 17.1 упрощена. В действительности в выраженности признака ЦМС часто вовлечены несколько генов, и чтобы создать линии, которые пригодны как для фертильных аналогов, так и для восстановителей фертильности, требуется много селекционной работы. Большинство генотипов по своим свойствам находятся в промежуточном состоянии и приводят к растениям с частичной фертильностью пыльцы.

ЦМС-системы создаются у многих видов успешно, в целом, вероятно, это возможно у любой культуры. Как правило, ЦМС возникает в результате отдаленной гибридизации, когда цитоплазма материнского растения не совместима с ядерными генами отцовского растения, контролирующими процессы микроспорогенеза и образования пыльцы. Во многих случаях в качестве ЦМС-источников используют примитивные формы или дикие виды; благодаря повторяющимся возвратным скрещиваниям с ЦМС-растениями в качестве материнского компонента с этой плазмой могут комбинироваться гены ядра селекционного материала.

Если в нормальном селекционном материале отсутствует восстановитель, то он также должен переноситься из примитивной формы (материнского компонента) или дикого вида путем возвратных скрещиваний. ЦМС является важнейшим механизмом создания гибридов; таким способом получают материал у ржи, ячменя, рапса, сахарной свеклы, подсолнечника, сорго, просо, лука и многих других овощных культур.

Наряду с ЦМС имеется также стерильность пыльцы, основанная исключительно на генах ядра (англ. *nuclear male sterility*, **NMS**). При использовании ядерно-генетической стерильности пыльцы проблема лежит в размножении материнского компонента: поскольку пыльца у него тоже стерильная, он не может самоопыляться, и при скрещивании с фертильными генотипами происходит расщепление на фертильные и стерильные растения. Признак ядерной генетической стерильности пыльцы должен быть сцеплен и легко выявляться морфологическими, или цитологическими маркерами и не получил большого значения.

Трудности при использовании ЯМС могут решиться лучше всего с помощью генной инженерии. Создана система, которая состоит из трех компонентов:

гибридный сорт должен быть с фертильной пыльцой

ЦМС-системы широко распространены

→ Глава 11.2: возвратные скрещивания

ядерно-генетическая мужская стерильность, пыльца расщепляется

генно-инженерное  
решение: система  
барназы-барстара

- одним бактериальным геном для рибонуклеазы (барназы), который приводит к дегенерации клетки и обеспечивается специфическим промоутером из тапетума табака и приводит к мужской стерильности;

- одним сцепленным с устойчивостью к гербицидам геном;

- одним бактериальным геном для ингибитора белка (барстар), который инактивирует барназу и как восстановитель восстанавливает фертильность пыльцы.

Эта система была использована у ряда видов. Таким способом в Северной Америке были получены семена гибрида у рапса и некоторых овощных культур. Хотя, как у любой ядерно-генетической системы контроля стерильности пыльцы, здесь происходит расщепление на фертильные и стерильные растения, и первые могут легко исключаться путем применения гербицидов.

Наряду с стерильностью пыльцы в качестве механизма создания гибридов используется **самонесовместимость (SI)**. Этот путь соблазнительно прост: два самонесовместимых генотипа свободно цветут рядом друг с другом, для получения исключительно гибридных семян. Трудность заключается в размножении **SI**-линий. Самонесовместимость растений может быть преодолена различными способами.

>Рисунок 6.1:  
Самонесовместимость

Для этого в зависимости от вида может использоваться раннее или позднее опыление, высокие или низкие температуры, травмирование рыльца пестика, обработка раствором поваренной соли или применение высоких концентраций  $\text{CO}_2$ . В каждом случае размножение линий на больших площадях связано с значительными издержками. **SI** успешно используется в качестве механизма создания гибридов у капусты, а у рапса и ржи обсуждается как альтернатива ЦМС.

семена гибрида  
без механизма  
создания гибридов

В определенных случаях сорта могут создаваться без механизма создания гибридов, хотя в результате получают гибридные сорта.

Обычно семена от двух свободно цветущих друг с другом компонентов только наполовину являются гибридными, вторая половина семян завязывается опылением внутри родительских компонентов. Но если родители являются инцухтированными и гетерозис велик, то в  $F_1$ , благодаря эффекту конкуренции происходит отбор, получают благоприятный результат, который виден в посевах из гибридных растений. Получение таких **«спонтанных» гибридов** (англ. *chance hybrids*) особенно хорошо получается у мно-

голетних кормовых растений, у которых в первых–вторых питомниках в основном преобладают такие гибридные растения.

## 17.2. Гибридная селекция у самоопылителей

Гибриды возможны, как у самоопылителей, так и у перекрестноопыляемых растений.

Хотя практическое значение гибридной селекции у перекрестноопыляемых растений больше, сначала я хотел бы описать методически более простую, гибридную селекцию у самоопылителей.

Линии, используемые в качестве отцовского или материнского компонента, должны происходить из двух различных **генофондов** (англ. *gene pools*), а также из двух различных групп, которые следует подбирать на основе происхождения, они должны быть генетически далекими. Первым селекционным шагом в селекции гибридов является идентификация **гетерозисных групп**. Если используется ЦМС-система, то сначала создают материнские линии с индуцированной плазмой, стерилизующей пыльцу, а отцовские линии отбираются по признаку восстановления. Если эти предварительные работы будут выполнены, то гибриды можно создавать.

### Гибриды риса в качестве примера

В качестве примера следует привести классические исследования с рисом в Индии. Таблица 17.2 содержит часть результатов; для каждой трех материнских и отцовских родительских форм приведена урожайность родителей (курсивом в скобках) и скрещиваний.

В этом примере каждая материнская линия скрещивается со всеми отцовскими линиями. При большом количестве материала это предполагает очень объемные затраты по скрещиваниям и по их проверке; например, на каждые 10 отцовских и материнских линий необходимо 100 скрещи-

Табл. 17.2. Урожайность [г/растение] для каждой трех материнских и отцовских линий риса (курсив) и их гибридов (по Saini и др., 1974)

Материнская	Отцовская			Среднее
	"Ну 27" (34)	"Ра 579" (26)	"Нор 18" (8)	
"Hamsa" (29)	81	55	35	57
"Jaya" (37)	56	54	58	56
"Jh 349" (35)	67	35	27	43
<b>Среднее</b>	<b>68</b>	<b>48</b>	<b>40</b>	<b>52</b>

ваний, при каждом 100 родителях — 10000 скрещиваний. Поэтому при большом материале родители должны быть предварительно отселектированы до получения гибридов и их оценки, и этот предварительный подбор родителей является труднейшей проблемой гибридной селекции.

### Подбор родителей по собственной продуктивности

→ Таблица 17.2

Если мы посмотрим на показатели в таблице 17.2, очевидно, что **продуктивность гибридов** не может быть связана напрямую с **собственной продуктивностью** родителей.

Комбинация между наиболее урожайными материнской и отцовской линиями Жауа и Ну 27 находится в одних пределах по средней величине данного признака и с двумя другими скрещиваниями (56, 54 и 58 г/растение).

С другой стороны кажется более надежной связь между собственной продуктивностью и продуктивностью гибридов. Линия со слабыми урожайными свойствами (Nor 18) дает в среднем невысокую продуктивность в гибридах.

корреляция между  
собственной  
продуктивностью и  
продуктивностью  
гибридов

В этом примере наблюдают чаще корреляцию между собственной продуктивностью и продуктивностью гибридов. Некоторые корреляции из больших по объему экспериментальных исследований приведены в таблице 17.3. Здесь приведены данные как по самоопылителям, так и перекрестноопыляемым растениям, так как по этому признаку разница между ними незначительная.

→ Глава 9.3:  
продуктивность  
гибридов =  
собственная  
продуктивность +  
гетерозис

Существует корреляция урожайности от слабой до средней между собственной продуктивностью и продуктивностью гибридов, так как продуктивность гибридов наряду с продуктивностью родителей определяется величиной гетерозиса; для признаков с незначительным гетерозисом, таких как, высота, время созревания или многие качественные признаки, корреляция между собственной продуктивностью и продуктивностью гибридов много теснее.

Табл. 17.3. Корреляция между продуктивностью линий и продуктивностью скрещиваний

Культура	Корреляция		Источник <sup>1</sup>
	урожайность	высота	
Рис	0,45	0,81	Virmani и др., 1982
Пшеница	0,43	—	MacKey, 1988
Кукуруза	0,35–0,61	0,68–0,72	Hornet и др., 1977
Рожь	0,32–0,60	0,85–0,88	Köhler, 1986

<sup>1</sup> примерные данные см. Geiger 1990

Из этого наблюдения вытекает два заключения:

- число потенциальных скрещиваний родителей может значительно ограничиваться уже перед самим скрещиванием, судя по продуктивности родительских линий, и
- при этом, предварительный отбор должен быть обращен менее сильно на урожайность, чем на другие селекционные цели.

### **Общая и специфическая комбинационная способность**

Если рассматривать показатели урожайности в таблице 17.2 подробнее, то можно увидеть большое различие в средних показателях продуктивности скрещиваний от отдельных родителей.

→ Таблица 17.2

Так, независимо от соответствующего отца показатели при скрещивании с “Hamsa” всегда лучше, чем при скрещивании с “Jh 349”. Среднюю ценность линии как родителя называют **общей комбинационной способностью** данной линии (англ. *general combining ability* **GCA-ОКС**).

Очевидно, что урожайность в комбинации скрещивания зависит не только от ОКС обеих родительских форм (линий). Так, например, обе родительские формы (линии) “Hamsa” и “Jaаa” имеют почти одинаковую среднюю продуктивность в скрещиваниях и поэтому должны на основе родительской ОКС обоих скрещиваний “Hamsa” x “Hy 27” и “Jaаa” x “Hy 27” быть почти равными по урожайности, в действительности они сильно различаются друг от друга: результат в первой комбинации скрещивания лежит далеко за пределами родительских средних показателей, во второй — среди них. Наряду с ОКС родителей в каждой комбинации скрещивания выделяют специфическую комбинационную способность (англ. *specific combining ability* **GCA-СКС**), поэтому показатель комбинации скрещивания по продуктивности может быть лучше или хуже, чем можно ожидать на основе ОКС родительских линий.

Определения ОКС и СКС легче понять на примерах чисел. Эффекты ОКС и СКС для комбинаций скрещиваний из таблицы 17.2 приводятся в таблице 17.4. Показатели в таблице 17.4 рассчитываются на основе данных таблицы 17.2: ОКС-эффект родительской линии “Hamsa” является разницей между средней всех скрещиваний с участием этой линии и общим средним показателем (средняя популяционная), или  $57 - 52 = 5$ ; это означает, что во всех комбинациях скрещиваний, где “Hamsa” является родителем, продуктивность будет на 5г/растение выше среднего от всех скрещи-

Табл. 17.4. Эффекты ОКС [г/растение] родительских форм (линий), и эффекты СКС в комбинациях скрещивания из таблицы 17.2.

Материнская	Отцовская			Эффект ОКС (материнской линии)
	Ну 27"	"Па 579"	"Нор 18"	
"Hamsa"	8	2	-10	5
"Jaya"	-16	2	14	4
"Jh 349"	8	-4	-4	-9
Эффект ОКС (отцовской линии)		16	-4	-12

примеры расчета

Этот пример нужен для того, чтобы понимать определения ОКС и СКС. Но действительный смысл этой концепции в том, что мы не ограничиваемся 9 проверяемыми скрещиваниями, а должны делать более широкие заключения. Оценка ОКС делает возможным предварительный отбор родительских пар более надежным, чем на основе собственной продуктивности.

#### Проверка на общую комбинационную способность

отбор родителей на основе ОКС

Урожайную комбинацию найти тем более вероятно, чем выше является ОКС участвующих родителей. Поэтому ОКС является подходящей мерой для предварительного отбора родительских пар, и только родители с высокой ОКС должны изучаться в последующих комбинациях.

Если мы остановимся на нашем примере, и хотели бы сделать скрещивания с большим числом линий риса, то лучше шире использовать в качестве материнских линий только "Hamsa" и "Jaya", а не линию "Jh 349" с более низкой ОКС.

выбор тестера

Скрещивания, которые мы использовали, чтобы определить родителей с высокой ОКС, называются **проверочными скрещиваниями**. В нашем примере каждая материнская линия скрещивается с тремя различными отцовскими **тестерами**. Если мы подходим исключительно к определению ОКС, конечно, проверочные скрещивания не должны проводиться поотдельности, а достаточно смеси трех гибридов. Показатели оценки ОКС могут зависеть от используемых тестеров. И выбор используемых тестеров является труднейшей проблемой селекции гибридов, о которой мы поговорим более глубоко на примере перекрестноопыляемых растений.

ваний. СКС-эффект комбинации "Hamsa" x "Ну 27" является разницей между показателем этого скрещивания (81) и суммой, состоящей из средней популяционной и эффектов ОКС обоих родителей ( $52 + 5 + 16 = 73$ ), таким образом, в комбинации этих родителей можно ожидать, что она на 8г/растение лучше, чем можно было бы ожидать общей продуктивности на основе эффектов ОКС обоих родителей.

### Дисперсия ОКС и СКС

Как сильно число потенциальных родительских комбинаций может ограничиваться на основе ОКС, зависит от относительного значения СКС. Небольшие СКС-эффекты означают, что продуктивность скрещивания во многом определяется ОКС; по-другому выражаясь, ОКС является прогнозом результативности скрещивания, а СКС показывает насколько надёжен этот прогноз.

Относительное значение ОКС и СКС определяется анализом дисперсии. Предпосылкой этому является то, что родительские формы могут рассматриваться в качестве случайно отобранных образцов из больших популяций потенциальных родителей. В этом примере не факт; тем не менее, он должен служить объяснению интерпретации анализа дисперсии (табл. 17.5). При этом анализе речь идет о нормальном двухфакторном анализе дисперсии с материнскими и отцовскими линиями, в качестве обоих факторов. СКС официально является взаимодействием между этими обоими факторами.

В этом примере у материнских линий, различия по ОКС много меньше, чем у отцовских, а дисперсия СКС еще больше, чем дисперсия ОКС материнских и отцовских линий совместно. Но этот результат основан на малом числе линий для осмысления понятий. Кроме того дисперсия СКС содержит часть ошибки опыта, поэтому ее нужно учитывать. В качестве практического правила можно сказать, что в ситуациях с большим гетерозисом, например для урожайности у перекрестноопыляемых растений, дисперсия ОКС и СКС примерно одинаковой величины; в ситуациях с небольшим гетерозисом, например для урожайности у самоопылителей дисперсия ОКС преобладает; и для признаков без гетерозиса СКС незначительна.

Между величинами дисперсии СКС и ОКС и гетерозисом, конечно, не существует прямой связи. Это уже видно из того факта, что оценка ОКС и СКС невозможна без знания результативности родительских линий и без информации о размере гетерозиса. Однако, как на основе теоретических рассуждений, так и на основе практических опытов следует ожидать тесную связь между относительной величиной дисперсии СКС и размером гетерозиса.

Взаимосвязь между дисперсией ОКС и СКС с одной стороны и аддитивной дисперсией и дисперси-

оценка дисперсии  
ОКС и СКС

Практическое  
правило: низкий  
гетерозис, низкая  
СКС

Таблица 17.5. Анализ вариантов скрещиваний из таблицы 17.2

Причина вариансы	Отцов- ских	Материн- ских	Части дисперсии
ОКС материнских	2	183	1
ОКС отцовских	2	624	148
СКС	4	180	180

→ Глава 7.4:  
разложение  
генетических  
оценок

ей доминирования с другой стороны теоретически не такая простая. ОКС и СКС могут использоваться в качестве параметра оценок любой популяции скрещиваний, тогда как, аддитивная дисперсия и дисперсия доминирования основаны на ряде предположений теоретической модели. Оттого ОКС и СКС могут «переводиться» в аддитивную дисперсию и дисперсию доминирования напрямую только в определенных случаях. Так, при пренебрежении эпистазом и при полностью гомозиготных родительских линиях, дисперсия ОКС равняется половине аддитивной дисперсии, и дисперсия СКС равна дисперсии доминирования.

Если, как в выбранном примере, определенное число материнских линий скрещивается с определенным числом отцовских линий, то говорят о **факториальных скрещиваниях**. При другом плане скрещиваний родительские линии не делят на две группы, а скрещивают друг с другом во всех возможных комбинациях, в качестве как отцовских, так и материнских линий, то есть  $n \times n = n^2$  комбинаций (диаллельные скрещивания). Такие диаллельные скрещивания часто проводят для генетических экспериментов; но для гибридной селекции они менее важны, а для статистического анализа труднее, чем факториальные скрещивания и поэтому здесь не рассматриваются.

### Селекционная схема

факториальные и  
диаллельные

Селекция гибридов у самоопылителей окончательно представлена на рисунке 17.2. Селекционная схема состоит из трех накладывающихся друг на друга последовательных селекционных шагов:

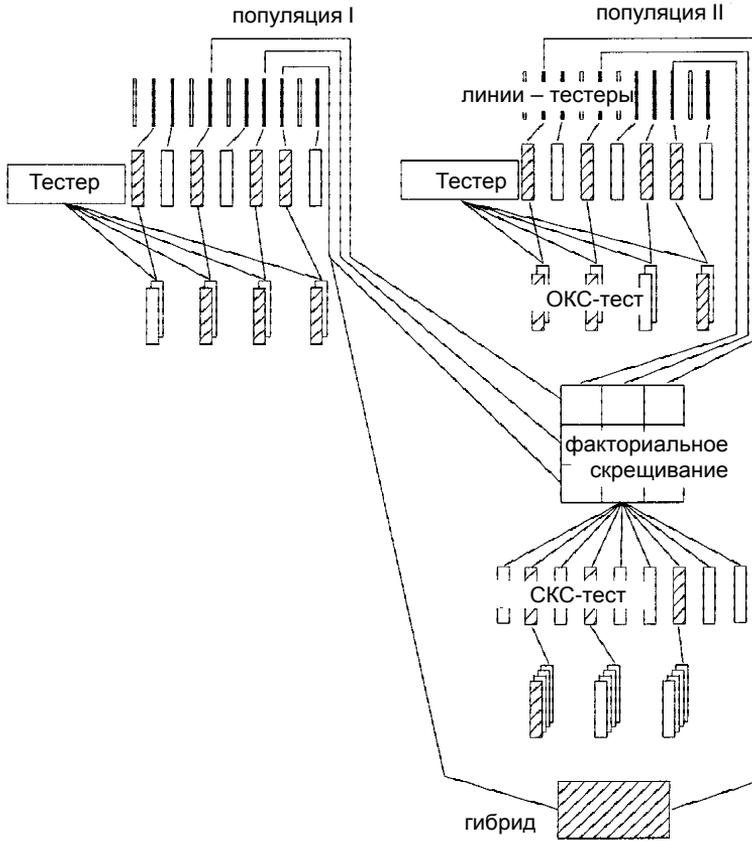
- первый отбор между родительскими линиями на основе их собственной продуктивности — результаты визуальной оценки, или если возможно, при оценке на урожайность,
- дальнейший отбор между родительскими линиями на основе их ОКС, которая определяется при оценке урожайности тестовых скрещиваний во многих местах, и
- окончательный отбор между гибридами, оценивается в течение нескольких лет и во многих местах; в этом последнем селекционном шаге учитывают как ОКС, так и СКС.

Накладывающиеся друг на друга, последовательные селекционные шаги

селекция гибридов  
у самоопылителей:  
гетерозис

### Выводы

Важнейшей основой селекции гибридов у самоопылителей является повышение урожайности на основе гетерозиса.



**Рис. 17.2.**  
Схема селекции гибридов

Кроме того, гибриды в среднем имеют более гарантированный урожай; это с одной стороны основано на возможности комбинации различных генов устойчивости обеих линий, с другой стороны, в общем увеличении стабильности урожайности, благодаря гетерозиготности. Селекция гибридов не предоставляет самоопылителям никаких главных преимуществ по улучшению качества.

Преимуществом является снижение затрат на селекцию и семеноводство, которые у самоопылителей особенно высоки, так как естественную систему воспроизводства необходимо преодолевать.

нет преимуществ по качеству

### 17.3. Гибридная селекция у перекрёстников

Техническое ведение селекции гибридов у перекрёстно-опыляемых растений имеет сходство с селекцией гибридов

селекция гибридов  
у перекрестноопы-  
ляемых растений:  
гетерозис и  
однородность

у самоопылителей, но лежащая в основе главная идея дру-  
гая: у самоопылителей — гибридная селекция, единствен-  
ная возможность для использования гетерозиса; у перекре-  
стноопыляемых растений такая точка зрения тоже имеет  
значение, но важнейшая основа для гибридной селекции  
лежит в однородности гибридов, которую нельзя получить  
у сортов-популяций. Только у сортов с высокой генетичес-  
кой однородностью возможно, чтобы все растения сорта в  
равной степени соответствовали желаемым селекционным  
целям.

### Гибриды у популяций

→ Рисунок 9.4.

Простейшая возможность получать у перекрестноопы-  
ляемых растений гибридные сорта — скрещивание двух  
популяций. Как уже представлено в главе 9, скрещивание  
между двумя популяциями дает повышенную гетерозигот-  
ность, как в среднем при обеих родительских популяциях и  
приводит к росту гетерозиса.

Популяционные или межсортные гибриды никогда не  
имели на практике большого распространения; как мы уви-  
дим, потому что у них нельзя полностью использовать пре-  
имущества гибридной селекции, при которой используются  
инцухтированные линии. Однако, вопрос скрещивания по-  
пуляций сохранил свое значение: точнее, как у самоопыли-  
телей, так, и у перекрестноопыляемых растений отцовские  
и материнские компоненты комбинируются из инбредных  
линий, которые происходят из различных ресурсов.

комбинации  
родительских форм  
из различных  
растительных  
ресурсов.

При селекции кукурузы в Центральной Европе исполь-  
зуется в качестве материнского компонента зубовидная ку-  
куруза (англ. *Dent*), которая происходит из Северной Аме-  
рики, а в качестве отцовского компонента используют крем-  
нистую кукурузу (англ. *Flint*) разновидность, которую уже  
несколько столетий возделывают в Европе. У других куль-  
тур сложнее найти генетически отдаленную форму в расти-  
тельных ресурсах; так, например, общий селекционный  
материал сахарной свеклы основан на очень узком генети-  
ческом фундаменте. К началу ведения селекции гибридов у  
новых культур, таких как рожь, или рапс первой важней-  
шей задачей является идентифицировать наличные расти-  
тельные ресурсы.

### Гибриды на основе инцухтированных линий

Вместо того, чтобы скрещивать две популяции напря-  
мую друг с другом, при селекции гибридов сначала созда-

ются инцухтированные линии из исходных популяций, которые затем скрещиваются. Этот селекционный способ основан напрямую с исследованиями, прежде всего, G.H. Shull, который проводил их в начале двадцатых годов прошлого века.

Его исследования по генетической структуре сортов-популяций в 1908 г. завершились следующим высказыванием: «теперь оказалось, что поле кукурузы — это масса очень сложных гибридов». Shull выявил также, что поле кукурузы может представлять собой смесь гибридов; он предложил следующую идею, из этой смеси изолировать отдельные гибриды, проверить их, а лучшие производить, как гомогенные сорта.

Эти размышления о гибридной селекции схематично представлены на рисунке 17.3.

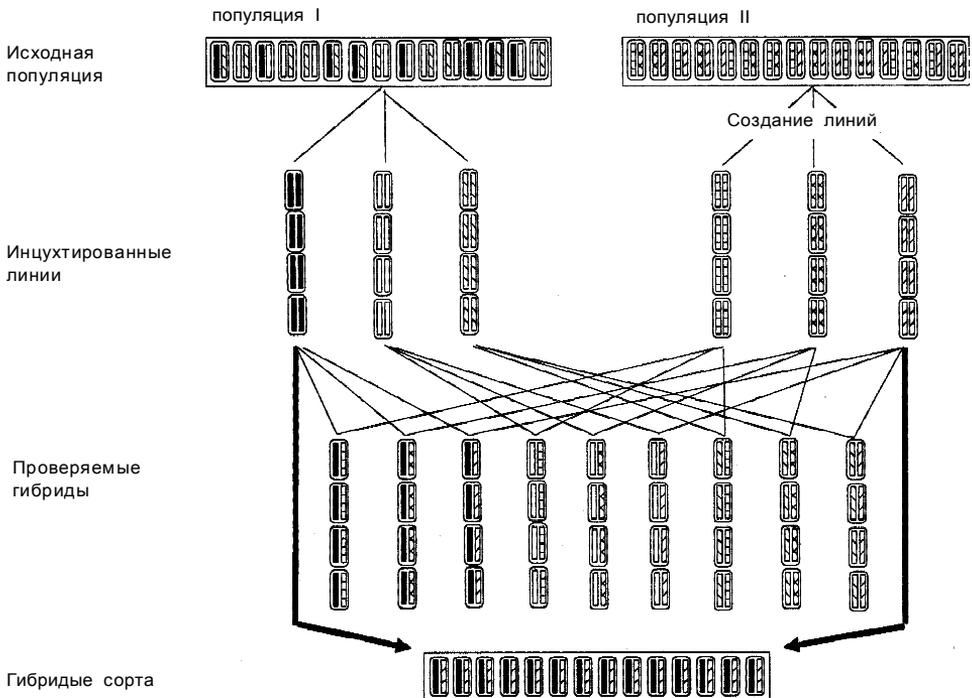
Обе родительские популяции были разложены на инбредные линии; эти линии соответствовали возможным гаметам популяции, конечно в диплоидной гомозиготной форме.

Таким образом, фиксировались различные комбинации генов и могли воспроизводиться идентичные. Сумма всех возможных проверяемых гибридов являлась до некоторой

George Harrison Shull (1874–1954)  
американский генетик

→ Рисунок 17.3.  
Разложение популяций на инцухт-линии

**Рис. 17.3.**  
Схематическое изображение получения гибридов на основе двух популяций



степени реконструкцией прямого скрещивания между обеими популяциями; каждый отдельный гибрид мог бы встретиться в популяционном скрещивании. Благодаря использованию инцухт-линий стало возможным получать отдельные гибриды в необходимом объеме, испытывать их, а те гибриды, которые соответствуют селекционным целям, производить в качестве гибридных сортов.

### Создание и отбор инцухт-линий

Существенное различие при гибридной селекции у перекрестноопыляемых растений от самоопылителей состоит в их высокой гетерозиготности, и для создания выровненных  $F_1$  гибридов сначала должны создаваться инцухтированные линии. При этом инцухт-депрессия очень велика и многие линии погибают, так как они несут рецессивные летальные факторы, которые в гетерозиготной популяции растений не приводят к такому результату.

Дополнительная трудность состоит в том, что у большинства перекрестноопыляемых растений присутствует механизм самонесовместимости, который необходимо преодолевать.

Чтобы создать большое число жизнеспособных инбредных линий, возвращаются не к популяциям, а скрещивают имеющиеся инцухтированные линии для создания новых линий (англ. *second cycle lines*). Это, в принципе, соответствует селекции линейных сортов, а различие состоит в том, что учитывают комбинационную способность линий.

Наряду с высокой комбинационной способностью линии должны отвечать таким требованиям, которые следуют из применяемого механизма создания гибридов. Если, например, используется ЦМС-система, то при создании линий в качестве создаваемых материнских линий перепроверяется намеченный материал на уровне ЦМС-плазмы, а в качестве отцовских линий проверяется планируемый материал со свойствами восстановителя.

Создание линий в гибридной селекции имеет много параллелей с линейной селекцией. Здесь также имеются разные методы и различные точки зрения. Некоторые селекционеры применяют методы педигри, интенсивно отбирая на уровне первого поколения самоопыления. Другие, напротив, считают это малоэффективным, и начинают отбор на уровне уже «готовых» линий. Благодаря самоопылению отдельные аллели в линиях быстро фиксируются, и затем или отбираются во-время этих поколений, или нет, суще-

у перекрестноопыляемых растений  
большая инцухт-депрессия

Jay L. Lush (1896–1982) американский генетик и селекционер животных

ствуя по знаменитому сравнению Lush просто незначительным фактом, когда человек прямо бросается в Ниагарский водопад, чтобы выяснить, может он плавать, или нет.

Это сравнение впечатляет своей ясностью, но не обязательно верно.

сравнение с  
Ниагарским  
водопадом

### Проверка на общую комбинационную способность

Для проверки на общую комбинационную способность возможны многочисленные варианты. В двух способах имеются различные альтернативы: во времени проверки и в выборе тестера. Начало проверки может быть намечено достаточно рано по времени проведения селекционного процесса.

время проверки

Чтобы материал был по-возможности рано оценен, часто не ожидают полного гомозиготного уровня, а уже  $S_1$ - или  $S_2$ -линии скрещиваются с тестером. Такая **ранняя оценка (проверка)** (англ. *early testing*) только тогда имеет смысл, если материал имеет достаточно удовлетворительную выравниваемость; в противном случае много линий с высокой ОКС при дальнейшем самоопылении полностью или частично погибают, а высокие затраты на оценку оказываются напрасными.

выбор тестера

При выборе тестера также имеется достаточно много альтернатив. В соответствии с определением ОКС лучше всего учитывается, когда в качестве тестера используется популяция, из которой необходимо создать партнёра по гибриднему скрещиванию. Прежде всего, по техническим соображениям в качестве тестера используются только некоторые популяции и воспроизведённые инцухт-линии, или  $F_1$  генотипы. При этом, конечно, в качестве тестера должны использоваться несколько инцухт-линий, так как, в результате тестовых скрещиваний с одной инцухт-линией не всегда можно оценить ОКС, а также и СКС у этих комбинаций.

Интересным вопросом является то, какие свойства (признаки) должны иметь линии, используемые в качестве тестеров. Теоретически, лучшим тестером является наиболее слабая линия с максимально большим числом отрицательных генов, так как в этом случае различие у тестируемых кандидатов четко проявляется. Если тестер, например, имеет высокую стеблеустойчивость, и он передает это во всех тестовых скрещиваниях, и тем самым у тестируемых кандидатов завышается генетическая оценка на стеблеустойчивость.

Сильный или  
слабый тестер?

Альтернативой может быть то, что в результате тестового скрещивания потенциально может быть создан хороший гибрид.

### Типы гибридов

Хотя предложение Shull по созданию гибридов путем скрещивания двух инбредных линий было простым, сначала оно не было реализовано на практике. К началу гибридной селекции у кукурузы инцухт-линии имели очень низкие урожаи, и поэтому производство семян было очень ненадежным и дорогим. Коммерческое производство семян гибридов стало возможным только тогда, когда оно стало уходить от простых гибридов, а в качестве материнских стали использовать простые гибриды, которые не были ослаблены инцухтированием.

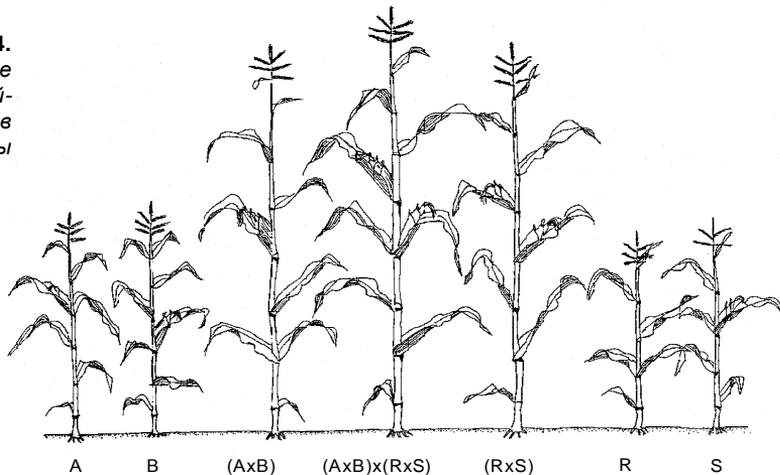
В зависимости от числа родителей различают следующие типы гибридов:

- **простые гибриды** –  $A \times B$
- **тройные гибриды** –  $(A \times B) \times R$
- **четырёхлинейные гибриды** –  $(A \times B) \times (R \times S)$
- **сортолинейные гибриды** –  $(A \times B) \times \text{сорт-популяция}$

У всех типов гибридов, кроме простых, семена получают на более рослых простых гибридах, используемых в качестве материнских линий. Возделывание четырёхлинейных гибридов представлено на рисунке 17.4.

Наряду с преимуществом тройных, четырёхлинейных и сортолинейных гибридов существуют и недостатки: принцип селекции гибридов у перекрестноопыляемых растений, объясненный на рисунке 17.3, когда из гетерогенных популяций изолируют лучшие генотипы, выполняется у них только частично. Они состоят не из растений одного генотипа, а из популяций, которые сильно снижают однородность. Так, например, если представить тройной гибрид как смесь из

**Рис. 17.4.**  
Получение  
четырёхлинейных гибридов  
кукурузы



двух различных простых гибридов, а именно  $A \times R$  и  $B \times R$ , то лучший из этих простых гибридов теоретически должен превосходить по продуктивности тройной гибрид.

Создание четырехлинейных гибридов было решающим прорывом в гибридной селекции кукурузы. Коммерческие гибриды были получены в США уже в 1880 г., посредством скрещивания с сортами-популяциями, но не получили при этом большого значения.

Получение простых гибридов было предложено Shull в 1909 г. путем скрещивания двух инбредных линий. Shull был генетик, а не селекционер растений, хотя его идеи и внесли весомый вклад в генетику для селекции растений. Практически применимой оказалась гениально простая идея Shull о четырехлинейных гибридах, которую реализовал в 1918 г. D.F. Jones.

Только с его деятельностью началась интенсивная селекция гибридов, в 1921 г. он вывел на рынок первый четырехлинейный гибрид. Если в 1933 г. в США гибриды кукурузы возделывались на площади менее 1% от общей площади под культурой, то в 1944 г. уже более чем на 80% площади.

Через некоторое время линии становились всё лучше, поэтому тройные гибриды вскоре заменили четырехлинейные, а сегодня в США возделываются практически только простые гибриды. Такое развитие, но еще в более сжатые сроки, повторилось в Германии. Селекция гибридов кукурузы началась после Второй Мировой войны, сначала в виде сортолинейных гибридов, когда американские простые гибриды скрещивались с европейскими сортами-популяциями.

В 1960-е гг. на рынок пришли первые четырехлинейные гибриды, которые позже были заменены тройными. Сегодня в возделывании кукурузы, наряду с тройными гибридами, преобладают простые. Напротив, у ржи с ее очень короткой историей селекции гибридов, возделываются четырехлинейные гибриды.

### **Прогнозирование сложных гибридов**

Основная проблема при использовании сложных гибридов лежит в том, что при таком числе родительских линий имеется очень большое число возможных комбинаций (табл. 17.6).

Эта трудность, конечно, менее значительна, чем кажется на первый взгляд. Хотя есть очень большое число возможных тройных и четырехлинейных гибридов, продуктив-

четырёхлинейные гибриды с исторической точки зрения очень важны

Donald F. Jones (1890–1963) американский генетик и селекционер растений

сегодня у кукурузы используют простые гибриды

Табл. 17.6. Возможное число различных типов гибридов между  $n$  материнскими и  $k$  отцовскими линиями

Тип гибрида	Число линий			В целом
	$n=k=5$	$n=k=10$	$n=k=50$	
сортолинейные гибриды <sup>1</sup>	10	20	100	$n + k$
простые гибриды	25	100	2500	$nk$
тройные гибриды	50	450	61250	$[(\frac{1}{2}(n^2-n))k]$
четырёхлинейные гибриды	100	2025	1500625	$[(\frac{1}{2}(n^2-n)) [(\frac{1}{2}(k^2-k))]]$

<sup>1</sup> от типа линия x сорт-популяция

ность которых можно предсказать на основе продуктивности простых гибридов. Поэтому достаточно испытать простые гибриды, а затем расчетно определить, какие гибриды лучше, тройные или четырехлинейные. Принцип прогнозирования по продуктивности очень простой:

тройные гибриды  $(A \times B) \times R = S [(A + R) + (B + R)]$

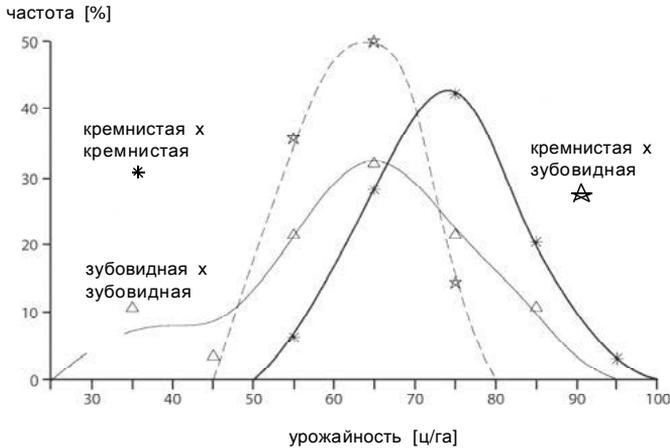
четырёхлинейные гибриды  $(A \times B) \times (R \times S) = j [(A + R) + (B + R) + (A + S) + (B + S)]$

В качестве альтернативы к такому книжному прогнозированию продуктивности может использоваться продуктивность на основе средней ОКС участвующих линий. Этот прогноз с генетической точки зрения менее хорош, так как СКС-эффекты не рассматриваются, но он имеет небольшую ошибку опыта, так как ОКС может определяться точнее, чем продуктивность всех возможных простых гибридов.

### Выводы

Оценка преимуществ и недостатков гибридов у перекрестноопыляемых растений труднее, чем у самоопылителей. Сначала еще раз были показаны примеры преимуществ гибридной селекции. В опыте с кукурузой скрещивались 8 линий кремнистой и 7 линий зубовидной кукурузы во всех возможных комбинациях, получили 64 гибрида кремнистой x зубовидную и по 32 гибрида внутри каждой из обеих форм. Урожайность этих трех групп в виде распределения частот, представлены на рисунке 17.5.

Гибриды между линиями кремнистой и зубовидной кукурузы показывают в среднем более высокую продуктивность, чем гибриды между линиями, относящимися к одной и той же разновидности, и поэтому, как и ожидалось, самым урожайным гибридом, стал тип кремнистая x зубовидная. На рисунке у гибридов представлен следующий количественный учет: гибриды популяции скрещиваний имели на 10 ц/га более высокую урожайность, чем гибриды



**Рис. 17.5.** Урожайность гибридов кукурузы между линиями, относящимися к одной или различным разновидностям (из Becker, 1992).

внутри этих популяций, а лучший гибрид кремнистая x зубовидная имел урожайность на 25 ц/га более высокую, чем средний показатель урожайности по всем гибридам популяции скрещиваний.

Выигрыш благодаря росту гетерозиса, в популяции скрещивания в этом случае менее значителен, чем выигрыш благодаря отбору лучших гомогенных гибридов внутри популяции скрещивания.

Преимущества у гибридов перекрестноопыляемых растений лежат не только в высоких урожаях. И другие селекционные цели, включая качество, достигаются у однородных сортов легче, чем в гетерогенных популяциях. У многих культур, прежде всего у овощных, однородность составляет важное преимущество, так как машинный уход, уборка и подготовка товара к реализации значительно упрощаются за счет этого качества.

Конечно, однородность гибридных сортов может быть и недостатком. Прежде всего, существует опасность «генетической поражаемости». Встречаются случаи болезней или других стрессовых факторов, которые не отмечались во время проверки опытных гибридов, так возникает риск, что гомогенные гибриды могут быть еще более восприимчивы. Этот риск усиливается двумя факторами: с одной стороны, подчас используются только недостаточно испытанные инбредные линии в большом количестве гибридов, а с другой стороны, практически все гибриды при использовании ЦМС содержат одинаковую плазму.

Дальнейшие преимущества и недостатки однородности описаны в главе 19 для всех селекционных категорий.

две основы для увеличения продуктивности: рост гетерозиса у популяции скрещиваний и отбор лучших гибридов.

однородность как преимущество

однородность как риск

→ Глава 19: сравнение селекционных категорий

## 17.4. Производство семян и поддерживающая селекция

### Производство семян гибридов

В зависимости от применяемого гибридного механизма, производство семян гибридов связано с рядом технических проблем, которые здесь будут вкратце описаны. Самым простым является производство гибридных семян у кукурузы. На поле кукурузы, хорошо изолированном от других полей с данной культурой, возделываются отцовские и материнские компоненты чередующимися рядами. Незадолго до начала цветения мужских цветков, рабочие ежедневно проходят вдоль рядов материнского компонента и удаляют метелки. Чтобы получить наиболее высокий урожай семян, высевают больше материнских, чем отцовских рядов; в поле, например, высевают 4 ряда материнских, 2 ряда отцовских, 4 ряда материнских, 2 ряда отцовских и т.д. У сложных гибридов семеноводство осуществляется в несколько этапов.

возделывание  
компонентов  
полосами

У четырехлинейных гибридов в первый год получают два простых гибрида, а на второй год — четырехлинейный гибрид.

При использовании гаметоцидов семена получают также, как и при возделывании полосами. Полосы, предусмотренные как материнские растения, обрабатываются гаметоцидами. При использовании ЦМС, напротив, имеются две различные возможности. Или возделывание полосами, в этом случае убирают семена с стерильных материнских полос, или очень затратная альтернатива, при которой смешанно возделываются оба компонента.

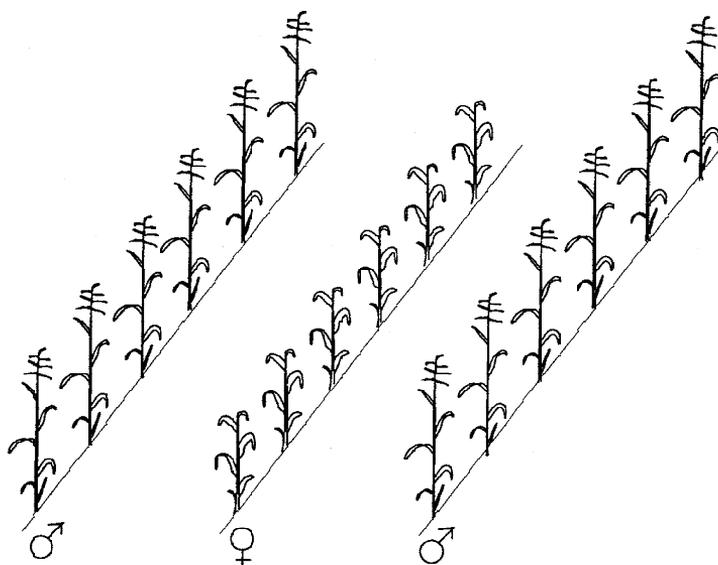
возделывание  
компонентов в  
смеси

Такие семена содержат также переопыления внутри отцовского компонента, но если доля отцовского компонента незначительна, то ими можно пренебречь. В настоящее время, таким способом производят семена гибридной ржи, и доля отцовского компонента составляет около 5%.

Производство гибридных семян, прежде всего у кукурузы и сахарной свеклы сосредоточено за границей. Это обусловлено рядом причин: дешевая рабочая сила, благоприятный климат обеспечивает высокое качество семян, простейшая изоляция, так как, в этих местностях данный вид обычно не возделывается.

### Поддерживающая селекция

Поддерживающая селекция осуществляется в основном для родительских компонентов. Если в качестве компонен-



**Рис. 17.6.**  
Выращивание  
отцовских и  
материнских  
родительских  
линий рядами для  
получения семян  
гибрида кукурузы

тов используют линии, то ее ведут как и в линейной селекции. Особое значение имеет при этом гибридный механизм, на основе стерильности или самонесовместимости. Даже слегка отклоняющиеся растения могут привести к значительным ошибкам.

### Лицензионное производство гибридов

Гибриды не могут воспроизводиться как клоновые, линейные и сорта-популяции, так как простое репродуцирование может привести к расщеплению и потере продуктивности. У гибридов от скрещивания двух инбредных линий при репродукции в  $F_2$  наблюдаем генетическое расщепление, что приводит к существенному падению гетерозиса;

Кроме расщепления, после репродукции не проявляются сортоспецифические свойства, такие как, устойчивость к патогенам, время созревания, качество и т.п.

У перекрестноопыляемых растений с высоким гетерозисом, репродукция гибридов в  $F_2$  приводит к потере гетерозисного урожая: если относительная урожайность гомозиготных линий составляет 50% от продуктивности гибрида, то урожайность гибрида при воспроизводстве простых гибридов составляет 75%, при воспроизводстве четырехлинейных гибридов — 87,5%. Несколько по-другому обстоит дело у самоопылителей: так как гетерозис здесь много меньше, то и падение продуктивности менее значительно. Фактически у самоопылителей этот вопрос дискутируется,

→ Глава 16.4:  
Поддерживающая  
селекция у  
линейных сортов

потеря гетерозиса

расщепление

с целью использования семени  $F_2$  в торговле для снижения стоимости гибридных семян. Проблема здесь лежит в большом генетическом расщеплении в  $F_2$ .

Невозможность репродукции гибридных семян дает селекционерам два значительных преимущества:

- семеноводство возможно только тогда, когда имеются родительские линии, то есть биологическая защита авторских прав,
- фермер не может пользоваться «своими» семенами, и должен осуществлять 100% закупку семян.

Особенно у таких зерновых как пшеница, ячмень и рожь принуждение к замене семян является большим стимулом к селекции гибридов. Как уже упомянуто в главе 2, у этих культур сертифицированные семена составляют менее половины годовой потребности в семенах. Полный переход на гибриды привел к удвоению оборота семян. Но при этом подчеркивается, что эта точка зрения не является единственной основой для селекции гибридов; самое большое значение в Германии имеют гибриды при производстве кукурузы на силос и сахарной свеклы, у которых используется вегетативная масса, и у которых фермеры должны обязательно покупать гибридные семена.

### Экономическая точка зрения

Семена гибридов могут быть очень дороги. Цена на семена гибридов как минимум в два раза выше, чем на традиционные семена; у овощных культур, где используется наиболее затратный гибридный механизм, разница в цене может быть еще больше. Для земледельца, в конечном счете, решающей является не цена за килограмм семян, а затраты на гектар. Так, в зависимости от культуры, нормы высева семян сильно различаются и затраты на семена гибридов воздействуют по-разному. В таблице 17.7 приведено несколько примеров.

### Гибриды в экологическом земледелии?

Селекция гибридов не оценивалась в экологическом земледелии, а часто даже категорически отвергается, так как гибридные сорта не являются «подлинными» и не могут воспроизводиться. Это у зерновых понятно и последовательно, поскольку для круглогодичного

Табл. 17.7. Стоимость семян [€/га] обычных и гибридных сортов (уровень цен 2006 г.)

	Обычные сорта	Гибриды
Пшеница	70	135
Рожь	40	75
Рапс	43	70
Морковь	160	380
Лук репчатый	450	970
Лук порей	1200	4000

хозяйства требуются сравнительно небольшие внешние влияния. Отказ от гибридов в овощеводстве, где они особенно распространены, напротив, трудно понять. У очень большого числа культур, как, например, капуста и салат, семена в хозяйствах не производятся. Овощеводы покупают семена как гибридов, так и традиционных сортов, потому что семеноводство у этих культур даже без гибридной селекции, очень затратно. Отказ от семян гибридов основан, наряду с высокой ценой на семена, также на мнении, что эти семена являются «ненатуральными».

Интересно, что в животноводстве обычно используют целевые скрещивания различных генотипов. Во многих странах традиционно распространены даже межвидовые гибриды, а именно, стерильная помесь от скрещивания между лошастью и ослом. В США имелось 5 млн. голов мулов до 1921 г., когда на рынке появился первый коммерческий гибрид кукурузы.

Являются ли семена гибридов не натуральными?

#### **Выводы:**

1. Гибриды получают благодаря целевому скрещиванию двух родительских компонентов, которые происходят из различных генетических ресурсов. Кроме кукурузы получение гибридных семян в большом объеме возможно только, благодаря гибриднему механизму. Чаще всего используют ядерно-цитоплазматическую наследуемую пыльцевую стерильность (ЦМС).
2. Селекция гибридов возможна у самоопылителей и перекрестноопыляемых растений. Селекция состоит из трех последовательных шагов: (i) отбор между гомозиготными линиями на основе собственной продуктивности, (ii) проведение тестовых скрещиваний и отбор линий с высокой общей комбинационной способностью (ОКС), (iii) проведение скрещиваний и отбор гибридов с высокой специфической комбинационной способностью (СКС). У самоопылителей селекция гибридов является единственной возможностью для использования гетерозиса.
3. У перекрестноопыляемых растений сначала должны создаваться инцухт-линии, далее та же селекционная схема. Наряду с гетерозисом селекция гибридов у перекрестноопыляемых растений преследует и вторую цель, которая не менее важна: гетерогенная популяция раскладывается на многочисленные гибриды, среди которых наиболее продуктивные идентифицируются и репроду-

цируются. Гибриды могут получаться на основе 2, 3, или 4 линий, соответственно, различают простые, тройные, или четырехлинейные гибриды.

4. Все типы гибридов объединены тем, что их воспроизводство как у сортов невозможно. Если убранные семена с гибридных растений используют для посева, то происходит снижение продуктивности и генетическое расщепление.

**Вопросы:**

1. Как действуют гаметоциды («химические средства стерилизации»)?

2. Какое из следующих высказываний является верным (только одно)?

– при генетически обусловленной мужской стерильности цветки не образуются;

– при генетически обусловленной мужской стерильности образование женских частей цветка происходит нормально, но фертильная пыльца не образуется;

– при генетически обусловленной мужской стерильности мужские и женские цветки цветут не одновременно и поэтому самоопыление не возможно.

3. У какого вида при использовании гибридов для получения семян не нужен ген-восстановитель?

4. Для каких признаков выбор родительских компонентов на основе собственной продуктивности имеет особый смысл?

5. Почему при селекции гибридов часто используют два генетически различных источника? Какие два источника используют при селекции кукурузы в Средней Европе?

6. Какой из следующих (только один) ответов является верным?

– простые гибриды гетерозиготны по всем генам;

– простые гибриды гетерозиготны по тем генам, по которым различные аллели несут гены обоих родителей;

– простые гибриды гетерозиготны по всем генам, которые показывают эффект доминантности.

7. Какое преимущество имеют четырёхлинейные гибриды (только один ответ является верным)?

– величина гетерозиса у них в два раза больше, чем у простых гибридов;

– цена на семена у них в два раза выше, чем у простых гибридов;

- они могут размножаться без каких-либо генетических изменений;
  - семена гибридов производятся на гибридах, а не на линиях и урожаи семян, поэтому выше;
  - селекция их быстрее и проще.
8. Какие преимущества и недостатки имеет полная гомогенность простых гибридов?
9. По каким двум причинам не рекомендуется репродукция гибридов?

**Рекомендуемая литература:**

Раздел 17 в Sleper и Poehlman (2006) на примере кукурузы; Miedaner (2007) для ржи.

Miedaner T. 2007. Roggenzüchtung // Roggenforum (Hrsg.). Roggen. Frankfurt: DLG – Verlags – GmbH. S.27–51.

Sleper D.A., Poehlman J.M. 2006. Breeding Field Crops 5<sup>th</sup> ed. Ames IA, USA: Blackwell.

«Мы дома вдвоем,  
я и мой сводный  
брат»

Гёттингенская  
ежедневная газета  
(Карикатура 2009)

## 18. Популяционная селекция

### 18.1. Массовый отбор

### 18.2. Метод половинок

### 18.3. Синтетические сорта

### 18.4. Оценка методов

### 18.5. Поддерживающая селекция

### 18.6. Рекуррентная селекция у перекрёстников

Если при клоновой и при гибридной селекции в принципе существует только одна селекционная схема, а при линейной селекции — две основные схемы, то при селекции популяций возможно использование большого числа методов, которые частично перекрываются друг с другом. С начала мы опишем три важнейших метода и сравним их, а в заключении представим поддерживающую селекцию и рекуррентную селекцию у перекрёстноопыляемых растений.

### 18.1. Массовый отбор

Создание сортов популяций используют у перекрёстноопыляемых растений, если не создают  $F_1$  гибриды. Имеется большое число различных методов, используемых в популяционной генетике. Массовый отбор является наиболее простым из допустимых селекционных методов. При нем из генетически изменчивой исходной популяции отбирают отдельные растения с желаемыми признаками. Убранные с этих растений семена смешивают, и следующее поколение выращивают как улучшенную популяцию.

Говорят о позитивном отборе, когда убирают растения только с желаемыми признаками, и о негативном отборе, когда сначала удаляют растения с нежелательными признаками.

На рисунке 18.1 показана схема, где дважды последовательно представлен массовый отбор. Это характерно для селекции популяций, когда отдельные селекционные шаги

позитивный и  
негативный  
массовый отбор

многократно повторяются подряд. Хотя в других селекционных категориях селекционные шаги повторяются, но затем там производится в нескольких звеньях отбор между различными потенциальными сортами. При селекции популяций, напротив, из исходного материала возникает только один потенциально новый сорт, а именно улучшенная популяция. Которая со своей стороны может снова служить как исходная популяция для повторения селекционного шага.

Для эффективности массового отбора является решающим, проводится ли отбор, перед, или после цветения. Наиболее действенным является отбор, если он произошел перед цветением и только отобранные растения смогли перепылиться.

При отборе после цветения отселектированные растения могут опылиться пыльцой с неотселектированных растений, которая может передать нежелательные свойства. Другими словами: при отборе перед цветением как мужские, так и женские растения селекционируются, отбор после цветения, напротив, происходит только с материнской стороны и поэтому эффективен только наполовину.

Отбор перед цветением наиболее действен у тех культур, у которых используются вегетативные части растений, такие как, сахарная свекла, кормовые злаки и бобовые. У генеративно используемых культур некоторые свойства, такие как, зимостойкость или ранняя поражаемость патогенами выявляются перед цветением, но чаще всего хозяйственно-важные признаки (урожайность плодов и семян) могут оцениваться после цветения.

Массовый отбор, в целом, малоэффективен, так как визуально оцениваются только отдельные растения. Его преимущество состоит в том, что он малозатратен и позволяет селекционеру работать с очень большими популяциями. Недостатки малых популяций (инцухт и дрейф генов) при этом избегаются.

Отбор, до, или после цветения?

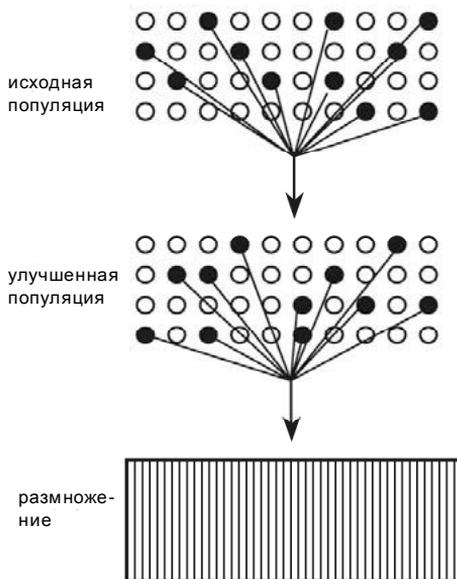


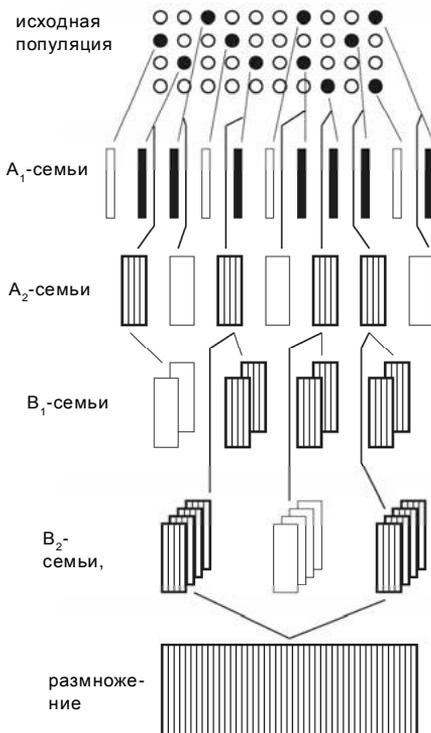
Рис. 18.1. Схема массового отбора.

## 18.2. Метод половинок

Если при массовом отборе генотип одного растения оценивается по самому растению, то при использовании метода половинок оценка, прежде всего, происходит по потомству. Этот метод представлен на рисунке 18.2. В исходной популяции, сначала, точно также как и при массовом отборе, отбирают растения с желаемыми свойствами. Убранные семена с отобранных растений не смешивают, а потомство каждого отдельного растения высевают отдельно, рядами. Кроме того, часть семян (половина) не высевают, а сохраняют для последующих исследований.

Потомства отобранных растений (так называемые  $A_1$ -семьи) надежно оценивают по селекционно-ценным признакам, как отдельные растения и отбирают лучшие ряды. Это напоминает метод педигри в линейной селекции. Но различие между рядами основано только на материнском растении потомства, так как все отобранные растения опылялись одной и той же пыльцой; то говорят о материнском методе педигри.

**Рис. 18.2.**  
Метод половинок



Так, как правило,  $A_1$ -семьи можно надёжно оценить только после цветения, то отобранные семьи опыляются неконтролируемой пыльцой. Семена с оцениваемых семей поэтому не убирают, а в следующем году используют **половину семенного материала** от исходной популяции и возделывают как  $A_2$ -семьи. Они опыляются по-другому, чем  $A_1$ -семьи, пыльцой только от отобранных семей. Лучшие  $A_2$ -семьи убирают и используют для дальнейшей селекции.

Представленная на рисунке 18.2 схема повторяет эти селекционные шаги, на этот раз исходя из потомств, а не от отдельных растений. Семена, убранные с  $A_2$ -семьи, возделываются, как  $B_1$ -семьи. Если имеют много семян, то можно провести испытание на больших делянках в нескольких местах и сделать более надёжной оценку урожайности.  $B_1$ -семьи не убираются, но по лучшим семьям используют

половинку семенного материала, которая проверяется, как  $B_2$ -семья. Лучшие  $B_2$ -семьи размножаются совместно, как улучшенная популяция.

Растения одной  $A_1$ -семьи являются друг с другом братьями и сестрами: они имеют одну мать, но разных отцов. Поэтому метод половинок является формой **полусестринского отбора** (англ. *half sib selection*) и имеет ряд вариантов. Так, например, отказываются от применения половинки семенного материала, и делают уже в  $A_1$ -семьях отбор отдельных растений. Отобранные при этом растения опыляются неконтролируемой пылью, но это не является обязательным недостатком. Идея использовать половину семенного материала основана в виде оптической иллюзии: хотя таким способом достигается лучшее управление опылением, но это приобретает потерей времени: один и тот же семенной материал используется последовательно два года, а внутри семей не происходит генетического улучшения. Поэтому селекционный успех за год при методе половинок не выше, чем при других методах. Метод половинок используют, прежде всего, в селекции ржи как стандартный метод. Он заменяется методами, которые хоть и дороже, но эффективнее. Один из которых будет описан в следующем разделе, это синтетические сорта.

половина семенного материала: управление опылением, но потеря времени

### 18.3. Синтетические сорта

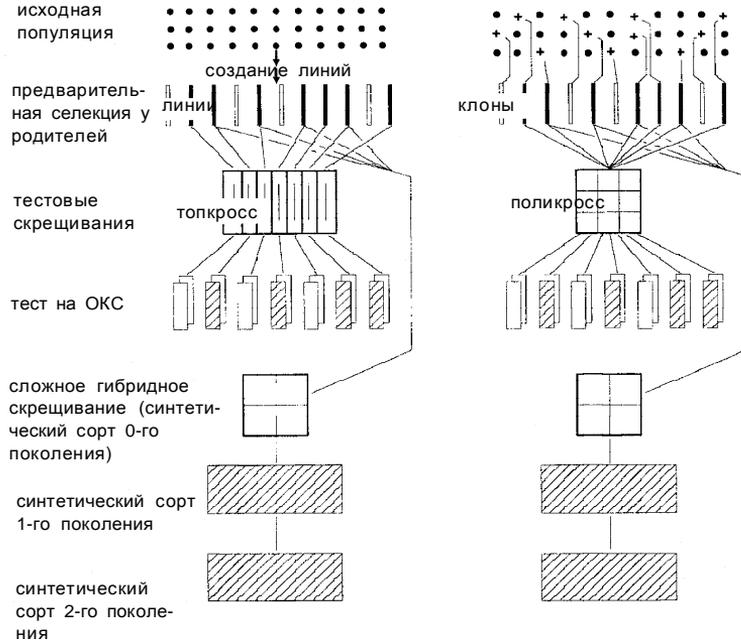
Синтетический сорт возникает благодаря открытому пероопылению или целевому скрещиванию ограниченного числа отселектированных родительских компонентов и последующего размножения путем свободного опыления в нескольких поколениях.

Определение: синтетический сорт

#### Селекционная схема

Решающая идея при селекции синтетических сортов состоит в том, что сорт составляют из компонентов («синтезируют»). Эти компоненты целевым образом проверяются поотдельности и могут генетически сохраняться неизменными. Сорт затем постоянно синтезируется заново из этих компонентов. На рисунке 18.3 представлена селекционная схема для синтетических сортов в двух вариантах: когда в качестве компонентов используются инцухт-линии, как это может быть в случае с кукурузой, и когда в качестве компонентов клоны, как это используют обычно у кормовых растений. Уже на первый взгляд, очевидно, что это чисто тех-

**Рис. 18.3.**  
Селекционная  
схема создания  
синтетических  
сортов, когда в  
качестве компо-  
нентов (слева) –  
инцухт-линии, или  
(справа) – клоны.



ническое различие, а селекционный метод, в принципе, похож.

Представленная на рисунке 18.2 схема может многократно варьировать. Но селекция синтетических сортов всегда осуществляется в принципе за пять этапов, которые приведены в таблице 18.1. К каждому из этих этапов можно поставить критический вопрос и имеется несколько альтернатив, которые можно описать следующим образом.

### Генетические формы родительских компонентов

Наиболее широко синтетические сорта распространены среди кормовых растений. Большинство злаковых трав и многие бобовые могут легко размножаться вегетативно; поэтому в качестве родителей чаще всего используют клоны, потому что это самый простой и надежный путь, воспроизводить генетически неизменные генотипы. У растений, которые не клонируются, или же у них этот процесс происходит с трудом, используют инцухт-линии. Это, конечно, затруднено у большей части перекрестноопыляемых растений из-за самонесовместимости; кукуруза является одним из немногих видов, у которого это возможно с легкостью.

клоны  
или инбредные  
линии

Если ни клоны, ни инбредные линии не могут легко создаваться, то выход только в использовании популяций, которые, конечно, при сравнении массового отбора или метода половинок применительно к исходной популяции могут быть очень узкими. Таким способом селектируются сегодня синтетические сорта, например, у ржи. Недостатки популяций в качестве родительских компонентов состоят в том, что генетическая изменчивость между популяциями значительно ниже, чем между клонами или линиями, и поэтому можно ожидать небольшого селекционного успеха.

Табл. 18.1. Общая схема селекции синтетических сортов (по Schnell, 1982b)

Селекционный этап	Критический вопрос
1. Создание родительских линий	Какие генетические формы должны иметь родительские компоненты?
2. Отбор начальных родителей	Какой метод должен использоваться для оценки родителей?
3. Рекомбинация лучших родителей (Синтетик 0)	Сколько родителей нужно комбинировать?
4. Дальнейшее размножение свободным опылением	Какие поколения продаются в качестве семян?
5. Поддержание синтетического сорта	Должен ли сорт поддерживаться, благодаря открытому опылению, или регулярно должен воссоздаваться заново из родителей?

### Селекция родительских компонентов

В большинстве случаев селекция родительских компонентов происходит в два этапа. Сначала осуществляется предварительная селекционная работа у компонентов по легко различимым признакам, таким, как устойчивость к болезням, зимостойкость и т.д. У лучших компонентов определяют ОКС по урожайности, и компоненты с наивысшей ОКС используют для составления синтетического сорта.

ОКС вследствие этого используется и в селекции гибридов, когда скрещивания проводят с одним тестером, и потомство оценивают по продуктивности. Для технического проведения тестовых скрещиваний имеются две возможности. При так называемом **топкроссе**, тестируемые кандидаты и тестер возделывают на изолированных делянках строками рядом друг с другом; проверяемые кандидаты кастрируют и с них убирают семена от скрещиваний для оценки продуктивности в следующем году (топкросс-тест). Этот метод, конечно, собственно проводится только на кукурузе; у других культур, трудным является кастрация, но можно получать семена преимущественно от скрещивания и без кастрации, если растения тестера численно преобладают (пыльцевое преобладание при скрещивании).

топкросс:  
скрещивание  
кандидатов с  
одним тестером

Альтернативой топкросс-тесту является **поликросс**, который используется у кормовых растений. В изолированном «поликросс-блоке» компоненты рекомбинируются друг с другом благодаря свободному опылению. При этом от каж-

дого компонента используют по 10–30 растений, которые высаживают таким образом, что никогда два растения одного и того же компонента не находятся друг рядом с другом. Каждое отдельное растение помечается и отдельно убирается. Семена со всех растений одного компонента служат затем семенами для поликросс-теста.

поликросс:  
скрещивание  
кандидатов друг с  
другом

Поликросс и топкросс генетически полностью идентичны друг другу, когда при топкросс-тесте в качестве тестера используется смесь всех тестируемых кандидатов. Если более поздние синтетические сорта состоят из немногих компонентов, то выбор компонентов на основе ОКС теоретически не является лучшим.

топкросс и  
поликросс  
генетически  
идентичны

Так как при возделывании синтетического сорта с надежной вероятностью может происходить скрещивание между растениями равных компонентов, то компоненты должны иметь не только высокую ОКС, но также и высокую собственную продуктивность. Комбинация из ОКС и собственной продуктивности может рассматриваться как общая сортовая способность (англ. *general varietal ability*, ОСС). Определение ОСС, конечно, несколько сложнее, так как она зависит от числа компонентов синтетического сорта; описывается в рекомендуемой литературе.

сортовая способ-  
ность: комбинаци-  
онная способность  
и собственная  
продуктивность

### Число родительских компонентов

На вопрос, сколько компонентов нужно использовать для создания синтетического сорта, нет простого ответа. С одной стороны, интенсивность селекции тем больше, чем меньше используется компонентов. С другой стороны, при случайных скрещиваниях только у немногих генотипов наблюдается инцухт.

Ожидаемая продуктивность ( $Y$ ) синтетического сорта состоящего из  $n$  компонентов может быть выражена следующей формулой:

формула  
Sewall-Wright

$$Y = F_1 - (F_1 - S_1)/n,$$

при этом  $F_1$  есть средняя продуктивность всех скрещиваний между участвующими компонентами, а  $S_1$  — средняя продуктивность всех самоопыленных компонентов. Если компоненты уже являются гомозиготными, то соответственно  $S_1$  собственная продуктивность компонентов. Эти взаимосвязи были описаны в начале 20-го века S. Wright. Их показывает формула «Sewall-Wright», которая суммирует продуктивность синтетического сорта из двух частей. Первая часть — это  $F_1$ -продуктивность; и она тем выше, чем выше ОКС, то есть, чем сильнее проводится

Sewall G. Wright  
(1889–1988)  
американский  
популяционный  
генетик

селекционная работа, тем меньше используется компонентов.

От этой продуктивности вычитают одну часть, которая основана на инцухте; это уменьшение продуктивности тем больше, чем больше инбредная депрессия ( $F_1 - S_1$ ), но прежде всего тем больше, чем меньше  $n$ , то есть, чем меньше используется компонентов.

Синтетические сорта должны, по-возможности, с одной стороны составляться из меньшего числа компонентов, чтобы достигнуть высокой селекционной интенсивности, но с другой стороны, состоять из возможно большего числа компонентов, чтобы избежать инцухта. На этом рассуждении основано то, что число используемых компонентов не должно быть ни большим, ни маленьким, но оптимальным. Для оптимального числа компонентов в некоторых литературных источниках можно найти разные данные, которые скорее вводят в заблуждение. Оптимальное число компонентов полностью зависит от материала; если ОКС компонентов известна, то оптимальное число их для данного материала относительно легко рассчитывается.

оптимальное число компонентов зависит от материала

### **Изменение продуктивности в процессе размножения**

Из отселектированных компонентов синтезируется новый сорт. При этом имеются два пути: или компоненты смешиваются в равных частях и переопыляются открыто друг с другом, или они сначала попарно скрещиваются друг с другом в искусственных условиях. Если в дальнейшем это требует затрат, то предлагается второй путь, он может быть более надежным, но для этого каждый компонент синтетического сорта должен быть одинаково продуктивным. Поколение, которое подбирают для скрещивания компонентов, называют Син-0; следующие поколения свободного переопыления обозначаются Син-1, Син-2 и т.д.

→ Рисунок 18.3

Если Син-1 получается посредством скрещивания, то при переходе от Син-1 к Син-2 происходит падение продуктивности; если Син-1 возникает посредством свободного опыления, то уже в нем достигается равновесие Харди-Вайнберга.

→ Глава 6.2:  
Свободное опыление

Теоретически, продуктивность у синтетических сортов на уровне Син-2 остается постоянной, если соблюдаются четыре следующих условия:

- диплоидное наследование,
- случайное скрещивание,
- отсутствие естественного отбора, и
- отсутствие эпистаза.

полиплоидия

Прежде всего, два условия, диплоиды и свободное опыление, не всегда выполняются. Многие кормовые растения являются полиплоидами, и теоретически у полиплоидов после Син-2 могут быть изменения продуктивности.

смешанное  
оплодотворение

Важнейшее отклонение от свободного опыления встречается у культур со смешанной системой оплодотворения. Если у таких культур синтетические сорта возделываются путем открытого переопыления гомозиготных линий, то сначала на основе частичного самооплодотворения никогда не происходит полного переопыления-скрещивания. Следовательно, продуктивность после Син-2 возрастает еще больше.

### **Поддержание синтетического сорта**

Поддержание синтетического сорта возможно двумя путями. С одной стороны, могут поддерживаться компоненты как таковые, и сорт будет регулярно заново из них воспроизводиться, таким образом, каждый год Син-0 создается вновь. С другой стороны, работа с синтетическими сортами может проводиться, как и с любым сортом-популяцией, методом непрерывной поддерживающей селекции, то есть он синтезируется только один раз, в начале, а затем, размножается свободным переопылением.

отличие от других  
сортов-популяций

Большинство учебников говорит только тогда о синтетических сортах, если сорта постоянно возобновляются из своих компонентов.

Особенно у клонов в качестве компонентов существует риск, что родительский клон через некоторое время «вырождается» из-за поражения болезнями. Поэтому многие селекционеры при поддержании синтетического сорта отдают предпочтение популяции, а не компонентам. Но при возможном регулярном новом синтезе, когда семена определенного Син-поколения поступают в продажу.

Также, если изменения после Син-2 незначительны, то следует, прежде всего, у полиплоидов и видов со смешанным оплодотворением, точно определяться, какое поколение следует рассматривать как «сорт». Семена только этого поколения могут испытываться в сортоиспытаниях и поступать в виде сертифицированных семян в торговлю. Такое требование, конечно, несколько академично, так как на практике его выполнить невозможно, потому что трудно различить друг от друга поколения синтетического сорта. Отличие сортов синтетического типа от сортов-популяций также не так просто, так как имеются плавные переходы. Чет-

кое различие имеется, напротив, между сортами-популяциями, включающими синтетические сорта и гибридами. Семена синтетического сорта в последнем звене размножения, как и у всех сортов-популяций, появляются при свободном переопылении, а не при целевом скрещивании между двумя компонентами.

отличие от гибридов

Поэтому не имеет смысла называть синтетические сорта «полугибридами», как это иногда встречается на рыночных прилавках.

## 18.4. Оценка методов

Селекционный успех зависит от генетической изменчивости, интенсивности отбора и от наследственности. Три обсуждаемых селекционных метода должны сравниваться вместе относительно этих факторов. Если исходить из данного материала с данной генетической изменчивостью, то размер селекционного успеха определяется интенсивностью отбора и наследственностью.

→ Глава 8.1:  
Факторы селекционного успеха

Максимально возможная интенсивность отбора убывает в массовой селекции от использования метода половинок к созданию синтетического сорта. По своей интенсивности отбора среди всех методов популяционной селекции, метод массового отбора намного эффективнее; только при его использовании возможно оценить несколько сотен или тысяч генотипов, и отобрать при этом малую долю. У синтетического сорта, как у другой крайности, напротив можно испытать в очень дорогом поликроссе, только небольшое количество генотипов.

интенсивность отбора

Если испытывают, например, 30 компонентов, и позже будут создавать сорт из 10 компонентов, то по сравнению со средним отбором возможен отбор  $\frac{1}{3}$  кандидатов.

Для наследственности всё прямо наоборот, чем для интенсивности отбора: роль наследственности при массовом отборе очень незначительна, так как возможна оценка отдельных растений в одной окружающей среде. При селекции синтетических сортов, напротив, роль наследственности очень велика, так как компоненты могут подвергаться наблюдению в течение нескольких лет, а тестовые скрещивания возделываются в объемных испытаниях по оценке продуктивности.

наследственность

У хозяйственно-важных перекрестноопыляемых растений, из селекционных методов чаще всего применяют создание синтетических сортов или подобные способы, по-

сколько условий для селекции гибридов не существует. При достаточно больших расходах на селекционную программу можно достигнуть и большого селекционного прогресса. Другие методы популяционной селекции применяют в зависимости от ситуации, если при незначительных затратах на популяцию она улучшается, или создается новый сорт.

### 18.5. Поддерживающая селекция

Для популяционной селекции характерно, что поддерживающая селекция и селекция новых сортов методически принципиально не отличаются друг от друга.

#### **Задача поддерживающей селекции**

Как у всех селекционных категорий, так и у сортов-популяций поддерживающая селекция служит для очистки от мутаций и механических засорений. Кроме этого, должна удаляться интрогрессия, если сорт размножался на недостаточном расстоянии от других сортов. Так как сорта-популяции гетерогенны, то такие отклоняющиеся растения в сорте чаще всего не выявляются, и у селекционера поэтому меньше забот, чем по другим типам сортов.

Гетерогенность популяционных сортов создает также проблемы, которые у других сортов почти не играют роли, а именно, возможное влияние естественного отбора. Простейшим примером является высота растений: в загущенных посевах более высокорослые генотипы всегда имеют конкурентные преимущества, которые они переносят в следующие поколения. В одном из сортов-популяций (например, ржи), который селектировался на низкую длину соломины, но при поддерживающей селекции этот признак не учитывался, в следующих поколениях высота стала медленно расти.

естественный  
отбор

Также может быть проблематичным размножение сортов-популяций вне их местностей возделывания. При других климатических условиях естественный отбор может благоприятствовать генотипам, нежелательным для условий, при которых сорта должны позже возделываться. Несмотря на это, сорта кормовых растений часто размножаются в местностях с благоприятным климатом, в которых проще вести качественное семеноводство.

#### **Проведение поддерживающей селекции**

Для поддерживающей селекции, в принципе, можно использовать все методы, которые используют для создания

новых сортов. Это означает, что для поддерживающей селекции имеется ряд различных методов и их вариаций, и в зависимости от хозяйственного значения сорта, селекционер выбирает более или менее затратный способ.

Если возделывается синтетический сорт из клонов, то для поддержания клонов важно сказанное для клоновой селекции в главе 15. Конечно, важный статус здесь имеет чистота от болезней клонов, так как сам сорт размножается семенами. Клоны, восприимчивые к болезням, могут создавать проблемы для селекционера, а для фермера, который использует семена синтетического сорта, они не имеют значения.

→ Глава 15:  
Клоновая  
селекция

### **Поддерживающая селекция против селекции, создающей новые сорта**

Если хотят поддерживать в константном состоянии продуктивность сорта-популяции, посредством поддерживающей селекции, при отборе на продуктивность следует всегда обращать внимание на сведения при допуске сортов у используемых популяций. Если при поддерживающей селекции, напротив, отбирают лучшие, то может произойти то, что продуктивность сорта не останется постоянной, а улучшится. Это не соответствует букве закона, но является обычным подходом.

улучшение  
посредством  
поддерживающей  
селекции

Сорта-популяции постоянно поддерживаются в своем внешнем проявлении, в своей продуктивности, но часто медленно улучшаются. Как следствие этого в производстве возделываются часто очень старые сорта кормовых растений, которые очень долго непрерывно улучшаются.

## **18.6. Рекуррентная селекция у перекрестноопыляемых растений**

Основная схема рекуррентной селекции на рисунке 1.2 относится к каждой из четырех селекционных категорий.

→ Рисунок 1.2.

Техническое проведение и практическое значение рекуррентной селекции зависит от системы оплодотворения. У перекрестноопыляемых растений связь между рекуррентной селекцией и созданием сортов особенно тесна. Улучшение популяций посредством рекуррентной селекции происходит незаметно в процессе популяционной селекции.

### **Отбор внутри популяции**

Некоторые методы улучшения популяций представлены на рисунке 18.4; три схемы различаются по длительности

сводные братья и сестры (сибсы): мать одна, отцы разные

полные сибсы: матери и отцы одинаковые

сравнение способов

циклов; в зависимости от способа, селекционный цикл продолжается два или три года. Самый короткий цикл имеет **полусестринский отбор** (англ. *half sib selection*), который является модификацией метода половинок.

Здесь отбор происходит между рядами, каждый из которых является потомством отдельного свободноопыляемого растения. Растения в потомстве имеют общую мать, но различных отцов, они являются семьей сводных сибсов.

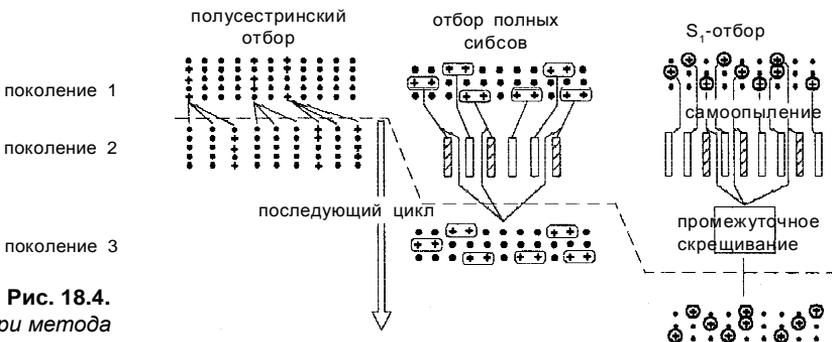
Второй представленный на рисунке метод является **отбором полных сибсов** (англ. *full sib selection*), иногда он называется «парная селекция». При этом растения опыляются не свободно, а скрещиваются попарно друг с другом.

Отбор происходит между этими потомствами скрещивания, а также между семьями полных сибсов. Лучшие семьи полных сибсов образуют улучшенную популяцию. Другие, как по полусестринскому отбору, отбираются и с материнской, и с отцовской стороны, цикл продолжается в течение двух поколений.

Третий представленный способ, является  **$S_1$ -отбор**. Отбор происходит между самоопыленными линиями ( $S_1$ -линиями), которые после отбора сначала должны рекомбинироваться, чтобы послужить основой новой популяции, которая является исходной точкой для следующего цикла.

Какой из трех способов является самым лучшим? Этот вопрос может исследоваться, как теоретически, так и экспериментально.

Теоретические положения такие же, как и при сравнении селекционных методов для создания новых сортов. При полусестринском отборе генетическая изменчивость и наследственность на самом низком уровне, но затраты также



**Рис. 18.4.**  
Три метода рекуррентного улучшения популяций

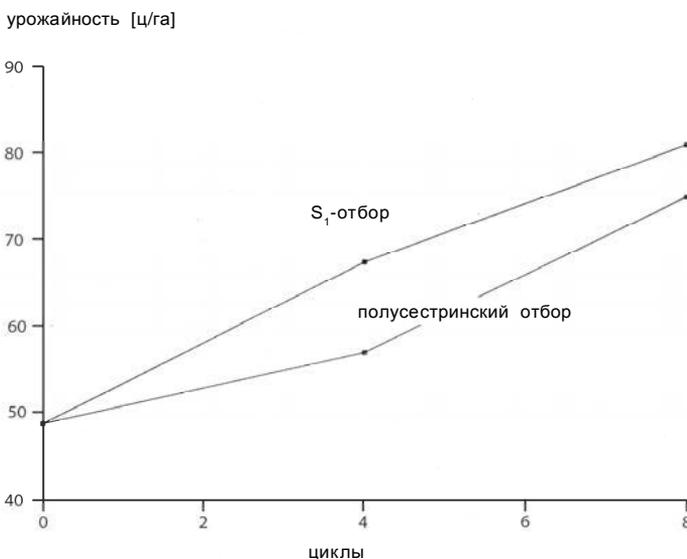
низки, и поэтому интенсивность селекции самая высокая. Отбор полных сибсов и  $S_1$ -отбор имеют высокую наследственность, но при этом дают только незначительную интенсивность селекции. При  $S_1$ -отборе генетическая изменчивость самая большая, но длительность цикла самая продолжительная. Поэтому из теоретического обзора нельзя четко указать на лучший способ.

Наряду с такими теоретическими положениями возможны также и экспериментальные сравнения. В качестве примера приводим американские исследования, которые улучшили популяцию кукурузы посредством  $S_1$ -отбора и полусестринского отбора. Отбор происходил в течение трехлетнего цикла:

- получение потомства от самоопыления (для  $S_1$ -отбора) или в результате уборки свободно опыляемых початков (для полусестринского отбора),
- испытание каждой из 100  $S_1$ -линий, или полусестринских семей,
- рекомбинация каждых из 10 лучших семей.

Таким образом, проводятся 8 селекционных циклов, затем исходная популяция, популяция после 4 циклов и после 8 циклов возделываются в четырех местах для сравнительной проверки урожайности друг с другом. Результаты этого эксперимента представлены на рисунке 18.5. После 4 циклов отбора сначала видно четкое превосходство  $S_1$ -от-

пример:  $S_1$  – отбор и полусестринский отбор для кукурузы



**Рис. 18.5**  
Сравнение восьми циклов  $S_1$ -отбора и полусестринского отбора (по Tanner и Smith, 1987).

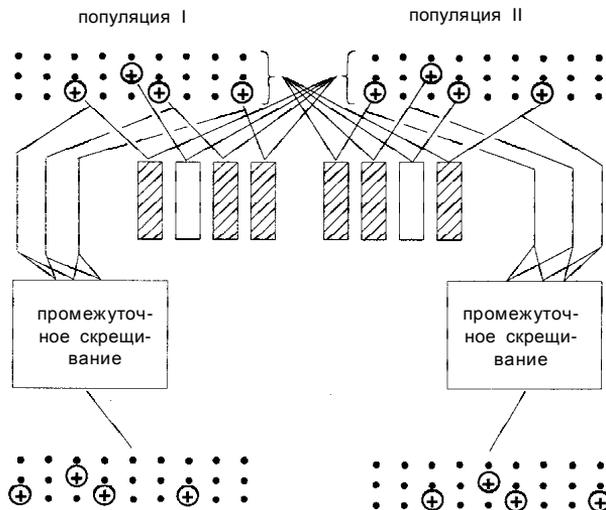
бора, но после четырех последующих циклов полусестринский отбор «наверстал» упущенное, и какой метод во времени оказался лучшим, решить, кажется пока нельзя. Многие сравнимые эксперименты приводили к подобным результатам, поэтому нельзя отметить какое либо преимущество какого-либо метода.

### Одновременное улучшение двух популяций

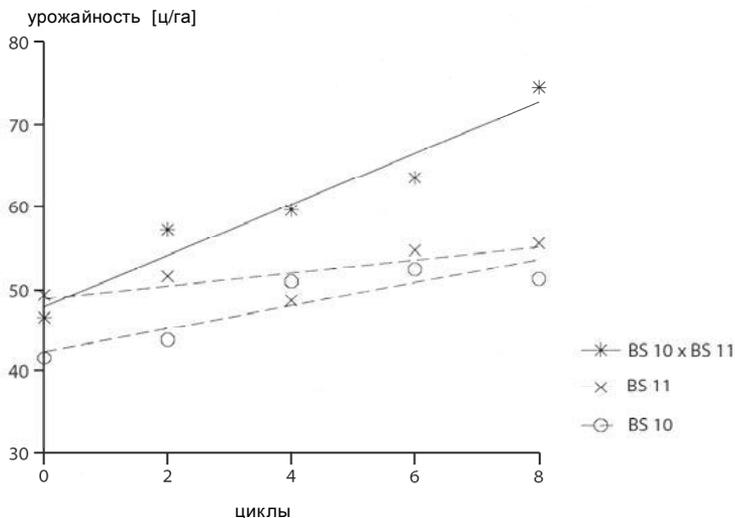
Наряду с ранее проведенным рекуррентным отбором внутри популяции (англ. *intrapopulation selection*) имеется также способ, при котором одновременно улучшаются две популяции (англ. *interpopulation selection*), которые могут рассматриваться как исходный материал для селекции гибридов. Основная идея здесь заключается в том, что обе популяции улучшаются относительно друг друга не по своей собственной продуктивности, а по своей комбинационной способности. Они могут при этом служить как два ресурса источников, из которых создаются материнские или отцовские линии.

Рисунок 18.6 показывает схему, на которой две популяции улучшаются друг относительно друга по своей комбинационной способности. Отселектированные отдельные растения используются для опыления тестера из каждой относительно другой популяции, одновременно самоопыляются. Тестовые скрещивания проверяются на продуктивность, лучшие из них рекомбинируются, а семена исполь-

исходный  
материал для  
гибридной  
селекции



**Рис. 18.6.**  
Схема реципрокного рекуррентного отбора.



**Рис. 18.7.**  
Улучшение двух популяций кукурузы, благодаря реципрокному рекуррентному отбору (по Eyherabide и Hallauer, 1991)

зуются для самоопыления. Таким образом, каждая из обеих популяций улучшается по своей комбинационной способности относительно другой популяции, в этом случае говорят о **реципрокном рекуррентном отборе (селекции)**.

В качестве примера на рисунке 18.7 представлен результат реципрокной рекуррентной селекции у кукурузы.

Рисунок показывает как саму продуктивность обеих популяций, так и продуктивность скрещивания между популяциями. Продуктивность скрещивания четко возрастает по отношению к собственной продуктивности популяций; таким образом, получается, что обе популяции по своей комбинационной способности улучшаются относительно друг друга.

пример: реципрокная рекуррентная селекция у кукурузы

#### Выводы:

1. Для селекции сортов-популяций имеется большое число различных методов. Наиболее простым является массовый отбор, который также малозатратный и позволяет достигнуть высокой интенсивности селекции.
2. Цель метода половинок управление опылением; осуществление отбора между «сводными» sibсами.
3. При селекции синтетических сортов возможна очень надёжная оценка входящих в сорт компонентов, но интенсивность селекции сравнительно низкая.
4. Каждый метод имеет свои преимущества и свои недостатки. При очень высоких общих затратах селекция синтетических сортов является наиболее перспективной.

5. Характерным для селекции сортов-популяций является то, что для поддерживающей селекции, и для селекции, создающей новые сорта, используются одни и те же методы. Поддерживающая селекция и селекция, создающая новые сорта плавно переходят друг в друга.

6. Рекуррентный отбор у перекрестноопыляемых растений переходит в методы популяционной селекции. Особенностью является одновременное создание двух подбортанных друг к другу популяций в реципрокном рекуррентном отборе.

**Вопросы:**

1. Какое из следующих высказываний (только одно) является верным?

– Массовый отбор делает возможным высокую интенсивность отбора;

– При массовом отборе происходит селекция по-другому, чем при индивидуальном отборе групп генотипов;

– Массовый отбор особенно пригоден для сложных признаков, в выражении которых одновременно принимают участие много генов.

2. Целью метода половинок является хорошее управление опылением. Почему ежегодный селекционный успех, тем не менее, не всегда выше, чем при других методах?

3. Какие недостатки имеют синтетические сорта, которые состоят из малого числа компонентов?

4. Почему важно какое поколение у синтетического сорта используется в качестве сертифицированных семян?

5. Почему естественный отбор во время поддержания сортов-популяций нежелателен?

6. Какие преимущества, или недостатки имеет  $S_1$ -отбор?

7. В связи, с каким селекционным методом реципрокная рекуррентная селекция имеет особенное значение?

**Рекомендуемая литература:**

Раздел 20 в Slepner и Poehlman (2006) на примере селекции кормовых растений.

Slepner D.A., Poehlman J.M. 2006. Breeding Field Crops 5<sup>th</sup> ed. Ames IA, USA: Blackwell.

## 19. Сравнение селекционных категорий

### 19.1. Фазы селекции

### 19.2. Выбор между различными типами сортов

### 19.3. Селекция видов с смешанным опылением

В этой главе сопоставляются четыре селекционных категории. Сначала важно показать, что все селекционные методы по своим основополагающим моментам аналогичны, а в заключение обсуждаются ситуации, когда различные типы сортов выбираются в качестве альтернативы. При этом особенное внимание обращается на культуры, у которых смешанное оплодотворение.

«...преимущество каждого селекционного метода и его смысловое комбинированное использование, является решающим в интеллектуальных достижениях селекционера».

Арнольд Шайбе (1901–1989), немецкий профессор растениеводства и селекции растений

### 19.1. Фазы селекции

На рисунке 19.1 представлены четыре селекционные категории в зависимости от селекционного метода. На первый взгляд четыре схемы выглядят по-разному; однако любой селекционный процесс имеет те же принципиальные составляющие. Каждый селекционный метод состоит из трех селекционных фаз:

- подготовка исходной изменчивости,
- образование и отбор потенциальных родительских форм, и
- проверка экспериментальных сортов.

Под **экспериментальными сортами** мы понимаем все генотипы, или популяции, которые потенциально, без дальнейших генетических изменений, могут стать сортом.

Растения, из которых создают непосредственно экспериментальные сорта, мы называем **родителями сорта**.

Они генетически еще не идентичны с окончательным генотипом сорта; в зависимости от типа сорта они расщепляются и скрещиваются друг с другом.

Три селекционные фазы на рисунке 19.1 разграничиваются друг с другом штриховыми линиями; продолжитель-

определение:  
экспериментальный сорт

определение:  
родители сорта

ность отдельных фаз варьируют очень сильно от категории к категории. Разделение внутри селекционных фаз нужно для того, чтобы сравнить друг с другом четыре селекционные категории, и каждая селекционная категория еще раз поясняется.

### Различие между селекционными категориями

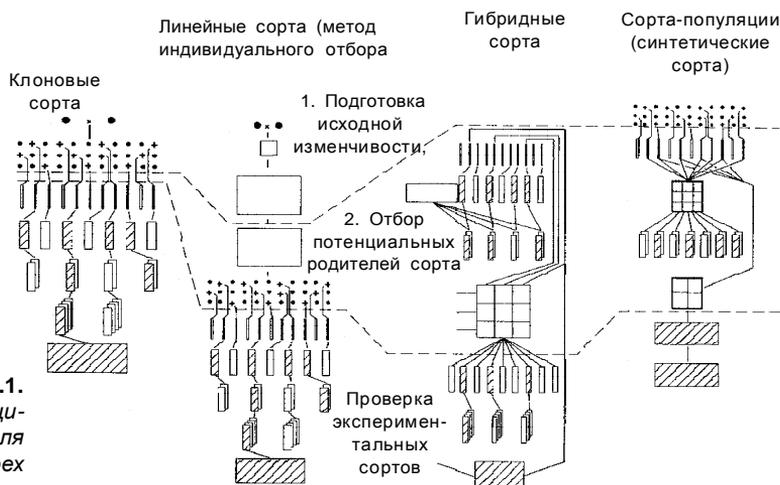
Создание исходной изменчивости состоит в гибридной и популяционной селекции в выборе одной или двух пригодных исходных популяций. При клональной и линейной селекции, напротив, сначала необходимо обеспечить генетическую изменчивость; это требует выбора пригодных для скрещивания родителей, проведения скрещиваний и выращивания поколения сеянцев, или  $F_2$ -поколения.

создание  
исходной  
изменчивости

Отдельные селекционные категории особенно сильно различаются по продолжительности средней части фазы, созданию и отбору потенциальных родителей сорта. В клонной селекции эта фаза выпадает, так как любой сеянец уже представляет собой потенциальный сорт и генетически больше не изменяется.

создание и отбор  
потенциальных  
родителей сорта

В линейной селекции продолжительность этой фазы может меняться, причем имеет место различие продолжительности отбора и уборки с отдельных растений. При гибридной селекции фаза образования сорта занимает почти весь селекционный процесс. Так как продуктивность гибридов может прогнозироваться относительно надежно из



**Рис. 19.1.**  
Типичная селекционная схема для каждой из четырех селекционных категорий.

тестовых скрещиваний, то гибриды, в конце концов, создаются и возделываются только в конце. F.W. Schnell обратил внимание на четыре подразделения в трех селекционных фазах и назвал их для селекции гибридов «слепой полет»; точно как при полете, для надежности решающее значение имеет используемый инструментарий.

Третья фаза — проверка экспериментальных сортов, которая при клоновой селекции наиболее длительная. Уже каждый сеянец генетически представляет собой потенциальный сорт, о свойствах которого не существует никакой информации.

проверка экспериментальных сортов

Поэтому требуется много лет, чтобы идентифицировать экспериментальный сорт с лучшей продуктивностью. В селекции сортов-популяций, напротив, фаза проверки экспериментальных сортов очень короткая, так как здесь отсутствует выбор между большим числом потенциальных сортов, но улучшенная популяция должна перепроверяться по продуктивности еще один раз.

#### **Подготовка исходной изменчивости**

Селекционный успех определяется всеми тремя фазами. Возможно, наиболее важная из них первая, выбор исходного материала. Сначала селекционер должен поставить селекционную цель. Исходя из этого, он должен затем на основе знаний материала отыскать пригодный для селекции. Ошибку в этой фазе, если он при отборе материала проглядел признак, который соответствовал селекционной цели, позже уже невозможно исправить.

Основополагающим является то, что в каждой селекционной категории необходимо стремиться к большой генетической изменчивости исходного материала. Такая изменчивость имеет, конечно, различные проявления. В селекционных категориях, в которых используется гетерозис, клоновая, популяционная и гибридная селекция, для достижения высокого уровня продуктивности у экспериментальных сортов необходимо комбинировать генетически различных родителей.

расхождение между родителями: высокий средний показатель благодаря гетерозису

При линейной селекции, напротив, генетическое расхождение между родителями не оказывает воздействие на средний показатель экспериментальных сортов, так как они являются гомозиготными, хотя дисперсия между ними и может существовать. Различное следствие при самом большом расхождении родителей проще всего выявлять в крайних случаях: если при линейной селекции исходят из двух гомозиготных линий, то это соответствует средней продук-

расхождение  
между родителя-  
ми: большая  
изменчивость

тивности всех экспериментальных сортов, которые возникли при этом скрещивании, то есть средней обеих линий, и изменчивость между ними тем больше, чем различнее были обе родительские линии.

Если при селекции гибридов используют две линии, то большое генетическое расхождение между ними действует только на гетерозис и на продуктивность гибрида, а не на изменчивость, так как в этом случае возможна только одна гибридная комбинация.

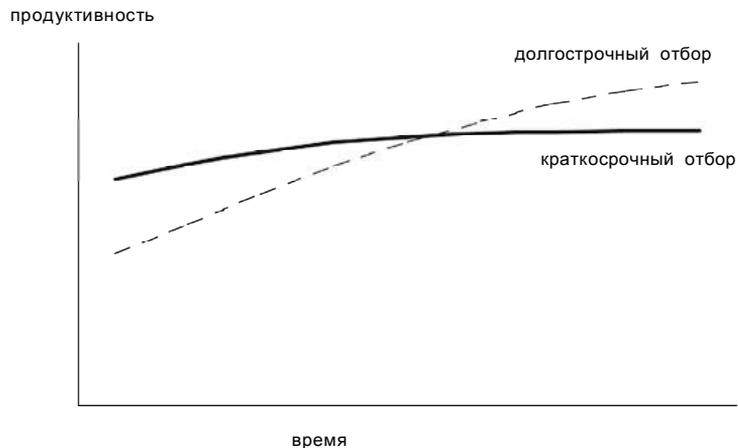
### **Краткосрочный или долгосрочный селекционный успех**

противоречие  
между средним  
показателем и  
изменчивостью

Исходный материал должен всегда, по-возможности, выявлять большую генетическую изменчивость, но одновременно также, по-возможности, объединять как можно больше благоприятных свойств.

Оба этих требования никогда полностью нельзя объединить, так как, любой генетически изменчивый материал будет включать генотипы, которые будут иметь свойства, отклоняющиеся от селекционной цели. Любое значительное расширение генетической изменчивости ведет сначала к уменьшению среднего показателя селекционного материала. Но вознаграждением является то, что от такого материала можно ожидать большого долгосрочного селекционного успеха. Это противоречие схематично представлено на рисунке 19.2.

Это соображение приводит к предложению, что селекционная программа должна подразделяться на краткосрочное и долгосрочное создание материала. Краткосрочную



**Рис. 19.2.**  
Краткосрочный и  
долгосрочный  
селекционный  
успех (схема).

селекционную программу проводят все селекционеры: это в значительной степени связано с созданием сортов существующими способами и описано в главах 15–18. Наряду с этим проводится долгосрочная обработка материала посредством **рекуррентной селекции**, как это описано и для самоопылителей, и для перекрестноопыляемых растений.

Основание к долгосрочным селекционным программам лежит во всех селекционных программах, но их значение по-разному оценивается разными селекционерами. Систематическое создание исходного материала для долгосрочных прикладных селекционных программ в настоящее время находится под управлением всех больших селекционных фирм для увеличения эффективности своих гибридных селекционных программ.

#### **Селекция родительских пар для будущих сортов**

Во второй фазе, при создании и отборе потенциальных родительских пар будущего сорта селекционер имеет множество методических альтернатив, особенно полезны в этой фазе могут быть теоретические знания и простые расчетные модели. Но также здесь присутствует и обзор всех значимых селекционных целей, и применение эффективных селекционных приемов, как условие для любого селекционного успеха.

#### **Испытание экспериментальных сортов**

В третьей фазе, проверке экспериментальных сортов, важно оптимально использовать имеющиеся в наличии ресурсы. Существенным для селекционеров является наличие эффективного обеспечения техникой, пригодных стандартов для опытов и хорошо обученного персонала. Такая технологическая точка зрения дается в этой книге только мимоходом, но подчеркивается, что для селекционного успеха это может быть не менее важно, чем хорошие теоретические знания селекционных методик. Успешная селекционная программа основана на успешном проведении всех трех селекционных фаз. Если затем присоединяется счастье в качестве «четвертого» листа клевера, то достигается настоящий большой селекционный успех.

## **19.2. Выбор между различными типами сортов**

Во многих случаях тип сорта культурного растения устанавливается заранее, благодаря биологии цветения и виду размножения. Но в некоторых случаях селекционер может

→ Глава 16.5:  
рекуррентная  
селекция само-  
опылителей

→ Глава 18.6:  
рекуррентная  
селекция перекре-  
стноопыляемых  
растений

Табл. 19.1. Порядок различных типов сортов относительно важнейших критериев		
Параметр	Признак	Порядок
Среднее значение	Урожайность	линии < гибриды/ клоны > популяции
	Качество	линии = гибриды/ клоны = популяции
	Гарантированная урожайность	линии < гибриды/ клоны > популяции
Изменчивость	все	линии < гибриды/ клоны > популяции

выбирать между различными типами. Для таких ситуаций полезно исследовать преимущества и недостатки отдельных типов сортов. В таблице 19.1 собраны важнейшие критерии для оценки типов сортов.

Для среднего значения важно, что при данном исходном материале от гибридных или клоновых сортов следует ожидать наивысший урожай, так как у линейных сортов гетерозис не

используется, а у сортов-популяций используется гетерозисный эффект только наполовину.

По качественным признакам гетерозис обычно не проявляется, так что в этом отношении все типы сортов равны. По гарантированному урожаю гетерогенные популяции в среднем превосходят гомогенные гибриды или клоны, и гомозиготные линии. Для изменчивости между экспериментальными сортами важны все признаки, чтобы генетическая изменчивость уменьшалась от линий через гибриды и клоны к популяциям.

изменчивость

Учитывают все свойства вместе, следуя тому, что каждый тип сорта имеет свои преимущества: гибриды и клоновые сорта — высокую урожайность, сорта-популяции — гарантированный урожай, линейные сорта — наибольшую изменчивость, и, как следствие, наибольший ожидаемый селекционный успех. Иногда селекционер или ученый недовольны структурой сорта и предлагают альтернативы.

все преимущества и недостатки

Главный недостаток **клоновых сортов** лежит в высокой стоимости вегетативного размножения и в возможном переносе многочисленных болезней.

недостаток клонового сорта

Как говорилось в главе 15, в связи с этим исследуются возможности размножения картофеля через ботанические семена, в зависимости от селекционного метода создаются сорта-популяции или гибриды.

недостаток линейного сорта

Главным недостатком **линейного сорта** является то, что у него не может использоваться гетерозис.

Так как у самоопылителей истинный гетерозис проявляется по урожайности, то почти у всех культур самоопылителей пробуются или обсуждается возможность селекции гибридов.

недостаток сорта-популяции

Главный недостаток **сорт-популяций** состоит в том, что они генетически гетерогенны и поэтому включают в себя и нежелательные генотипы.

Это является главным отличием сортов-популяций от всех других типов сортов и предлагается альтернативой другим сортам. Чаще всего заменяют сорта-популяции гибридами.

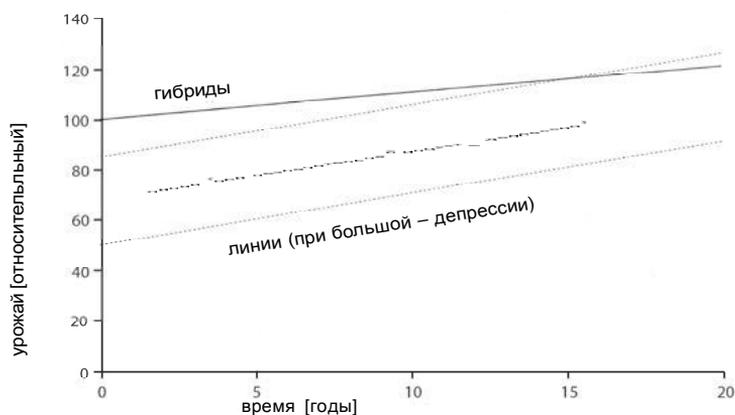
**Гибриды** по своей генетической структуре идентичны клоновым сортам. Если возможно простое вегетативное размножение, то клоновые сорта можно представить как альтернативу гибридам. Этот путь интересен, прежде всего, у растений, которые имеют высокие индивидуальные показатели, то есть очень немногие овощные культуры или лесные породы. Затраты на вегетативное размножение могут быть сбалансированы, потому что клоновая селекция методически проще и не имеет установленного гибридного механизма.

Сравнивая гибриды с линейными сортами, противопоставляют большие преимущества гибридов недостаткам: если линии и гибриды созданы из одного и того же материала, то линии имеют большую изменчивость.

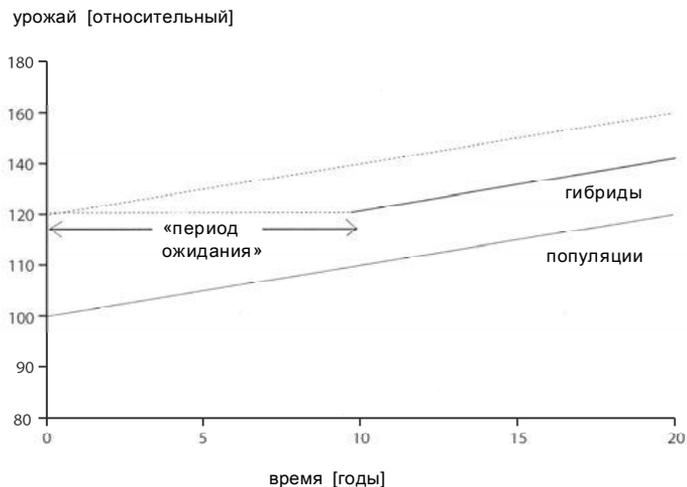
В большинстве ситуаций изменчивость между линиями теоретически минимум в два раза больше, чем между двумя простыми гибридами. Как схематично показано на рисунке 19.3, это приводит к большему ожидаемому селекционному успеху у линий. Если гетерозис относительно невелик, как это обычно у самоопылителей, то селекция гибридов является сомнительной стратегией.

В принципе, к подобным выводам можно придти другим мысленным путём, возможно даже наглядным. Если самоопылять  $F_1$ -гибриды, то получаем расщепление. Возникшие линии находятся по своим средним показателям среди исходных гибридов, однако могут встречаться линии, показав

недостаток гибридов по отношению к линейным сортам: незначительная изменчивость



**Рис. 19.3.** Ожидаемый селекционный успех при рекуррентной селекции линий и гибридов (по Gallas, 1988)



**Рис. 19.4.**  
Ожидаемый селекционный выигрыш у гибридов и сортов-популяций

→ Глава 10:  
гетерозис

тели которых выше, чем у гибридов. Большинство исследований по гетерозису указывают на то, что средняя степень доминирования лежит ниже 1, и поэтому теоретически лучшие генотипы не являются гибридами, а гомозиготными линиями.

Также, по сравнению с сортами-популяциями, гибриды имеют не только преимущества. Хотя теоретически и возможно из любой гетерогенной популяции отселектировать гибрид, который будет превосходить по урожайности, но это превосходство будет уменьшаться селекцией, если рассматривать весь процесс под углом времени. Как видно на рисунке 19.4, лучшие гибриды имеют урожайность на 20% выше, чем популяции. Чтобы идентифицировать эти гибриды, понадобилось около 10 лет, и семена гибрида потребовались через определенный «период ожидания».

недостаток гибридов по отношению к сортам-популяциям: «период ожидания»

За это время исходный материал может быть улучшен селекционно, и гибрид нельзя сравнивать ни с исходной популяцией, ни с улучшенными популяциями.

Еще один недостаток гибридов состоит в том, что их генетическая гомогенность является их уязвимостью. Это, конечно, не означает, что гибриды в целом должны иметь меньшую гарантированную урожайность, чем сорта-популяции. У гибридов возможен очень интенсивный отбор на будущие свойства, которые повышают гарантированную урожайность, такие как устойчивость соломины, толерантность к болезням и стрессовым факторам. Конечно, остается риск поражаемости по отношению к влиянию факторов среды, которые при селекции не учитываются.

### 19.3. Селекция видов со смешанным опылением

Селекция видов со смешанным опылением особенно интересна, так как у них часто приходится выбирать между несколькими селекционными категориями. К таким культурам, наряду с местными видами, такими, как рапс и бобы, относятся такие важнейшие тропические культуры, как сорго, просо и хлопчатник. Для культур со смешанным опылением отсутствуют специальные селекционные методы, но используют методы и для линейной селекции, и для популяционной, и для селекции гибридов. Эти виды чаще всего имеют значительный гетерозис, который используется непостоянно, так как в популяциях всегда содержатся растения, которые в результате окажутся самоопылителями. Таким образом, только у видов со смешанным опылением гибридная селекция теоретически выглядит особенно превосходной и многообещающей.

гибриды

Если получение гибридных семян технически невозможно, то хотя бы меньшая часть гетерозиса может использоваться, благодаря синтетическим сортам. Как у рапса, так и у бобов имеются синтетические сорта.

синтетические сорта

Применяют одинаковые методы как у полных перекрестноопыляемых растений, только при этом имеет смысл вести отбор на повышение степени перекрестного переопыления. Другими словами, если кто-то пытается преобразовать смешанное опыление в чисто перекрестное; наиболее последовательно осуществлять поиск генов самонесовместимости и вводить их в популяцию

У видов со смешанным опылением возможно создание линейных сортов, так как эти виды могут легко самоопыляться. Так у рапса имеются сорта, созданные на основе двойных гаплоидов.

линейные сорта

Линейная селекция хотя и имеет большое преимущество, прежде всего с точки зрения фиксации в сорте генов по желаемым качественным свойствам, но она означает отказ от гетерозиса.

#### Выводы:

1. Каждый селекционный метод можно разделить на три фазы: (i) создание исходной изменчивости, (ii) создание и отбор потенциальных родителей будущего сорта, и (iii) испытание экспериментального сорта. В зависимости от селекционной категории эти фазы могут очень сильно различаться по продолжительности.

2. Каждый тип сорта имеет свои преимущества и недостатки. Поэтому отсутствует тип сорта, который был бы лучшим при всех обстоятельствах, а по многим культурам всегда можно выбрать несколько альтернатив.
3. Для видов со смешанной системой оплодотворения отсутствуют собственные селекционные методы, вы должны сами принять решение, с какими культурами вы будете работать как с самоопылителями, а с какими как с перекрестноопыляемыми растениями.

**Вопросы:**

1. У какого типа сорта «фаза создания сорта» особенно продолжительная? Почему?
2. У какой селекционной категории очень рано доступны «потенциальные сорта», и работа селекционеров состоит в том, чтобы среди этих «потенциальных сортов» идентифицировать лучшие генотипы?
3. Почему для признака урожайность следует другой порядок отдельных типов сортов, чем для признака качества?
4. Почему важно, как и при линейной селекции, так и при селекции гибридов, использовать родителей с большим генетическим расхождением? (точка зрения: в обеих селекционных категориях существуют различные основы)
5. Почему у самоопылителей селекция гибридов не всегда имеет смысл? (точка зрения: от чего зависит селекционный успех?)
6. Что понимают под «периодом ожидания» в селекции гибридов у перекрёстников (правильный только один ответ)?
  - описанные законом опыты по допуску длятся дольше (4 года вместо 2), а гибриды генетически менее стабильны;
  - лучшие гибриды теоретически всегда продуктивнее, чем популяции, из которых они создаются. Но проходят многие годы, чтобы эти генотипы идентифицировать, а затем предоставить в распоряжение семена гибрида;
  - селекция гибридов требует больших затрат человеческого труда, и у селекционеров поэтому не хватает времени (англ. *time-lag*), чтобы поддерживать контакты с интересными фермерами. В связи с этим селекционеры легко теряют необходимые контакты с производственной практикой.

7. Является ли гарантированный урожай у гибридов большим, или меньшим, чем у сортов-популяций (точка зрения: почему на этот вопрос не просто ответить?)
8. Как может у культур со смешанным оплодотворением полноценно использоваться гетерозис?

**Рекомендуемая литература:**

У Schnell (1982) предложено и обоснованно подразделение трех фаз селекции.

Schnell F.W. 1982. A synoptic study of the methods and categories of plant breeding // Z. Pflanzenzüchtg. Bd.89. P.1–18.

«Я никогда не делаю какие-либо прогнозы, особенно о будущем»

Casey Stengel,  
легендарный американский тренер по бейсболу.

## 20. Обзор

**20.1. Новая селекционная концепция “Omics” — «-омики»**

**20.2. Новые приемы анализа “high-throughput” — «высокопроизводительный скрининг»**

**20.3. Новые вызовы: изменчивость климата и мировая проблема питания**

**20.4. Видение будущего**

В этом разделе не будет прогнозироваться будущее. Но будут описаны некоторые привлекательные новые концепции и технические предложения, которые еще не нашли применения в практической селекции растений, и поэтому до этой главы не упоминались. Мы не хотели бы философствовать, что эти возможности приведут к новой эпохе в селекции растений и как это поможет селекции растений, а также какие столкновения возможны с будущими требованиями в сельском хозяйстве.

### 20.1. Новая селекционная концепция “Omics” — «-омики»

Классическая генетика занималась, прежде всего, наследованием отдельных генов. Основной идеей исследования генома является, напротив, изучить одновременные возможности всех генов, а также всего генома. Такой анализ возможен на разных уровнях, а именно, на последовательности ДНК (**геномика**), на транскрибированных генах (**транскриптомика**), на синтезированных белках (**протеомика**), на продуктах обмена веществ (**метабономика**), и наконец, на фенотипических признаках (**феномика**). Часто исследования проводятся на модельных видах, из которых важнейшим является *Arabidopsis*.

### ***Arabidopsis* как модель**

Резуховидка Таля *Arabidopsis thaliana* является невыразительным сорняком, который распространен во всем мире. В большом объеме это растение, в качестве модельного, использовалось уже в классической генетике, так как оно имеет короткую продолжительность поколения, только три месяца, и легко может культивироваться на малых площадях и в защищенном грунте, и в климакамерах. Но свое большое значение оно получило тогда, когда было открыто, что оно имеет очень маленький геном. *Arabidopsis* имеет только пять пар хромосом и общая длина ее ДНК короче, чем у всех других растений. *Arabidopsis* принадлежит к семейству *Brassicaceae* и является родственником рапсу. Другими важными модельными растениями с маленьким геномом являются: люцерна трункатула *Medicago truncatula* из семейства бобовых и фиолетовый ложный костер *Brachypodium distachyon* из семейства злаковых.

### **Геномика**

Прямым подходом для молекулярного анализа генотипа является секвенирование его ДНК. В качестве первого растения в 2000 г. был полностью секвенирован геном *Arabidopsis*. Наряду с ним были секвенированы геномы некоторых других видов, таких как, рис, кукуруза, *Brassica*.

Секвенирование ДНК иногда называют как «расшифровка» генома. Это вводит в заблуждение, потому что хотя из структуры секвенированной ДНК и можно получить информацию о кодируемых белках, но сначала о его функциях еще ничего не будет известно. Таким образом, это примерно как перевести китайский текст на финский. В противоположность к китайским иероглифам такой текст может читаться без проблем, но без знаний финского языка значение его будет не понятно.

Секвенирование ДНК — только первый шаг, так как сначала секвенируются только одиночные стандарты — генотипы. Селекционно значимыми являются прямые различия между разными генотипами. Они показывают себя всё больше и больше, что «секвенирования ДНК» вида на самом деле не существует, а различные генотипы имеют разное секвенирование. У кукурузы выявили, что между разными генотипами имеются не только малые различия по секвенированию, но могут быть выявлены значительные структурные перестройки и, что часто гены одного генотипа могут полностью отсутствовать у других генотипов.

секвенирование  
общей ДНК

**Табл. 20.1. Примерные размеры геномов различных организмов (гаплоиды)**

Организм		Число пар оснований ДНК
<i>Escherichia coli</i>	Бактерия	4600000
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Резуховидка Таля	125000000
<i>Oryza sativa</i>	Рис	560000000
<i>Zea mays</i>	Кукуруза	2500000000
<i>Homo sapiens</i>	Человек	3000000000
<i>Hordeum vulgare</i>	Ячмень	5000000000
<i>Triticum aestivum</i>	Пшеница	16000000000

размер генома видоспецифичен и очень различен

Достоинством внимания являются очень большие различия в общей длине ДНК у различных организмов. Это показывают данные таблицы 20.1 на некоторых примерах. Человек в этом перечне четко находится между кукурузой и ячменем и размер генома не является мерой для уровня развития организма.

Очень большая изменчивость по длине генома растений в меньшей степени основана на различиях в числе функциональных генов, все семенные растения имеют около 25000–30000 различных генов. Очень большая изменчивость по размеру генома имеет две других причины. По одной, ДНК наряду с собственными генами может содержать информацию для образования полипептидов и протеинов, а также других веществ, которые идентичны, повторяются и функции их до сих пор неизвестны.

Геном ячменя, например, состоит более чем на 90% из таких повторяющихся ДНК. Кроме этого, многие растения целиком или частично являются полиплоидами, это объясняет, например, почему такой большой геном у пшеницы. Но и очень маленький геном *Arabidopsis* содержит по многим генам несколько копий.

→ Глава 12.3: полиплоидия

Различный размер генома будет лучше наглядно выглядеть, если представить базовую последовательность ДНК на бумаге. ДНК очень простого вируса состоит из 1000 пар оснований, которые могут быть записаны 1000 буквенными обозначениями на одной странице. Маленькая бактерия имеет уже около одного миллиона пар оснований, чтобы записать их последовательность, требуется уже книга в 1000 страниц и по 1000 буквенных обозначений на каждой странице. И, наконец, на самый маленький геном растения *Arabidopsis* требуется заполнить 125 томов по 1000 страниц каждый.

### Синтения

Выдающимся результатом секвенирования растительного генома является хорошее согласование, часто относительное, расстановки генов у различных видов. Так, например,

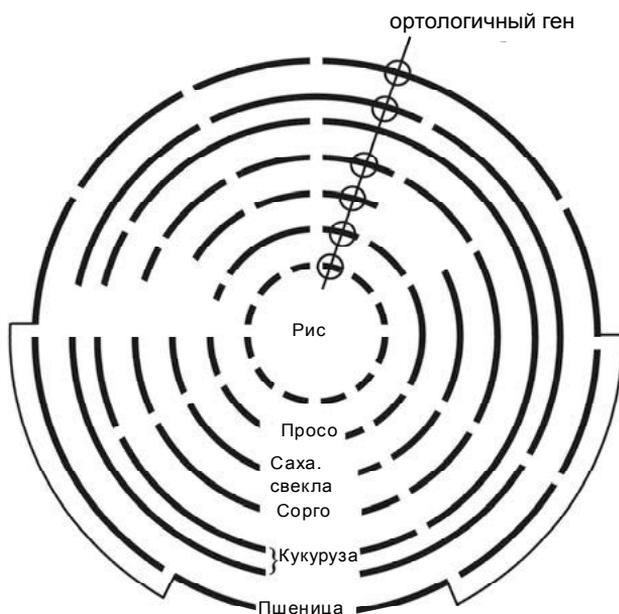
гены в определенной хромосоме риса расположены также, как на хромосоме ячменя («коллинеарно»). Если гены у двух видов расположены схожим образом в геноме, то говорят о **синтении**.

Эта синтения очень полезна, как для мало, так и для хорошо изученных видов, так как позволяет использовать информацию о соответствующих «ортологических» генах у хорошо изученных видов, как например, рис. Рисунок 20.1 показывает синтению важнейших зерновых культур друг относительно друга и с сахарной свеклой. Показаны наборы хромосом, построенные соответственно их синтении. Гены, ортологичные друг с другом, расположены на радиальных линиях. Внутренний круг представляет 12 очень маленьких хромосом риса, и от него наружу следуют хромосомы проса, сахарной свеклы, сорго, кукурузы и пшеницы. У пшеницы показаны 7 хромосом однозернянки, структура хромосом других *Triticeae*, таких как, рожь, ячмень и овес в принципе очень похожа.

Примечательно, что 10 хромосом кукурузы распределены в два круга, так как во время эволюции у предков кукурузы произошло удвоение генома. Затем произошли большие структурные перестройки, которые не сразу выявились в тетраплоидной структуре генома, так как хромосомный набор не просто удвоить.

определение:  
синтения

транскриптомика



**Рис. 20.1.**  
Сравнение  
структуры  
генома важней-  
ших зерновых  
культур (по Moore  
et. al., 1995).

регистрация всех  
выраженных генов

Для функции одной растительной клетки это скорее не вопрос, какую ДНК она содержит, но для какой части этой ДНК происходит транскрипция в мРНК. Это всегда только очень маленькая часть ДНК. Целью транскриптом-анализа является регистрация этого активного гена и измерение силы его экспрессии.

При этом мРНК изолируется и разделяется на короткие фрагменты, так называемые «выраженные теги последовательности» (ВТП). Которые не соответствуют полноценным генам, но достаточно специфичны, чтобы упорядочить отдельные гены.

Если проводить такие исследования во время налива семян, то можно выявить, когда «включаются» отдельные гены и что замыкают их функции. Также можно сравнивать экспрессию под различным влиянием условий среды (например, с или без стрессовых факторов, или поражаемости болезнями). Гены, экспрессия которых при этом сильно изменяется, являются, вероятно, значимыми для реакции растения на эти факторы среды.

### **Протеомика**

разделение всех  
протеинов

При таком подходе у генных продуктов исследуются протеины. При этом изолируются все наличные протеины в определенных тканях, и в определенное время разделяются. Похоже, как при транскриптом-анализе, но не так интересно, какие протеины есть в наличии, но прежде всего, какие изменения происходят в образце протеина во время развития, или реакции на определенные условия среды.

### **Метабомика**

анализ всех  
продуктов обмена  
веществ

Также на уровне метаболитов можно изучить продукты обмена веществ клетки или ткани. В отличие от классической биохимии, целенаправленно изучают не только полностью определенные пути обмена веществ, но хроматографически, или спектроскопическими методами учитывают по возможности все вещества, а также другие химические структуры или физиологические функции, пока еще не известные. Также здесь следует остановиться прежде всего на том, что необходимо наблюдать за изменениями во время развития растения и точнее анализировать выделяющиеся метаболиты.

### **Феномика**

Наконец, анализ может проводиться на фенотипическом уровне, прежде всего, по морфологическим и физиологичес-

ким признакам. Также главной идеей здесь является охват, по возможности, всех генов. Простейшим подходом является изучение коллекций мутантов, из которых исключаются по одному гену. Мутации с таким эффектом могут замыкать функцию этим геном. У *Arabidopsis* имеется для практически любого известного гена «нокаутированные (выбитые) мутанты», и имеются важные приемы, чтобы исследовать большое число мутантов на определенные свойства (признаки).

Конечно, этот подход имеет свои границы, прежде всего, не анализируются сложные взаимодействия между генами. Исследования коллекций мутантов поэтому напоминают в некотором смысле эксперимент, в котором у автомобиля снова и снова расширяют какую-то отдельную часть, чтобы обнаружить, как он работает. Без всякого сомнения, Вы многое узнаете, но этот подход не является элегантным и не может привести к полному пониманию.

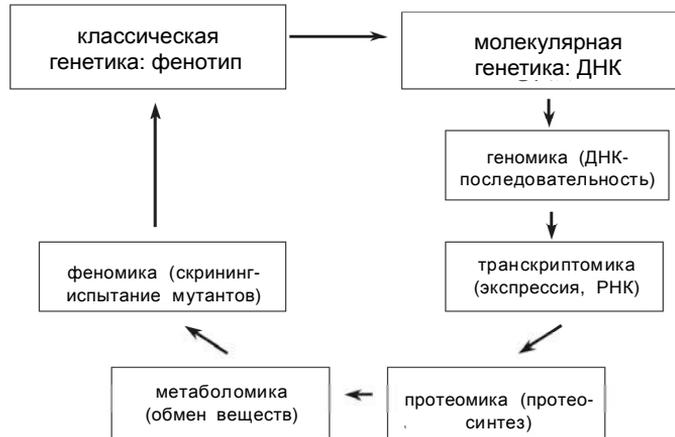
коллекции  
мутантов

### **Генетика и геномный анализ**

Методами классической генетики могут изучаться только фенотипические различия. Классический генетический анализ возможен только с генами, для которых существуют различные аллели, которые фенотипически различаются. Гены, у которых аллели не показывают видимой изменчивости, не могут быть проанализированы методами классической генетики, их изучают другими методами. В молекулярной генетике, напротив, все аллели могут идентифицироваться на уровне ДНК. Но в последовательности ДНК не могут быть прямо обнаружены функции гена. В геномном анализе это проводится обсуждаемыми методами транскриптомики, протеомики и метаболомики. Таким образом, функция гена более узнаваема, чем из последовательности ДНК, но удаляется всё дальше и дальше от непосредственно генетической информации (рис. 20.2). Протеины и метаболиты являются частью фенотипа, и поэтому подвержены влиянию внешней среды. При геномном анализе на таком уровне, в принципе должны решаться те же проблемы, как и при классической генетике, а именно, имеет место влияние среды и ошибка опыта, которые необходимо уменьшать, благодаря специальным опытам и повторениям.

Первоначальная привлекательность молекулярной генетики, когда у генотипа прямо и без помех можно выявить влияние среды, изменяется, благодаря проявлению важных признаков растения во взаимодействии со сложными факторами среды.

**Рис. 20.2.**  
Классическая и  
молекулярная  
генетика:  
замкнутый круг



Первоначальная основная мысль геномного анализа была заключена в рассмотрении всех генов растения. Это имело смысл для лучшего понимания обмена веществ и физиологии, но для селекции растений было менее значимым. Только благодаря генноинженерному подходу стало возможно влиять именно на все гены. Для использования в классической селекции это является основным условием, чтобы для гена имелась различная аллель. Но до сих пор неизвестно, для каких из многих генов есть вообще функциональная аллельная изменчивость, которая различается не только по последовательности ДНК, но также и по функции. Только такие гены с селекционной точки значимы. Иногда появляется идея, что при одном скрещивании всегда вновь комбинируют десятки генов. Это полная ложь. Заново комбинируют при скрещивании только гены (или истинные аллели), по которым различаются родители.

селекционно значимые: не функции генов, а различия между аллелями

### Геномная селекция

Возможность секвенировать (определять последовательность) целый геном, привела к мысли о том, что связь между последовательностью ДНК и проявлением признаков не может быть найдена статистическими методами. Такая «геномная селекция» (англ. *genomic selection*) является дальнейшим развитием ассоциативного картирования.

Если во время первоначальной идеи ассоциативного картирования было важно сравнивать различные аллели генов кандидатов, то при геномной селекции нужно анализировать сначала по возможности больше SNP-маркеров, а в ка-

→ Глава 7.5:  
ассоциативное  
картирование

→ Глава 7.5:  
SNP-маркеры

честве конечной цели все различия в последовательности с различиями в их продуктивности.

Примечательным для геномной селекции является полный отказ от идеи прекращения количественной изменчивости в доле отдельных QTL и затем идентификация основополагающих QTL-генов. Геномная селекция — это чисто статистический подход, при котором не требуются знания об участии гена. QTL, а также отдельный ген, заменяются, благодаря QTN (*quantitative trait nucleotids* — количественный признак нуклеотида), а также различию в ДНК-последовательности с влиянием на количественный признак. Это очень похоже на «Инфинитезималь-модель (модель неопределенности)» Р.А. Фишера, отца количественной генетики. Основной идеей при этом является, что количественная изменчивость проявляется благодаря своему очень малому вкладу и несчетному количеству генов, и на этом представлении основана общая классическая теория селекции.

Геномная селекция — это новая идея, которая восходит к селекции животных. Конечной целью ее является предсказывать на основе последовательности ДНК «геномную селекционную ценность» и применять в качестве инструмента для селекции. Еще предстоит выяснить, как это происходит в действительности. Интереснее всего с помощью этого подхода анализировать очень сложные признаки с участием очень многих генов, прежде всего, для урожайности. Для просто наследуемых признаков, таких как содержание масла и белка, «геномная селекция» является, по моему мнению, напротив, ложным путем. Смысл этого в том, чтобы идентифицировать гены, принимающие участие через QTL, или гены-кандидаты, и целенаправленно изучить их взаимодействие.

### Старые и новые лозунги

Ученые подкрепляют свои идеи благозвучными лозунгами. Иногда это действительно новые идеи, но иногда это искусные комбинации уже давно известных приемов. Так как слово «геномный анализ» уже не является волшебным словом, чтобы получать деньги на исследования, предлагаются постоянно новые понятия. Некоторые из них такие: «*systems biology* — системная биология», «*knowledge-based bio-economy* — биоэкономика, основанная на знаниях», «*precision breeding* — точная селекция» или «*breeding by design* — селекция по дизайну». Популярными являются SMART Breedig (Selection with Markers and Advanced

Рональд А. Фишер  
(1890–1962)  
английский  
математик,  
статистик и  
генетик

Reproductive and Technologies — селекция с маркерами и расширенными репродуктивными технологиями) или MAGIC (Mutant-Assisted Gene Identification and Characterization — идентификация и характеристика гена с помощью мутагенеза). Наконец особо важные гены по-новому называют «ведущие гены»; как, например, на каждом факультете есть «модель», так и мощное растение должно иметь «ведущие гены».

## 20.2. Новые приемы анализа “high-throughput” — «высокопроизводительный скрининг»

исследовательский  
Союз GABI

Геномные исследования проводятся очень большими национальными и международными исследовательскими центрами. Так как молекулярные основы жизни универсальны, то исследования в области растений извлекают выгоду от технического прогресса, который развивается в генетике человека и микроорганизмов. В Германии геномные исследования с растениями на государственном и частном уровне ведут, основанный в 1999 г. исследовательский Союз GABI («Геномный анализ в биологических системах растений»).

В прошедшие десять лет было быстро улучшено и упрощено много методик по геномным приемам. Для многих направлений созданы приемы, которые могут проводиться при очень высокой пропускной способности генотипов, так называемый «высокопроизводительный скрининг».

### Секвенирование ДНК

F. Sanger (p. 1918)  
британский  
биохимик

Самый существенный прогресс произошел в области секвенирования нуклеиновых кислот. Методы, первоначально использованные в геномном анализе, были созданы F. Sanger, и по его имени называются «Sanger-секвенирование».

В принципе, геном при этом делится на маленькие отрезки ДНК, которые многократно копируются посредством ПЦР-реакции (амплифицируются) и затем с помощью ферментационных приемов происходит секвенирование. Sanger-секвенирование в настоящее время заменяется очень производительным методом «*next generation sequencing* — новое поколение секвенирования». Это понятие охватывает различные методы, которые используют различные принципы и достаточно сложны, чтобы здесь их объяснить. Их очень высокая производительность основана, прежде всего, на том, что секвенируются (считываются) не только фрагменты отдельных ДНК, но много фрагментов одновременно.

Благодаря «новому поколению секвенирования» затраты на ДНК-секвенирование снижаются существенно, они могут составлять 1% от затрат на Sanger-секвенирование. Это особенно видно при большом объеме секвенирование целых геномов. Так, например, секвенирование генома ячменя по классической методике стоит 50–100 млн. € а сейчас это можно выполнить за долю этой суммы.

Хотя прием «новое поколение секвенирования» еще не до конца внедрен, в разработке находится «третье поколение секвенирования». При этом можно отказаться от амплификации ДНК и напрямую секвенировать отдельные молекулы ДНК с помощью нанотехнологий. Так, возможно, это будет происходить в будущем, геном человека можно будет секвенировать в течение одного дня за 1000 долларов — секвенирование первого человеческого генома стоило 2 миллиарда € Разработку таких методов для селекции растений трудно предсказать. Возможно, вскоре секвенировать один генотип будет стоить меньше, чем провести его полевое исследование. Если это станет возможным, то на основе секвенированных ДНК можно будет прогнозировать агрономическую ценность, но, по крайней мере, для сложных признаков вопрос еще открыт.

### **Чип-технологии**

Важнейшим вспомогательным средством для геномного анализа является использование чипов, или «*microarrays* — микрочипов». Это носители, размером с ноготь большого пальца, изготовленные из искусственного материала или стекла, которые покрыты тысячами или десятками тысяч фрагментов ДНК. Особенно важными являются ДНК-чипы для транскриптомики. На них применены ДНК-фрагменты или почти всех генов, или определенные ткани выбранных важных генов. Фрагменты не являются полными генами, но они достаточно специфичны, чтобы произвести гибридизацию с РНК и определить, какие гены из присутствующих на чипе в определенное время транскрибируются. Также для изучения протеинов всё больше применяется чип-технология.

### **Фенотипирование**

Для понимания фенотипов конструируются очень дорогие приборы, которые работают в основном автоматически. Растения в теплице движутся на ленте в камеру с нормальным светом, и также на растения со всех сторон воз-

→ Глава 16:  
линейная  
селекция

действуют инфракрасным светом. Если комбинировать с приемами для анализа изображения, то можно изучать в год на такой установке, например, до 100000 растений риса, и при этом учитывать урожайность, число зерен и их размер, фотосинтетическую активность, биомассу листьев и корней и другие признаки. Основных преимуществ такого метода меньше, потому что большое количество генотипов может быть охарактеризовано, по-прежнему возделыванием в поле продуктивными «высокопроизводительными» приемами. Так при линейной селекции при самой маленькой селекционной программе, например, каждые 500  $F_2$ -растений от 200 скрещиваний в поле, то есть 100000 генотипов только в  $F_2$  поколении.

Преимущества автоматизированных систем фенотипирования при контролируемых условиях состоят в том, что многие признаки (площадь листьев, биомасса и другие) могут быть оценены значительно точнее, и, прежде всего, наблюдения могут проводиться непрерывно и без нарушений. Эти наблюдения проводятся, конечно, при искусственных условиях и многие важные свойства, такие, как глубина проникновения корней или полевая устойчивость против главных болезней, не исследуются. Короче говоря, для некоторых селекционных целей эта система идеальна, для других непригодна.

### **Биоинформатика**

При геномном анализе нарастает большой объем данных. Биоинформатика — новая область исследований для создания методов, которые оценивают данные. Она имеет мало общего с классической биометрией, но является комбинацией информатики и молекулярной биологии. Биоинформатика занимается управлением сверхбольших объемов данных, а также созданием «вычислительных правил» (алгоритмов), чтобы выявлять, например, последовательность ДНК, где начинается новый ген.

Чтобы дать представление о требованиях биоинформатики, я хотел бы возвратиться к наглядному примеру о размере генома: чтобы записать ДНК-последовательность растения *Arabidopsis*, требуется 125 томов, каждый по 1000 страниц. Для сравнения двух генотипов друг с другом нужно искать отличия в каждой из 125 таких книг. Для биоинформатики это не проблема, и сегодняшние методы подходят для анализа очень многих больших геномов и для связи информации секвенирования с результатами других методов «-омики».

### **20.3. Новые вызовы: изменчивость климата и мировая проблема питания**

В сознание широкой общественности всё больше проникает мысль о том, что человечество в ближайшие десятилетия столкнется с двумя очень большими вызовами, изменчивостью климата и дальнейшим ростом проблемы питания.

#### **Изменчивость климата**

Исследователи климата едины в том, что происходит мировой подъем температуры. В Средней Европе зимы становятся мягче с повышенным количеством осадков, летом погода становится теплее и суше. Для европейского сельского хозяйства это не является обязательным недостатком. Радикальное следствие изменчивости климата отмечено в тропиках и субтропиках, где в сельскохозяйственном производстве будет отмечен сильный региональный спад. Сильнее всего пострадают те страны, у которых уже сегодня существует продовольственный дефицит.

Главнейшей причиной изменчивости климата является сельское хозяйство, на него падает почти треть мировой изменчивости климата. Сначала может показаться удивительным, так как мы в Европе ключевое слово «изменчивость климата» связываем с промышленностью или транспортом. Но сельское хозяйство — это крупнейшая мировая отрасль хозяйства. Следовательно, имеет крупнейшее значение по возможному достижению устойчивого роста сельскохозяйственного производства без дальнейших нагрузок на климат.

В таблице 20.2 приведены важнейшие ожидаемые последствия изменчивости климата на сельское хозяйство. По болезням растений больше вероятности в изменении значения отдельных болезней, чем с появлением совсем новых болезней. В Средней Европе, напротив, сильно возрастает значение вредителей и была бы весьма желательна генетически обусловленная устойчивость к насекомым-вредителям: во-первых, вредители становятся устойчивыми к инсектицидам, и, во-вторых, следует ожидать роста законодательных ограничений по применению инсектицидов. Устойчивость против насекомых-вредителей, конечно, большой селекционный вызов, и против большинства важных вредителей нет доступной эффективной устойчивости, ни с помощью классической селекции, ни с помощью генной инженерии.

селекция на устойчивость к вредителям

**Табл. 20.2. Последствия изменчивости климата и результат селекционной стратегии**

Следствие изменчивости климата	Селекционная стратегия
Изменения в спектре болезней	Классическая селекция на устойчивость к патогенам
Рост числа насекомых-вредителей	Генетические источники? Генная инженерия
Рост УФ излучения, озон, концентрация CO <sub>2</sub>	Классическая селекция на урожайность
Летняя засуха, жара	Генетические источники; Генная инженерия?

смещения в спектре культур

Возможным образом речь идет о влиянии изменчивости климата и на изменение возделываемых в Средней Европе видов. Такие теплолюбивые виды, как подсолнечник или соя могут выиграть, а у таких яровых культур, как овес, горох или бобы может возрасти возделывание озимых форм. Это также зависит от того, насколько надежно будут происходить ожидаемые изменения, или будут отмечаться сильные колебания от года к году.

### Мировое питание

До 2050 г. глобальный спрос на продукты питания, в связи с ростом населения и доходов, вероятно всего удвоится. Будет ли спрос успешно удовлетворен, трудно ответить. С одной стороны, за последние 40 лет мировая продукция аграрного сектора увеличилась почти в три раза и даже в перерасчете на одного человека доля продуктов питания возросла на 20%. Но в последние десять лет рост производства четко замедлился.

В настоящее время еще имеются значительные неиспользованные резервы для увеличения сельскохозяйственного производства. Тенденция очень вероятного увеличения цены на аграрные продукты обеспечивает стимулы сильнее использовать эти резервы. Прежде всего, во многих развивающихся странах урожаи могут повышаться быстро, благодаря улучшенной защите растений и лучшему обеспечению питательными веществами (удобрениями). Как в Европе, так и в мире могут значительно интенсифицироваться прежние мероприятия в области селекции растений.

В долгосрочной перспективе мировое растениеводство, вероятно, ограничивается, прежде всего, наличием воды. Мировое потребление воды с 1900 по 1995 г. увеличилось более чем в шесть раз. Человеку требуется ежедневно 4 л воды для питья, но 2000 л для получения продуктов питания. В Средней Европе, например, для получения 15 т биомассы

→ Глава 1.3:  
селекция растений  
и мировое питание

пшеницы или 25 т биомассы кукурузы, необходимо 300 мм осадков. Поэтому генетическое улучшение эффективности использования воды приобретает растущее значение.

увеличение  
эффективности  
использования  
воды

Дальнейший предел в получении растительного продукта лежит в ограничении доступных фосфатов. По пессимистическим оценкам, мировых запасов фосфатов хватит на срок от 50 до 100 лет. Это означало бы, что переработка фосфора должна бы приобретать растущее значение. Но возможно также, селективировать генотипы, которые бы из почвы могли лучше использовать наличный труднодоступный фосфор.

увеличение  
эффективности  
фосфора

### **Мировое питание и изменчивость климата**

Обеспечение мирового питания и ответ на изменчивость климата — это два больших вызова сегодняшним сельскохозяйственным исследованиям, и селекция растений может внести значительный вклад в решение обеих проблем. При этом, по моему мнению, без колебаний следует сказать, что в ближайшие два или три десятилетия обеспечение мирового питания имеет повышенный приоритет. Увеличение мирового народонаселения и растущий спрос на растительные продукты для человеческого питания и корма животных будет иметь место с безопасностью и очень вероятно, с возрастающим использованием растительной биомассы для получения энергии.

рост мирового  
народонаселения  
очень достоверен

Последствия изменчивости климата, напротив, очень трудно предугадать, собственно говоря, эксперты едины только в одном, что неизбежное изменение климата происходит. Но есть и мнение, что надежные прогнозы возможны только на период времени с 2050 по 2100 г., а также наблюдения, которых следует предостерегаться, что воздействия изменений климата можно ожидать быстрее, чем предполагается. Поэтому очень трудно сказать, как следует отреагировать селекции уже сегодня на изменчивость климата.

### **Значение сельскохозяйственных исследований**

Значение сельскохозяйственных исследований уже десятилетия, как в Германии, так и во всем мире снижается. Ввиду вышеназванных вызовов человечеству, это трудно понимать.

значение сельско-  
хозяйственных  
исследований  
снижается

Особенно в цели дальнейшего увеличения урожайности долгое время работали очень сдержанно. Во времена перепроизводства продуктов питания в Европе существовало требование к исследовательским проектам, исключать их, если в

проекте заявителя упоминалось слово «урожайность». Необходимо в будущем придти к усилению национальных и международных сельскохозяйственных исследований. Эмпирические исследования подтверждают, что усиленные государственные поиски стимулируют и воздействуют на изучение и развитие в частном хозяйстве. Тем самым вносится значительный вклад в увеличение мирового аграрного производства. Это является неперенным условием для питания населения земли в условиях будущего изменения климата.

## 20.4. Видение будущего

Прежний бундесканцлер Гельмут Шмидт часто цитирует высказывание: «У кого видения, должны идти к врачу». Его последователь Гельмут Коль, напротив, имел мнение, что политик «должен заглядывать за горизонт завтрашней ночи». Также и ученый должен делать это с любовью, и, таким образом, в заключение следует указать некоторые будущие возможности для захватывающего развития.

### Границы роста?

Учитывая растущее население земли и возрастающие требования к питанию ставится вопрос, как много продуктов питания, теоретически может производиться на земле. Модельные расчеты исследовательского института климата в Потсдаме привели к поразительным результатам, что при оптимальном использовании земли уже с 20% теперешних сельскохозяйственных площадей, может прокормиться 12 миллиардов человек. Это, конечно, в короткие и средние сроки не реализовать, так как «оптимальное использование земли» предполагает полную перестройку теперешнего использования земли. Сегодня большинство густонаселенных областей в Европе, Северной Америке и Восточной Азии расположены на плодороднейших почвах, которые изъяты из сельского хозяйства. Это очень интересное размышление, что в долгосрочном прогнозе, мировое питание уже не будет проблемой, если эти области будут интенсивно использоваться в сельскохозяйственном производстве, а население земли будет проживать в основном в регионах, менее продуктивных в аграрном смысле.

мировое питание  
уже не будет  
проблемой

### Генные банки

Под генными банками могут подразумевать два совершенно различных понятия. Классический генный банк —

это место, где хранятся пробы семян. При исследовании геномов, напротив, понимают под геномным банком, банк данных для секвенирования.

Тем не менее, уже происходит соединение этих обоих видов геномных банков друг с другом, в котором у классического геномного банка не только фенотипически описываются сохраняемые образцы, но также отсеквенирована ДНК, сначала для некоторых особо интересных генов. В будущем станет возможным осуществлять просмотр по определенному гену в геномном банке данных, какие различные аллели имеются. Образцы с различными аллелями будут связаны с геномным банком семян, в котором фенотипически уже могут быть изучены, то есть будет видно какая аллель и при каких условиях среды показывает лучшую агрономическую продуктивность.

→ Глава 10:  
генетические  
ресурсы

геномный банк данных и  
семенной геномный  
банк

### **Генная инженерия**

Для генной инженерии перспективы поистине безграничны. Для зерновых — это возможность фиксировать азот из воздуха, растения с засухо- и холодоустойчивостью, устойчивые против всех вредителей и болезней с высокоэффективной фотосинтетической продуктивностью и повышенным содержанием питательных веществ, в первую очередь минеральных и витаминов. Некоторые из этих целей, возможно, удастся осуществить в ближайшем будущем, другие просто утопичны. Можно предположить, благодаря лучшему пониманию взаимодействия растения и паразита, достигнуть широкой устойчивости к грибковым болезням, так как каждое растение, в принципе, располагает действенным защитным механизмом против грибковых болезней.

общая грибковая  
устойчивость  
может быть  
достигнута

По другим целям, биологические возможности ограничены; даже при помощи генной инженерии не могут быть созданы растения, которые смогут расти без воды и без фосфора, для этого нужно изобрести новую жизнь и полностью реконструировать живые существа.

### **Управление рекомбинационным процессом**

Рекомбинация является очень важным процессом для получения генетической изменчивости. Уже давно, еще из классической генетики известно, что частота рекомбинаций очень по-разному распределена на хромосомах. Из новейших исследований в рамках геномного анализа знаем, что, например, у кукурузы около 25% генов почти не показывают рекомбинаций, это отмечено, прежде всего, в области центромеры хромосом.

развитие ранее  
неиспользованной  
генетической  
изменчивости

Гены, лежащие в этих областях, в селекции почти не использовались. Если бы было возможно, например, благодаря обработке ферментами, сильно повысить частоту рекомбинаций, при скрещиваниях появлялось бы много больше изменчивости и, прежде всего, производился бы обмен полнотью новых комбинаций генов.

### Что Мендель не знал: эпигенетика

определение:  
эпигенетика

В представлении классической генетики наследственная информация существует в форме генов, которые расположены в хромосомах и при делении клетки передаются в дочерние клетки. В молекулярной генетике уже давно предполагается, что наследственная информация кодируется в последовательности ДНК. Сегодня знают, что клетки наряду с этой генетической информацией содержат еще другую информацию, которая при делении клеток передается дальше. Этим занимается эпигенетика, в настоящее время очень быстро развивающаяся область исследований. Эпигенетическими называют все изменения в экспрессии генов, которые при делении клеток передаются дальше, а в редких случаях могут наследоваться в последующих поколениях. Причинами являются, прежде всего, метилирование ДНК, а также наращивание метиловых групп на отдельном основании, или модификация гистонов, которые являются протеинами, тесно связанными с ДНК и играющие большую роль в экспрессии генов

Также определенные формы РНК могут подавлять экспрессию генов. Это может приводить к «отключению» отдельных генов (*gene silencing* — молчание генов). Еще одним малоизученным феноменом является «*genomic imprinting* — геномный импринтинг», благодаря которому могут различаться материнские и отцовские аллели, так что только один из двух читается в потомстве. В конце можно сказать, какое влияние одна аллель имеет на другую, какая является наследственной, так что может привести к «парамутациям». Наши знания о значении и частоте таких эпигенетических феноменов находятся еще в самом начале. Лучшее понимание эпигенетики может привести к совершенно новым возможностям селекции растений.

### Открытые вопросы

Наконец, следует отметить, несмотря на большой прогресс в геномном анализе, на отдельные центральные вопросы генетики до сих пор нет ясного ответа. Можно назвать только три:

- Как много генов имеется с селекционно полезной изменчивостью? (Высшие растения имеют 25000–30000 генов, но полностью неизвестно, как много среди них имеют аллели с агрономическим значением, которые собственно и селекционно полезны).

- Как много аллелей имеется у этих генов? (Как в классической генетике, так и при QTL-анализе есть частичное представление, что имеется только две аллели, но это, конечно, очень сильное упрощение).

- Генетическая изменчивость основана в основном на различии в структуре генов, а также на последовательности ДНК, или изменчивость основана на различии в регуляции экспрессии? (Выражаясь по-другому: кодировать различные аллели для различных протеинов, или для образования различных количеств этих протеинов).

**Выводы:**

*«И так мы видим влияние, занавес и все вопросы открыты»*

Бертольд Брехт

**Вопросы:**

Кому принадлежит следующая мудрость:

«О, человек так часто ошибается, и никогда не знает, что будет завтра».

**Рекомендуемая литература:**

К этой главе не дана публицистическая литература, так как она устарела бы уже при появлении книги. К темам, которым мы обратились, находится обширная информация в интернете, к которой, конечно, следует подходить критически. А соответствующие поисковые системы найдут Вам легко автора вышеназванной цитаты.

## Дополнение: ключевые слова для частной селекции растений

### Зерновые

Зерновые культуры, включая кукурузу, являются как в Германии, так и во всем мире важнейшими растениями для питания человека. К этой группе принадлежат три культурных растения с наибольшим распространением и продуктивностью: пшеница, кукуруза и рис. С ботанической точки зрения все три культуры относятся к семейству злаки, или мятликовые (*Poaceae*, прежнее название *Gramineae*); наиболее близкородственными являются пшеница, ячмень и рожь, которые объединены в трибу *Triticeae*.

### Пшеница ..... *Triticum spp.*

- **Происхождение и эволюция:** эволюция пшеницы представляет собой образец примера аллополиплоидии (→ глава 12.3, рис. 12.7). Имеются диплоидные ( $2n = 2x = 14$ ), тетраплоидные ( $2n = 4x = 28$ ) и гексаплоидные ( $2n = 6x = 42$ ) виды. Гексаплоидная пшеница (*Triticum aestivum*, состав генома AABBDD) возникла благодаря межвидовой гибридизации между тетраплоидной полбой двузернянкой (*T. turgidum* ssp. *dicocum*, AABB) и эгилопсом Тауша (*Aegilops tauschii* syn. *Ae. squarrosa*, DD) около 8000–12000 лет тому назад. Тетраплоидная пшеница (AABB) возникла в результате гибридизации полбы-однозернянки (*T. monococum*, AA) и донора носителя В-генома, вероятно *Ae. speltooides*. Диплоидные и тетраплоидные формы пшеницы принадлежат к старейшим культурным растениям, и происходят из Передней Азии (→ глава 1).
- **Значение:** Пшеница принадлежит к трем важнейшим сельскохозяйственным мировым культурам (наряду с кукурузой и рисом). Самое большое значение имеет гексаплоидная мягкая пшеница (*Triticum aestivum*, англ. *common wheat*), возделываемая главным образом в умеренных широтах, но с очень большой адаптацией к различным климатическим условиям; в Германии это важнейший сельс-

кохозяйственный вид (3,2 млн. га). В очень незначительных объемах возделывается гексаплоидная пшеница спельта (*T. spelta*, англ. *spelt wheat*) с пленчатыми зернами, которая до 19-го века господствовала во многих районах Германии. Около 10% мирового производства приходится на тетраплоидную твердую пшеницу (*T. durum* syn. *T. turgidum*, англ. *durum wheat*), которая возделывается прежде всего в Средиземноморье, в теплых, сухих местностях Германии; используется в основном при производстве макарон. Только очень небольшое значение имеет полба однозернянка (обрушивание пленки, низкие урожаи, высокое содержание каротина в зерне) и полба двузернянка (повышенное содержание протеина).

- **Селекционные цели:** урожайность, стабильная урожайность и качество выпечки (→ глава 4.2) стоят на переднем плане, в Северной и Восточной Европе также зимостойкость. Устойчивость соломины и короткостебельность. Устойчивость против фузариоза колоса имеет самое большое значение, иначе содержание микотоксинов в урожае будут расти; источники устойчивости известны, но частично из-за «генетической связи» трудно используемы (→ глава 5.3). Селекция на устойчивость к мучнистой росе, желтой ржавчине и растущему значению септориоза, бурой ржавчины, к анаморфе Дрекслера (*Drechslera tritici-repentis*), патогенам корневых гнилей (*Ophiobolus graminis*, *Cercospora*), а также вирусным болезням.
- **Селекционный метод: Линейная селекция:** Самоопылитель; скрещивания с дикими видами относительно простые, используются для переноса генов устойчивости (→ табл. 5.3). Получение гаплоидов, благодаря опылению кукурузой, и их удвоение обработкой колхицином необходимо. ЦМС присутствует, но гибриды получают благодаря гаметоцидам. Гетерозис относительно невысокий, поэтому гибриды имеют небольшое значение. *От переводчика:* в последние годы удвоенные гаплоиды получают в культуре изолированных микроспор

### **Рожь ..... *Secale cereale***

- **Происхождение и эволюция:** Рожь (англ. *rye*) первоначально появилась в Передней Азии как сорняк в посевах пшеницы и ячменя. Отбор культурных форм произошел, вероятно, около 7000 лет тому назад. Отдельные хромосомы ржи ( $2n = 14$ ) могут распознаваться по гомологичным хромосомам А-, В- и D-генома пшеницы.

- **Значение:** Рожь приспособлена к холодным условиям возделывания Средней, Северной и Восточной Европы, а также Северной Азии. С 1000 года после Р.Х. и до середины 20-го века рожь была важнейшим растением в питании населения Средней и Северной Европы. После этого площадь возделывания непрерывно сокращалась; в Германии в 2010 г. — 660000 га. По сравнению с пшеницей, рожь имеет более низкую потребность в температурах для прорастания и роста, более высокую потребность в яровизации, лучшую зимостойкость, высокую эффективность использования воды, менее требовательна к почвам для получения высоких урожаев.
- **Селекционные цели:** Из местных зерновых культур рожь более всего подвержена полеганию, поэтому неполегаяемость посевов является важнейшей селекционной целью. Поражаемость посевов менее значительна, чем у других зерновых культур и селекция на устойчивость поэтому не выходит на передний план. Важным признаком является устойчивость против израстания, то есть против преждевременного прорастания зерна уже в колосе. С недавних пор также общая биомасса для использования в качестве силосного растения. У гибридов ржи высокая пыльцевая продуктивность, иначе низкая завязываемость.
- **Селекционный метод: Селекция популяций, гибридов:** Перекрестноопыляемое, ветроопыляемое; самонесовместимое. Классический объект для популяционной селекции; прежде метод половинок (→ глава 18.2), сегодня синтетические сорта (→ глава 18.3). Селекция гибридов на основе ЦМС; с 1984 г. в Германии гибриды представлены на рынке, сегодня они занимают более 50% общей площади возделывания культуры. При селекции гибридов происходит отбор против самонесовместимости, применяются самофертильные линии. В настоящее время гибриды представляют собой скрещивания между простыми гибридами ЦМС в качестве материнского компонента и 2 линиями синтетического сорта в качестве отцовского.

#### Тритикале ..... *Triticosecale*

- **Происхождение и эволюция:** Тритикале (англ. *triticale*) появилась благодаря скрещиванию между пшеницей и рожью и, как следствие, удвоению числа хромосом (→ глава 12.7). Спонтанная гибридизация между пшеницей и рожью отмечалась уже в 19-м веке. Современная тритикале получается при искусственном скрещивании между тетрапло-

идной пшеницей (Геном AABB,  $2n = 28$ ) и рожью (Геном RR,  $2n = 14$ ) и имеет геномную конструкцию (AABBRR,  $2n = 42$ ). Полученная, таким образом, «первичная» тритикале, однако, малопродуктивна. Поэтому в селекции чаще всего используют «вторичную» тритикале, получаемую благодаря скрещиванию, «тритикале x тритикале». Так как эти скрещивания все восходят к «первичной» тритикале, то используемая генетическая изменчивость при селекции этой культуры сравнительно мала.

- **Значение:** Растущее распространение в Европе, Азии, высоко над уровнем моря в тропиках и субтропиках. В Польше селекция с 1948 г., первый сорт “Lasko” в 1968 г.; в Германии первый сорт зарегистрирован в 1979 г., площадь возделывания составляет на сегодняшний день 660000 га (6% от общей площади под зерновыми культурами. Возделывание на более легких почвах, экстенсивная культура, при очень хороших условиях урожайный потенциал четко меньше, чем у пшеницы.
- **Селекционные цели:** Урожайность, хорошая выполненность зерна, более высокое содержание белка (тритикале используют в основном в качестве фуража на собственных предприятиях, у него отсутствует качество хлебопечения как у пшеницы, так как, нет генома D), устойчивость к израстанию (склонность к израстанию более высокая, чем у ржи) Устойчивость (мучнистая роса является растущей проблемой). Новой селекционной целью является пригодность на сырьё для получения биоэтанола (прежде всего, высокое содержание крахмала), или для биогаза (высокая биомасса).
- **Селекционный метод: Линейная селекция:** Самоопылитель, но чаще, чем у пшеницы имеет место случайное перекрестное опыление. Поддерживающая селекция дорогая, так как присутствует не только перекрестное опыление, но и хромосомная нестабильность (потеря отдельных хромосом). Благодаря специальным приемам скрещивания отдельные хромосомы ржи могут заменяться хромосомами D-генома пшеницы, чтобы тритикале получило хлебопекарные качества пшеницы.

#### **Ячмень ..... *Hordeum vulgare***

- **Происхождение и эволюция:** Ячмень (англ. *barley*) является старейшей зерновой культурой. Центр происхождения — Ближний Восток. Родственными являются *H. vulgare* ssp. *spontaneum* (скрещивается с диким ячменем) и ssp. *bulbosum*

(ограниченно скрещивается с диким ячменем). Ячмень — диплоид,  $2n = 14$ . Генетическая изменчивость очень большая; имеются озимые и яровые формы, пленчатые и голозерные типы, двух- и многорядные генотипы.

- **Значение:** Ячмень является главнейшей мировой зерновой культурой (производство более 140 млн. т). Этот вид с очень большой экологической адаптивностью; он возделывается от сухих субтропиков до границы земледелия в Северной Европе. Главными областями являются Европа, Россия и Северная Африка. Яровой ячмень чаще всего двухрядный и используется в пивоварении, озимый ячмень может быть двух- или многорядным, и используется для производства фуражного зерна.
- **Селекционные цели:** общими важными целями являются урожайность, прочность соломины, качество зерна. Показателями качества фуражного ячменя являются содержание белка и клетчатки. Имеется очень много показателей качества для пивоваренного ячменя (например, более низкое содержание сырого протеина, высокое содержание солодового экстракта, степень окончательного брожения). Главными болезнями являются мучнистая роса, желтая ржавчина, сетчатая пятнистость, ринхоспориоз, вирус желтой карликовости тип 1+2, рамуляриоз.
- **Селекционный метод: Линейная селекция:** Строго перекрестноопыляемое растение; линейная селекция (метод педигри или массовый отбор, индивидуальный отбор с промежуточными поколениями в теплицах, или в южном полушарии. Получение гаплоидов проще, чем по другим зерновым (→ глава 12.4). Скрещивания с дикими видами (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*) происходит относительно легко, в том числе для сохранения генов устойчивости. Возможны гибриды на основе признака ЦМС.

**Овес ..... *Avena sativa***

- **Происхождение и эволюция:** Как и у пшеницы, овес (англ. *oats*) имеет диплоидные, тетраплоидные и гексаплоидные дикие и культурные формы. Хозяйственное значение сегодня имеет только овес посевной *Avena sativa*, аллогексаплоид ( $2n = 42$ ). Зерна чаще всего пленчатые, но имеются также и голозерные формы. Первоначально произрастал в посевах пшеницы и ячменя в качестве сорного растения в Европе и на Переднем Востоке. Возделывается с 2500 г. до Р.Х. в Средней Европе.
- **Значение:** Возделывание, прежде всего, в Средней, Северной и Восточной Европе. Мировая площадь возделывания

по сравнению с 1950 г. уменьшилась наполовину. В Германии это еще заметнее (в 1975 г. — более 900000 га, в 2010 г. — 150000 га). Отличный предшественник (например, уменьшение поражение черной ножкой и свекольной нематодой), незначительные требования к почве, но относительно низкие урожаи. Преобладает яровой овес, озимый овес имеет более высокий урожайный потенциал, но низкую зимостойкость. Высокие питательные показатели (высокое содержание жира, минеральных веществ, жизненно-важных аминокислот), фуражный корм для животных и для питания человека (овсяные хлопья; диетический продукт питания для аллергиков, так как, свободен от глиадилина).

- **Селекционные цели:** урожайность зерна, размер зерна, равномерное формирование зерна, малая пленчатость, хорошее шелушение пленок, устойчивость к мучнистой росе, ржавчине и головне. У ярового овса, кроме того, быстрое созревание и устойчивость к преждевременной засухе. У озимого — зимостойкость и прочность соломины. Зимостойкость менее значительна, чем у других отечественных зерновых культур; селекция озимого овса в Германии была мало успешна.
- **Селекционный метод: Линейная селекция:** Относительно строгий самоопылитель. Скрещивания с дикими видами (например, овсюг пустой *Avena fatua*) легко возможны, используют, прежде всего, в США для переноса генов устойчивости.

#### Кукуруза ..... *Zea mays*

- **Происхождение и эволюция:** Кукуруза (англ. *maize*, амер. *corn*) происходит из Средней Америки и проникла в Европу, благодаря Колумбу, в Европу. Родоначалником является дикий злак теосинте (*Zea mexicana*, → рис. 1.1); хромосом  $2n = 20$ . Кукуруза легко скрещивается с теосинте, кроме этого, в мире представлено много форм кукурузы: кремнистая, зубовидная, крахмалистая, сахарная, лопающаяся. Кремнистая — представлена многими местными европейскими сортами. Формы зубовидной кукурузы происходят из США.
- **Значение:** Кукуруза принадлежит к важнейшим сельскохозяйственным культурным растениям и возделывается по всему миру. Это главная культура для питания человека в тропиках и субтропиках, в умеренном климате выращивается в качестве фуражной культуры (на зерно или на силос), в последнее время в Германии стала возделываться для получения биогаза. Традиционная культура для Южной Европы,

Франции, Австрии, частично для Южной Германии. В Германии произошло очень сильное увеличение роста площадей под кукурузой с 1950 г., тогда было только 50000 га.

- **Селекционные цели:** В Европе, как и у других зерновых на переднем плане — урожайность, связанная с толерантностью к холоду, устойчивость и предусмотренное к месту возделывания время созревания. Селекция на устойчивость и качество является вторичной. В тропиках, напротив, болезни и вредители имеют большое значение и селекция на устойчивость имеет высокий статус. Вредители и в Германии (мотылек кукурузный, кукурузный корневой жук) приобретают растущее значение в связи с сужением севооборотов. Имеется классическая селекция на устойчивость с трансгенным подходом (>глава 13.3: генноинженерная кукуруза). В США возделываются в основном трансгенные сорта, в Германии в 2009 г. не допускаются.
- **Селекционный метод: селекция гибридов:** перекрестноопыляемое растение, ветроопыляемое, у местных сортов протандрия (мужские цветки цветут раньше, чем женские, препятствуя самоопылению). Кукуруза — классический объект селекционных исследований у перекрестноопыляемых растений и особенно в области гибридов, так как благодаря строению цветка могут получаться большие площади мужских стерильных посевов (с удалением метелок вручную, или механизированно, имеются также и на основе ЦМС). В Германии и других развитых странах возделывают исключительно гибриды, в развивающихся странах под ними занята только половина площадей. В Германии выращивают простые гибриды типа зубовидная x кремнистая.

**Рис** ..... *Oryza sativa*

- **Происхождение и эволюция:** Рис (англ. *rice*) происходит из Юго-Восточной Азии; возделывается около 8000 лет. Имеется большое число форм и типов, которые частично больше не скрещиваются свободно. Хромосом  $2n = 24$ ; но относительно маленький геном, который был секвенирован полностью первым, после *Arabidopsis*, модельный вид для зерновых.
- **Значение:** В Юго-Восточной Азии главная культура для питания человека, 90% мирового производства выращивается в этом регионе; основной продукт питания для  $\frac{1}{3}$  человечества. 80% площади под рисом орошается, «засухоустойчивый» рис на остальной площади имеет повышенную потребность в естественных осадках.

- **Селекционные цели:** для повышения индекса урожайности, и, соответственно, урожаев, используются, как и у пшеницы, короткостебельные сорта. Часто востребован более короткий период вегетации, чтобы обеспечить возможность получения 2–3 урожаев в год.

**Селекционный метод: Линейная селекция, селекция гибридов:** относительно строгий самоопылитель. Гибриды создаются на основе ЦМС и имеют растущее и преобладающее значение в Китае. Генная инженерия используется для улучшения признаков, влияющих на качество приготовляемого продукта (→ вставка 13.3: золотой рис), но ещё не возделывается.

### Различные виды проса

**Происхождение и эволюция:** В качестве «проса» называются различные мелкосемянные виды зерновых культур, которые, прежде всего, возделываются в сухих тёплых областях. Сорго зерновое (*Sorghum bicolor*,  $2n = 20$ ) происходит, вероятнее всего, из Африки и возделывается всё шире по все миру. Просо имеет азиатское происхождение; самое большое значение имеют просо обыкновенное (*Panicum miliaceum*, чаще всего тетраплоидное  $2n = 36$ ), могар (*Setaria italica*,  $2n = 18$ ) и африканское просо, или пеннисетум сизый (*Pennisetum typhoidem*,  $2n = 14$ ).

**Значение:** Просо обыкновенное, до введения в культуру картофеля, было основным продуктом питания в Германии. Могар и просо обыкновенное возделываются в мире всё больше и больше, заменяя кукурузу и сорго обыкновенное. Африканское просо, напротив, раньше было важнейшим культурным растением в сухих регионах Азии и Африки; оно предъявляет меньшие требования к осадкам, чем другие растения местного земледелия.

**Селекционные цели:** Различные у разных видов, так как направления использования очень различаются: Все эти виды проса могут использоваться в качестве основного продукта питания для человека, в качестве фуражного зерна, в качестве зеленого корма, или для получения силоса. В Германии ведут проверку для получения биогаза.

**Селекционный метод: Линейная, популяционная, гибридная селекция:** Репродуктивные системы у всех видов проса смешанные, и в зависимости от вида представлены самоопылением, перекрестным опылением с большой изменчивостью от культуры, генотипа и условий среды. У сорго обыкновенного, просо обыкновенного и могоара преоблада-

дает самоопыление, у африканского проса — перекрестное опыление. Интенсивная селекционная работа идет, прежде всего, с сорго обыкновенным и просо обыкновенным; у которых отмечен признак ЦМС и растущее значение приобретают гибриды.

### Зерновые бобовые

Семейство бобовых (*Leguminosae* или *Fabaceae*) характеризуется симбиозом с азотфиксирующими бактериями, высоким (20%) содержанием белка в сухих семенах. На этом основано в большинстве обществ сочетание бобовых и зерновых культур для замены потребления мяса в пище человека. Некоторые бобовые (соя и арахис) имеют высокое содержание масла, и используются как масличные культуры.

### Горох ..... *Pisum sativum*

**Происхождение и эволюция:** Горох (англ. *pea*) принадлежит к старейшим культурным растениям; как и пшеница, ячмень и чечевица он происходит из «плодородного полумесяца» (→ глава 1.1: родина многих культурных растений), там имеются и сегодня мелкосемянные дикие формы, которые скрещиваются; число хромосом  $2n = 14$ .

**Значение:** Горох является главной местной зернобобовой культурой. Он выращивается в основном в Европе и Северной Америке в качестве фуражного зерна и виде овощного гороха. В Азии в больших объемах как овощная культура. Горох используется многосторонне: целое растение потребляется на зеленый корм, целые бобы (лопатка), или незрелые семена — это уже овощное использование, при получении сухой крупы гороха и фуражного зерна используют зрелое зерно.

**Селекционные цели:** Важнейшими селекционными целями являются урожайность и стабильная урожайность. Для улучшения устойчивости используются полулистовые формы (→ глава 12.2). Цели по качественным признакам — высокое содержание белка и низкое содержание танина. Устойчивость к афаномицесу. До сих пор была мало успешной селекция по созданию озимых форм, но следует работать дальше.

**Селекционный метод: Линейная селекция:** Горох является самоопылителем, уже с середины 19-го века созданы многочисленные сорта на основе работ Менделя. Горох принадлежит к тем немногим видам, у которых интенсивно и с успехом используется искусственный отбор мутантов. Гене-

тическая изменчивость чрезвычайно большая, в генбанках собрано более 30000 генотипов.

**Бобы** ..... *Vicia faba*

**Происхождение и эволюция:** Бобы (англ. *faba bean*) возникли, примерно, 6000–9000 лет тому назад в районе Гиндукуша. Дикие формы неизвестны и бобы не скрещиваются ни с каким родственным видом; число хромосом  $2n = 12$ . На основе размера семени различают мелкосемянные (*minor*) и крупносемянные (*major*) формы; изменчивость по массе 1000 семян колеблется от 250 до 2500 г. Мелкосемянные бобы называют также полевые бобы, или конские бобы (англ. *field bean*), крупносемянные бобы — кормовыми бобами (англ. *broad bean*).

**Значение:** Возделывание в Европе (прежде всего, Англия и Южная Европа), Эфиопии, долине Нила, странах Магриба, Австралии, Китае, Боливии и Эквадоре; в Германии в настоящее время на очень незначительных площадях, хотя является, наряду с горохом традиционной местной зернобобовой культурой. В Европе служат, прежде всего, на корм скоту, в Африке и Азии, напротив, главный источник белка для питания человека.

**Селекционные цели:** урожайность и устойчивость к растрескиваемости, а также устойчивость к *Botrytis* и *Ascochyta*. Главными признаками качества являются: содержание протеина, отсутствие танина и малое содержание вицина. У озимых форм бобов — зимостойкость (до недавнего времени, прежде всего, в Англии, в Германии вели производственные опыты).

**Селекционный метод:** **Линейная селекция, популяционная селекция:** частично перекрестноопыляемое растение; степень перекрестного опыления составляет в среднем 45%, и в зависимости от генотипа может колебаться от 20 до 80%. Перекрестное опыление осуществляется насекомыми, но многие генотипы являются не «автофертильными» и требуют для самоопыления посещения насекомых. Автостерильные линии могут размножаться, если цветки механически стимулируются вручную. В качестве типов сортов используются как линейные сорта, так и синтетические сорта. Генномодифицированные сорта едва ли будут создаваться. Гибридная селекция пока неудачна, из-за нестабильности известного ЦМС признака.

**Фасоль** ..... *Phaseolus vulgaris*

**Происхождение и эволюция:** Фасоль происходит из Центральной Америки и охватывает многочисленные виды, из которых возделывается около 20; с большой изменчивостью по окраске и размеру семян. Наиболее важной является фасоль обыкновенная (*Ph. vulgaris*, англ. *french bean*, *kidney bean*), с набором хромосом  $2n = 22$ . Близкородственной является фасоль многоцветковая (*Ph. coccineus*, англ. *scarlet runner bean*) и происходящие из Азии виды рода вигна, как например, маш (*Vigna radiata*, англ. *mung bean*) и коровий горох (*V. unguiculata* англ. *cow pea*).

**Значение:** Фасоль используется в Германии чаще всего как овощная культура; во многих тропических и субтропических странах, напротив, ее сухие семена являются важнейшим источником белка для питания человека.

**Селекционные цели:** Главными селекционными целями являются урожайность, содержание белка и устойчивость к многочисленным возбудителям грибных и бактериальных болезней. Качество: определенное значение имеет также использование бобов на корм скоту. Это предполагает отбор генотипов, которые без кулинарной обработки являются съедобными; большинство видов содержат токсические вещества, которые распадаются только при приготовлении.

**Селекционный метод: Линейная селекция:** Фасоль обыкновенная (*Ph. vulgaris*) является самоопылителем с 10% перекрестного опыления, поэтому селекционируются линейные сорта. Фасоль многоцветковая (*Ph. coccineus*), напротив, чисто перекрестноопыляемое растение. Для селекционного процесса важными являются скрещивания с дикими видами, которые проводятся относительно легко.

**Соя** ..... *Glycine max*

**Происхождение и эволюция:** Соя (англ. *soybean*) является очень старым культурным растением с происхождением из Китая; число хромосом  $2n = 40$ .

**Значение:** Возделывается прежде всего в Азии для питания человека и в Северной и Южной Америке на корм скоту и для получения масла. Соя является растением мирового значения как для производства белка, так и для получения масла.

**Селекционные цели:** Высокий урожай зерна с одновременным высоким выходом содержания белка и масла. Уже довольно длительное время продолжается селекция по созданию сортов для более холодных частей Европы; имеются

нейтральнодневные сорта с очень коротким вегетационным периодом, но они формируют более низкий урожай, чем другие бобовые.

**Селекционный метод: Линейная селекция:** Соя является строгим самоопылителем. Многочисленные скрещивания с дикими видами и другими видами имеют значение; проведение скрещиваний, конечно, относительно затруднено. До сих пор ничего не известно о функциональной ЦМС. Сегодня в Америке возделываются сорта с генномодифицированной устойчивостью к гербицидам.

**Люпин ..... *Lupinus spp.***

**Происхождение и эволюция:** Важнейшими видами являются: люпин желтый (*Lupinus luteus*, англ. *yellow lupin*, набор хромосом  $2n = 52$ ), люпин белый (*Lupinus albus*, англ. *white lupin*, набор хромосом  $2n = 50$ ) и люпин синий (*Lupinus angustifolius*, англ. *blue lupin*, набор хромосом  $2n = 40$ ). Все виды люпина происходят из Средиземноморья.

**Значение:** Он никогда не являлся культурой мировой важности. Использование в качестве фуражной культуры на корм скоту и очень ограничено в пищу человека. В Германии традиционно возделывается люпин желтый, сегодня всё больший интерес вызывает культура люпина синего, так как, он значительно меньше поражается главной болезнью — антракнозом.

**Селекционные цели:** После обнаружения безалколоидных форм (сладкие люпины → глава 10.1), прежде всего, урожайность, содержание белка и пониженное содержание сырой клетчатки.

**Селекционный метод: Линейная селекция:** Все сорта являются самоопылителями.

**Земляной орех ..... *Arachis hypogaea***

**Происхождение и эволюция:** Земляной орех (англ. *groundnut*, амер. *peanut*) является культурным растением южной Америки; аллотетраплоидом ( $2n = 40$ ).

**Значение:** Земляной орех возделывают сегодня в Индии, Китае и Западной Африке для получения масла и концентрированных кормов, и в США в качестве закуски.

**Селекционные цели:** Наряду с урожайностью, содержанием масла и протеина, прежде всего, устойчивостью к засухе, так как возделывают чаще всего в засушливых областях; кроме этого, устойчивостью к многочисленным болезням и вредителям.

**Селекционный метод:** Линейная селекция: Самоопылитель.

Визуальный отбор на урожайные признаки затруднен, так как растущие под землей бобы могут быть оценены только после уборки.

### Прочие зерновые бобовые

**Нут** ..... *Cicer arietinum*

Нут (англ. *chickpea*) старейшее культурное растение, происходящее из Передней Азии, сегодня возделывается в основном в Индии; набор хромосом  $2n = 16$ . Теплолюбивое растение, но относительно низкие требования к почвенному плодородию и осадкам, может возделываться на почвах самого низкого качества. Селекционная работа начата совсем недавно, но ведется очень интенсивно; многообещающим может быть отбор на повышенный индекс урожая и приспособленность к интенсивному производству; Самоопылитель.

**Чечевица** ..... *Lens culinaris*

Чечевица (англ. *lentil*) принадлежит к группе старейших культурных растений Передней Азии; набор хромосом  $2n = 14$ . Она может выращиваться как в тропиках, так и в умеренном климате. По причине относительно низких урожаев и проблем с машинной уборкой возделывание сегодня ограничивается Индией, частью Средиземноморья; до начала 20-го столетия возделывание велось и в Германии (→ вставка 10.2); самоопылитель.

### Клубнеплодные растения

В Европе имеет значение, прежде всего, картофель; в тропических регионах традиционными продуктами питания являются многочисленные клубнеплоды, которые всё больше заменяются зерновыми. Наиболее важные виды происходят из Центральной и Южной Америки. Все клубнеплоды являются перекрестноопыляемыми растениями и для практического возделывания размножаются исключительно вегетативно; селекционная работа приводит к клоновым сортам.

**Картофель** ..... *Solanum tuberosum*

**Происхождение и эволюция:** Картофель (англ. *potato*) происходит из высокогорий Южной Америки (Перу, Боливия), там это старейшее культурное растение; около 1570 г. он попал в Испанию, в 1590 г. в Англию, сначала селекция

проводилась на нейтральнодневных формах для европейских условий. С 1800 г. распространилось как культурное растение по Центральной Европе. Род *Solanum* включает семь культивируемых видов и около 180 диких (чаще диплоидов). Распространенный в Европе вид *S. tuberosum* является автотетраплоидом с набором хромосом  $4x = 2n = 48$ .

**Значение:** Возделывается, прежде всего, в умеренных широтах. Самые большие площади в мире представлены в Китае, затем в Европе, Индии и Южной Америке. В Германии площадь возделывания на 2010 г. составила 255000 га; преобладают столовые сорта, в небольшом объеме представлены сорта для переработки на крахмал и спирт.

**Селекционные цели:** характерной особенностью культуры является очень большое число селекционных целей. Наряду с урожайностью и устойчивостью к вирусам, патогенам ботвы и клубней (*Phytophthora*), раку, болезням хранения (*Fusarium*), нематодам; качественные признаки, не менее важные, чем урожайность (→ глава 4.2): форма клубня, окраска, глубина глазков, вкус, пониженное содержание нитратов, повышенное содержание крахмала (у сортов для производства крахмала), свойства для переработки, такие как потемнение при варке или при жарке во фритюре.

**Селекционный метод: клоновая селекция:** имеется очень много диких видов, с которыми легко происходят скрещивания и которые используются, прежде всего, для устойчивости. С нескрещиваемыми видами можно получать соматические гибриды (путем слияния протопластов). Очень важна поддерживающая селекция, обеспечивающая защиту от распространения болезней (→ глава 15.2). Размножение посредством семян обсуждается для развивающихся стран (→ глава 15.3). Технология переноса генов с помощью *Agrobacterium* беспрепятственна, например, для получения картофеля, свободного от амилазы (→ глава 13.3: генноинженерный картофель).

**Батат** ..... *Ipomea batatas*

**Происхождение и эволюция:** Батат (англ. *sweet potato*) происходит из тропической Америки, но был известен уже до Колумба в Азии и Африке. Аутогексаплоид с набором хромосом  $6x = 2n = 90$ .

**Значение:** Сегодня широко возделывается в тропиках с основным центром в Китае. Батат гораздо лучше приспособлен к влажному и жаркому климату тропиков, чем происходящий с высокогорий картофель.

**Селекционные цели:** Похожи на картофель: однородная форма клубней; соответствующие местным требованиям окраска кожуры и мякоти; устойчивость к вирусным болезням.

**Селекционный метод: клоновая селекция:** Сходны с картофелем: скрещивания относительно просты; используются и имеются в наличии многочисленные дикие виды; получение безвирусного посадочного материала имеет большое значение.

### Прочие Клубнеплодные растения

#### **Маниок съедобный, кассава .....*Manihot esculenta***

Маниок, или кассава (англ. *cassava*) происходит из Южной Америки, с набором хромосом  $2n = 36$ . Маниок сегодня — мировая культура тропиков. Урожаи его очень высоки, конечно, при низком содержании белка (ниже 3% от сухой массы); кассава поэтому является идеальным продуктом для производства крахмала. Для механизированной уборки необходим отбор коротких и толстых клубней. При селекции на устойчивость на переднем плане вирус мозаики. Среди остальных тропических культур маниок менее других поражается болезнями. Скрещивания проводятся довольно трудно, так как многие генотипы не всегда цветут и очень плохо завязывают семена.

#### **Ямс .....*Dioscorea spp.***

Ямс (англ. *yams*) объединяет очень много видов, среди которых 10 имеют большое хозяйственное значение. Дикие виды *Dioscorea* широко распространены по всему миру, и, независимо друг от друга, отбор культурных форм производился в Америке, Африке и Азии; отдельные виды различаются по набору хромосом, плоидности и морфологии. Ямс в качестве основного продукта питания возделывается, прежде всего, крестьянами и мелкими фермерами в Западной Африке и других частях тропиков. Селекционная работа с ямсом, благодаря интересу к маниоку и батату усилилась, но находится в самом начале.

### Сахароносные растения

Во всем мире для производства сахара только два вида имеют значение; в умеренных широтах — это сахарная свекла, и в тропиках — сахарный тростник. Сегодня сахарный тростник, как по площади возделывания, так и по производству продукции является главной культурой.

**Сахарная свекла ..... *Beta vulgaris***

**Происхождение и эволюция:** Сахарная свекла (англ. *sugar beet*) является нашим самым молодым культурным растением (→ вставка 1.1). Род *Beta vulgaris* очень богат формами и включает кроме сахарной свеклы, также кормовую свеклу, столовую свеклу, мангольд и несколько диких подвидов. Хромосомный набор  $2n = 18$ , имеются также триплоидные сорта с 27 хромосомами.

**Значение:** Главные области возделывания находятся в северном полушарии, прежде всего, в Европе. Отмечается рост площадей также в США. Мировая площадь под данной культурой составляет 5 млн га; крупнейшим конкурентом является сахарный тростник, который возделывается на 22 млн. га.

**Селекционные цели:** Сбор сахара определяется урожайностью корнеплодов и содержанием сахаров, которые очень негативно коррелируют друг с другом. Селекционерами созданы как очень урожайные формы («Е-тип»), так и очень сахаросодержащие генотипы («Z-тип»). Для технической переработки играют роль ряд веществ, которые отрицательно влияют на выход белого сахара (амины, N, K, Na). Селекция на устойчивость направлена, в первую очередь, против вирусов (*Rhizomania*) и нематод, а также против грибов (церкоспороз, мучнистая роса, гниль корнеплодов). Дальнейшими селекционными целями являются: устойчивость к стеблеванию, качество семян, устойчивость к гербицидам, освобождаемость от почвы. В США генноинженерным путем получена устойчивость к гербицидам.

**Селекционный метод: селекция гибридов:** Для создания гибридов используется ЦМС признак. Старые сорта были многосемянные, то есть имели несколько семян собранных в соплодие, современные сорта — односемянные, то есть одно семя — один плод. Искусственная полиплоидизация возможна при обработке колхицином, при этом возникают автотераплоиды ( $4x$ ) с 36 хромосомами. Триплоидные односемянные гибриды получают благодаря скрещиванию диплоидных односемянных матерей с тетраплоидными многосемянными отцами. В современной селекции преобладают диплоидные сорта.

**Сахарный тростник ..... *Saccharum officinarum***

**Происхождение и эволюция:** Сахарный тростник (англ. *sugarcane*) происходит из Новой Гвинеи. Имеются много-

численные виды с большим числом хромосом (*S. officinarum*  $2n = 80$ ), вероятнее всего полиплоиды.

**Значение:** Мировое возделывание сосредоточено в тропиках, площади под культурой постоянно растут, прежде всего, в Южной Америке, а также растущее производство для получения этанола.

**Селекционные цели:** урожайность, фотопериодическая приспособленность (отсутствие цветения), хорошая отрастаемость при многократной уборке одних и тех же посевов, устойчивость, прежде всего, к вирусам.

**Селекционный метод: клоновая селекция:** Перекрестно-пыляемое растение, вегетативно размножаемое; из-за большого хозяйственного значения селекция ведется очень интенсивно. Первоначально возделывался только вид *S. officinarum*, сейчас возделываются межвидовые гибриды с большим числом хромосом. Они были созданы в результате скрещиваний *S. officinarum* с другими видами и последующими возвратными скрещиваниями; у данного материала число хромосом очень высокое и часто нерегулярное, но вегетативное размножение решает эту проблему.

### Масличные и прядильные растения

Масличные и прядильные растения включены в этот раздел потому, что у важнейших прядильных растений семена используются одновременно для получения масла. В мире главными культурами для получения растительного масла, после масличной пальмы, являются: уже описанная соя, затем следуют рапс, подсолнечник и хлопчатник.

**Рапс** ..... *Brassica napus*

**Происхождение и эволюция:** Семейство капустных, крестоцветных (*Brassicaceae*, *Cruciferae*). Род *Brassica* служит хорошим примером для возникновения аллополиплоидии с 3 диплоидными и 3 полиплоидными культурными растениями (→ рис. 12.6). Рапс (англ. *rape seed* или *oilseed rape*) является аллополиплоидом (хромосом  $2n = 38$ ) и возник благодаря спонтанной гибридизации (около 1000 лет в Средиземноморье), между *B. rapa* (репа,  $2n = 20$ ) и *B. oleracea* (капуста,  $2n = 18$ ). Генетическая изменчивость у рапса невелика, но очень большая изменчивость у исходных видов (*B. rapa*: масличная горчица, сурепица, китайская капуста; *B. oleracea*: дикие формы, многие овощные формы).

**Значение:** Мировая статистика «записывает» все масличные виды *Brassica* как «рапс»; главными областями возделыва-

ния *Brassica napus* являются Центральная и Восточная Европа, Китай, Индия, а также Канада. В Индии возделываются также сурепица *B. rapa* и горчица сарептская *B. juncea*. В Европе возделывается почти исключительно рапс озимый; рапс — единственное важное масличное растение, которое приспособлено к прохладному климату. В Германии, при площади 1,5 млн га — это важнейшая не зерновая культура.

**Селекционные цели:** Долгое время качество стояло на первом плане (→ глава 4.2): масло свободно от эруковой кислоты, шрот беден глюкозинолатами и высок содержанием протеина. Сегодня главная цель — урожайность, в этой связи имеют значение зимостойкость, устойчивость стебля и ранняя созреваемость. Растущее значение приобретает селекция на устойчивость к болезням (при коротких севооборотах): *Phoma*, *Verticillium*, *Cylindrosporium*, местами к *Plasmodiophora* (→ вставка 5.1).

**Селекционный метод: линейная селекция, селекция гибридов:** В основном самоопылитель, но от 10 до 50% возможно перекрестное опыление (пчелами и ветром). Сегодня селекция работает с учетом растения-самоопылителя; получение линий на основе удвоенных гаплоидов относительно простое (→ табл. 16.2). Наряду с линейными сортами растущее значение приобретают гибриды; сегодня в Германии более 50% сортов являются гибридами. Расширение изменчивости возможно при получении ресинтеза. В Канаде в основном возделывают трансгенные (гербицидоустойчивые) сорта, в Европе их на рынке нет.

**Подсолнечник** ..... *Helianthus annuus*

**Происхождение и эволюция:** Подсолнечник (англ. *sunflower*) является единственным важным культурным растением, происходящим из Северной Америки. Многочисленные скрещивания с дикими видами, *H. annuus* имеет хромосомный набор  $2n = 34$ .

**Значение:** Подсолнечник возделывается в качестве масличного растения в Европе с 19-го века. В более теплых частях Германии также возможно выращивание подсолнечника в качестве масличного растения, но это имеет небольшое значение. В настоящее время проводится опытное возделывание по выращиванию и использованию всего растения для производства биогаза, так как потребность в воде у этой культуры меньше, чем у кукурузы.

**Селекционные цели:** Урожайность, содержание масла и ограниченность возделывания, особенно, как это видно на

примере с Германией, толерантность к похолоданиям весной. Очень важна работа по повышению устойчивости, прежде всего, к *Botrytis* и *Sclerotinia*. Наряду с стандартным качеством масла (70% линолевой кислоты) возделываются также высококачественные сорта (>80% жирных кислот).

**Селекционный метод: селекция гибридов:** Перекрестное опыление производится насекомыми, распространена протандрия; самоопыление происходит спонтанно, а также легко искусственно. Гибриды, которые преобладают в возделывании, являются простыми, создаются на основе ЦМС.

**Хлопчатник ..... *Gossypium hirsutum***

**Происхождение и эволюция:** Хлопчатник (англ. *cotton*) является очень старым прядильным растением. Дикие сорта, происходящие из Африки, широко распространились по миру, и несколько культурных видов, независимо друг от друга, возникли в Азии и Америке. *G. hirsutum* (аллотетраплоид с набором хромосом  $2n = 52$ ) происходит из Центральной Америки.

**Значение:** *G. hirsutum* имеет сегодня долю от 90% в мировом производстве. Главные области производства — это США, Средиземноморские страны, Индия и Китай. Наряду с получением прядильного сырья, важным побочным продуктом является масло, производимое из семян.

**Селекционные цели:** Урожайность и особенно пригодность к машинной уборке; важными признаками качества являются длина волокна, его тонины, крепость волокна; устойчивость к многочисленным, встречающимся вредителям и болезням, прежде всего, *Fusarium* и *Verticillium*. В США и Индии преобладают сорта с генноинженерной устойчивостью к насекомым.

**Селекционный метод: линейная селекция:** Хлопчатник в основном самоопылитель, но до 50% может встречаться перекрестное опыление. В селекции на устойчивость играют роль межвидовые скрещивания. До сих пор нет никаких сведений по признаку ЦМС.

**Прочие масличные и прядильные растения**

**Горчица белая ..... *Sinapis alba***

Горчица белая (англ. *white mustard*) старое культурное растение из Средиземноморья. Набор хромосом  $2n = 24$ , возникло из горчицы полевой (*S. arvensis*), широко распрост-

раненного в Европе и Азии сорняка. Хозяйственное значение невелико; использование в качестве масличного растения возможно также в прохладном климате, но сегодня в основном используется как «зеленое» удобрение и для приготовления горчицы, которая представляет собой смесь молотых семян, муки, уксуса и сахара. Перекрестник с самонесовместимостью.

**Лен** ..... *Linum usitatissimum*

Лен (англ. *linseed*) является старейшим культурным растением мира и происходит из Передней Азии; набор хромосом  $2n = 30$ . Латинское название культуры *L. usitatissimum* (равно по смыслу, как чрезвычайно полезный) указывает на многосторонние возможности использования растения, как масличного, так и прядильного. Теперешнее значение в Европе незначительно. Различают следующие формы: лен-долгунец — прядильный (англ. *flax*), лен-кудряш — масличный и лен-межеумок — смешанного использования. Льняное масло содержит 50% линоленовой кислоты и используется в основном в технических целях (масляные краски). Селекционная цель состоит для прядильного льна в высоких растениях с малым количеством семян (5 г), а для масличного льна в коротких растениях с высокой долей семян, большего количества (10 г) и повышенным содержанием масла. Самоопылитель.

**Конопля** ..... *Cannabis sativa*

Конопля (англ. *hemp*) — старое культурное растение, происходящее из Китая с мировым распространением; число хромосом  $2n = 20$ . Хозяйственно важным направлением возделывания является получение волокна; масло — побочный продукт и используется в технических целях. Все части растения содержат каннабиноиды (гашиш), для этого направления используют высушенные женские цветки (марихуана). В Германии возделывание осуществляется только после получения разрешения. Конопля служит в селекции корнеплодов для изоляции участков, так как она очень быстро растет и достигает высоты до 4 м. С селекционной точки зрения культура особенно интересна, так как она является одной из немногих двудомных культурных растений, разделенных по половому признаку. Мужские растения созревают раньше женских, и должны удаляться из посевов вручную; селекционная цель создать двуполые растения.

**Мак ..... *Papaver somniferum***

Мак (англ. *opium poppy*) содержит  $2n = 22$  хромосомы. Старое культурное растение из Западной Азии, сегодня широко распространено по миру, но как масличное растение почти не имеет значения. Растет также и в умеренном климате; высокое содержание масла (>60% линолевой кислоты), но при низких урожайностях, по сравнению с другими масличными растениями. Алкалоиды, содержащиеся в растении, прежде всего, морфин, являются средствами для курения и обезболивания. Селекционная цель состоит в создании форм, с одной стороны с богатым содержанием морфина для фармацевтической промышленности, с другой стороны бедных морфином для получения масла. Преобладает перекрестное опыление с меняющейся долей самоопыления.

**Масличная пальма ..... *Elaeis guineensis***

Масличная пальма (англ. *oil palm*, набор хромосом  $2n = 32$ ) является масличным растением мировой важности, ее продуктивность масла с одного гектара выше, чем у любого другого растения; она, конечно, не причисляется к «масличным семенным культурам», так как масло у нее находится в плоде, а не в семенах. Родиной пальмы является Западная Африка, сегодня она широко распространилась по тропикам, площади возделывания сосредоточены, в основном в Малайзии и Индонезии. К селекционным целям, наряду с высокими урожаями, относятся: высокое содержание масла и короткие стволы (карликовые деревья). Перекрестноопыляемое растение; в культуре широко распространены гибриды, семена которых получают путём ручных скрещиваний.

**Кунжут ..... *Sesamum indicum***

Кунжут (англ. *sesame*); набор хромосом  $2n = 26$ . Происхождение культуры — Африка; сегодня он широко распространен в теплых частях Азии и в Африке. Нетребователен и почти не поражается болезнями. Возможно использование, как целых семян, так и получение из них высокоценного масла. Важными селекционными целями являются: одновременность созревания и устойчивость к растрескиванию, для обеспечения механизированной уборки. Самоопылитель, но, благодаря насекомым, возможно случайное перекрестное опыление.

**Клещевина .....*Ricinus communis***

Клещевина (англ. *castor bean*), содержит набор хромосом  $2n = 20$ . Старое культурное растение из Африки, или Средиземноморья, в Европе сегодня малозначительное, но распространенное в тропиках и субтропиках. Масло содержит 90% рицинолевой кислоты и используется в качестве смазочного средства и по другим техническим направлениям. Важнейшей селекционной целью является создание форм с коробочками, устойчивыми к растрескиванию и растениями пригодными для механизированной уборки. В зависимости от исходного материала может преобладать или перекрестное опыление, или самоопыление.

**Сафлор красильный .....*Carthamus tinctorius***

Сафлор красильный, также красильный чертополох (англ. *safflower*); набор хромосом  $n = 24$ . Возделывался как масличное растение уже в древнем мире, в Египте и Индии, кроме того из лепестков добывалось красное красящее вещество; в 17-м веке, в теплых частях Германии проводилось обширное возделывание культуры для получения красителя к блюдам и напиткам. Сегодня это масличное растение с растущим значением в сухих областях субтропиков. Качество масла напоминает масло подсолнечника, который является родственным по семейству; масло высокого качества, как пищевое масло. В Германии опытное возделывание, в качестве масличной культуры для экологических целей. К селекционным целям относятся: увеличение содержания масла, и устойчивость к гнили корзинок. Посевы растений представляют собой смесь самоопылителей и перекрестноопыляемых растений с меняющейся долей самоопыления.

**Кормовые растения**

Кормовые растения возделываются в Германии на 4,5 млн. га. лугов и пастбищ, и только некоторые занимают 100000 га пахотной земли. Несмотря на такие значительные площади, с селекционной точки зрения кормовые культуры выглядят несколько «заброшенными». Как проведение, так и представление селекции кормовых растений, по сравнению с другими культурами, затруднено очень большим числом видов. Перечень видов к Федеральному Закону о передвижении семян насчитывает 44 вида, из которых 19 являются злаковыми растениями и 21 — бобовыми. И, только с некоторыми из них ведется интенсивная селекционная работа.

### **Злаковые травы**

**Происхождение и эволюция:** Кормовые злаковые растения возникли скорее благодаря естественной селекции, чем осознанному выбору человека; многие из них являются больше дикими растениями, используемыми человеком, чем культурными растениями в полном смысле.

**Значение:** Важнейшими злаками в Германии являются райграсы, наряду с ними большое значение имеют овсяница луговая, мятлик луговой и тимофеевка луговая; с другими видами селекционная работа почти не ведётся.

**Селекционные цели:** Главной селекционной целью является урожай, который, конечно, более комплексный, чем у зерновых культур. Многие злаковые травы используются в течение многих лет, и поэтому продолжительная способность формирования и отдачи урожая очень важна; часто в течение года происходит несколько укосов, и быстрое отращивание также желательно; большинство видов возделываются в смеси с другими, и их конкурирующая способность поэтому также имеет значение. Следующими целями являются: устойчивость к ржавчине, качество (высокое содержание энергии, но его трудно определить), а также урожайность семян для получения семенного материала (отрицательно коррелирует с урожайностью биомассы). Кормовые и газонные злаковые травы имеют совершенно разные селекционные программы с полностью различными целями. У газонных злаковых трав — это устойчивость к выбиванию, толерантность к частым, очень коротким срезкам (укосам), последний признак важен для гольфа. Часто возделываются смеси различных сортов/видов. Но селекция, испытания и допуск происходит всегда в чистых посевах.

**Селекционный метод: популяционная селекция:** Почти все хозяйственно важные злаковые травы являются строгими перекрестноопыляемыми растениями с самонесовместимостью. Интересным исключением являются апомиктические мятлики. Сбор генотипов (экотипов) в природе играет всё ещё важную роль; так, на очень старых лугах нашли генотипы с высоким долголетием, а на пастбищах перед баварскими кирхами, посещаемыми паломниками, образцы с особой устойчивостью к выбиванию.

### **Райграсы.....*Lolium spp.***

Имеется 40 видов *Lolium*, многие из которых дикие растения, которые полностью, или частично скрещиваются друг с другом. Значение имеют райграс многолетний, пастбищ-

ный (*Lolium perenne*, англ. *perennial ryegrass*), и райграсс однолетний (*Lolium multiflorum*, англ. *Italian ryegrass*); райграсс однолетний высевается весной, поэтому так и называется, или посев его производится позже и используется после перезимовки. Райграсс является диплоидом, его хромосомный набор  $2n = 14$ ; тетраплоидные сорта также используются, но менее распространены. У райграсса многолетнего создаются чаще синтетические сорта; у райграсса однолетнего, напротив, в селекции основным приемом является массовый отбор, так как, он не очень продолжительный и вегетативное поддержание клонов, поэтому является трудным. Признак ЦМС известен довольно давно, но гибриды на рынке пока не представлены.

### **Кормовые бобовые травы**

**Происхождение и эволюция:** Также как и злаковые травы, большинство бобовых трав представлено местными видами, растущими на лугах. Причем они только слегка были подвергнуты селекционной работе.

**Значение:** Среди многочисленных бобовых трав значение имеют, прежде всего, клевер луговой (красный) и люцерна, несмотря на то, что под ними за последние десятилетия площади сильно сократились. В Германии площадь под клевером и люцерной, как по отдельности, так и в смеси составляет 160000 га.

**Селекционные цели:** Урожай стоит в одиночестве на первом плане, качество и устойчивость являются менее важными. У бобовых трав, наряду с урожайностью зеленой массы, важной является семенная продуктивность, и часто для урожая решающим является сорт.

**Селекционный метод: популяционная селекция:** Почти все бобовые травы являются перекрестниками, которые опыляются насекомыми; но происходит отбор и на самофертильность. Большинство видов могут хорошо размножаться вегетативно, и синтетические сорта широко распространены.

### **Клевер луговой (красный) ..... *Trifolium pratense***

Клевер луговой (англ. *red clover*) является важнейшим видом в умеренной зоне. Набор хромосом  $2n = 14$ ; но имеются аутотетраплоидные сорта. Возделывание происходит или в чистом посеве, или в смеси со злаковыми травами для многолетнего использования; селекционными целями поэтому являются длительность использования травостоя, зимостой-

кость и конкурентоспособность. Тетраплоиды имеют повышенные урожаи и более высокую питательную ценность. Несмотря на это, диплоидные сорта имеют всё ещё большое распространение, прежде всего потому, что урожай семян у тетраплоидных сортов очень небольшой, и семена соответственно являются дорогими.

**Люцерна ..... *Medicago sativa***

Люцерна (англ. *lucerne*, амер. *alfalfa*) является старейшим и имеющим мировое значение кормовым растением; аутогеплоид с набором хромосом  $4x = 2n = 32$ . Место происхождения растения Центральная Азия, возделывалась уже во времена древнего мира, и сегодня широко представлена в мире с наиболее главным регионом возделывания в Северной Америке. Подобно клеверу, люцерна используется в течение многих лет; Зимостойкость и длительность использования является поэтому важными селекционными целями. Люцерна является объектом интенсивной селекционной работы; на ней, прежде всего, в США были проведены основные селекционно-методические исследования, и она является классическим учебным примером по созданию синтетических сортов.

## Список литературы

- Abel S. 2006. Raps als Modell zur Untersuchung der fixierten Heterosis bei allopolyploiden Pflanzen // Vortr. Pflanzenzüchtg. Bd.69. S.177–180.
- Becker H.C. 1984. Theoretische Überlegungen und experimentelle Untersuchungen zur genetischen Basis der Heterosis – Eine Literaturübersicht // Vortr. Pflanzenzüchtg. Bd.5. S.23–42.
- Becker H.C. 1992. Hybridförädlingens framtidsutsikter hos växter med olika naturliga reproduktionsätt // Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. Bd.102. S.58–67.
- Becker H.C. 2000. Einfluss der Pflanzenzüchtung auf die genetische Vielfalt // Schriftenr. Vegetationskunde. Bundesamt für Naturschutz, Bonn. Bd.32. S.87–94.
- Becker H.C., Geiger H.H., Morgenstern K. 1982. Performance and phenotypic stability of different hybrid types in winter rye // Crop Sci. Vol.22. P.340–344.
- Becker H.C., Bergmann H., Jantsch P., Marggraf R. 2003. Darstellung und Analyse von Konzepten des On-farm-Managerments pflanzengenetischer Ressourcen unter besonderer Berücksichtigung der ökonomischen Rahmenbedingungen in Deutschland. Studie für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft. <http://webdoc.sub.gwdg.de/ebook/y/2003/becker/on-farm-management.pdf>
- Börner A., Nagel M., Landjeva S., Lohwasser U. 2008. Genetische Diversität in ex situ Genbanken-Erhalt und Nutzbarmachung / // Vortr. Pflanzenzüchtg. Bd.77. S.159–161.
- Bundessortenamt. 2009. Beschreibende Sortenliste. Bundessortenamt, Sehnde
- Burger H., Schloen M., Schmidt W., Geiger H.H. 2008. Quantitative genetic studies on breeding maize for adaptation to organic farming // Euphytica. Vol.163. P.501–510.
- Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. 1940. Experimental Studies on the Nature of Species // Carnegie Inst. Washigton Publ. No.520.
- Dudley J.W., Lambert R.J. 2004. 100 generations of selection for oil and protein in corn // Plant Breeding Rev. Vol.24. No.1. P.79–110.
- Ecke W., Uzunova M., Weißleder K. 1995. Mapping the genome of rapeseed (*Brassica napus* L.). II Localization of genes controlling erucic acid synthesis and oil content // Theor. Appl. Genet. Vol.91. P.972–977.
- Eyherabide G.H., Hallauer A.R. 1991. Reciprocal full sib recurrent selection in maize. I. Direct and indirect responses // Crop Sci. Vol.31. P.952–959.
- Fasoulas A.S. 1988. The Honeycomb Methodology of Plant Breeding. Fasoulas Tessaloniki.
- Frauen M. 2003. Entwicklung von Winterraps mit Resistenz gegenüber Kohlhernie (*Plasmodiophora brassicae*), dargestellt am Beispiel der Sorte «Mendel» // Vortr. Pflanzenzüchtg. Bd.56. S.37–39.
- Galinat W.C. 1988. The Origin of Corn // G.F. Sprague, J.W. Dudley (eds.). Corn and Corn Improvement. Madison USA: ASA. P.1–31.
- Gallias A. 1988. Heterosis: its genetic basis and its utilization in plant breeding // Euphytica. Vol.39. P.95–104.

- Geiger H.H. 1990. Wege, Fortschritte und Aussichten der Hybridzüchtung // G. Haug, G. Schumann, G. Fischbeck (Hrsg.). Pflanzenproduktion im Wandel. Weinheim: VCH. S.41–72.
- Grausgruber H., Bointner H., Tumpold R., Ruckenbauer P. 2002. Genetic improvement of agronomic and qualitative traits of spring barley // Plant Breeding. Vol.121. P.411–416.
- Horneburg B., Becker H.C. 2008. Crop adaptation in on-farm management by natural and conscious selection: A case study with lentil // Crop Sci. Vol.48. P.203–212.
- Hüsken A., Baumwert A., Milkowski C., Becker H.C., Strack D., Möllers C. 2005. Resveratrol glucoside (piceid) synthesis in seeds of transgenic oilseed rape (*Brassica napus* L.) // Theor. Appl. Genet. Vol.111. P.1553–1562.
- ISAAA. 2010. International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications. www.isaaa.org
- Kessel B., Becker H.C. 1999. Genetic variation of nitrogen-efficiency in field experiments with oilseed rape (*Brassica napus* L.) // Proc. 10<sup>th</sup> Intern. Rapeseed Congress, 26–29 Sept., Canberra, Australia.
- Laidig F., Drobek K., Meyer U. 2008. Genotypic and environmental variability of yield for cultivars from 30 different crops in German official variety trials // Plant Breeding. Vol.127. P.541–547.
- Léfort-Buson M., de Vienne D. 1985. Les distances génétique. Estimations and applications. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- Levan A. 1951. Polyplodiförädling // Svensk Växtförädling. Stockholm: Natur och Kultur. Del 1. S.677–698.
- Link W., Becker H.C. 2010. Markergestützte Selektion der optimalen DH-Linie // Tagung Vereinigung Pflanzenzüchter Saatgutkaufleute Österreichs 2009. S.77–80.
- Lundborg T., Mathiasson I. 1991. Tolerance to aluminium in barley // Sixth Int. Barley Gen. Symp., Poster LR:2.
- Lundqvist U., Lundqvist A. 1988. Mutagen specificity in barley for 1580 eceriferum mutans localized to 79 loci // Hereditas. Vol.108. P.1–12.
- Mechelke W. 1986. Wertung von Umwelten für die Selektion in der Zuckerrübenzüchtung // Arb. tagung AG Saatzucht-leiter Gumpenstein. S.191–210.
- Melchinger A.E.M. 1999. Genetic diversity and heterosis // C.G. Coors, S. Pandey (eds.). Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. Madisin USA: ASA. P.99–118.
- Möllers C. 1998. Züchtung mit Haploiden beim Raps // Vortr. Pflanzenzüchtg. Bd.43. S.185–193.
- Moore G., Devos K.M., Wang Z., Gale M.D. 1995. Grasses, line up and form a circle // Curr. Biol. Vol.5. P.737–739.
- Muruli B.I., Paulsen G.M. 1981. Improvement of nitrogen use efficiency and its relationship to other traits in maize // Maydica. Vol.26. P.63–73.
- Nicks R.E., Ellis P.R., Parlevliet J.E. 1993. Resistance to Parasites // M.D. Hayward, N.O. Bøsemark, I. Romagosa (eds.). Plant Breeding. London: Chapman & Hall. P.422–447.
- Nyikako J., Kessel B., Möllers C., Becker H.C. 2003. Genetic variation for nitrogen efficiency in oilseed rape (*Brassica napus* L.) // Proc. of the 11<sup>th</sup> Intern. Rapeseed Congress. Copenhagen, Denmark, 6.–10. July 2003. Vol.2. P.409–411.
- Paterson A.N., Lander E.S., Hewitt J.D., Peterson S., Lincoln S.E., Tanksley S.D. 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms // Nature. Vol.335. P.721–726.
- Porsche W. 2008. Weizen // G. Röbbeln (Hrsg.). Die Entwicklung der Pflanzenzüchtung in Deutschland (1908–2008). Vortr. Pflanzenzüchtg. Bd.75. S.287–297.
- Rutz H.W. (Hrsg.). 2006. Sorten- und Saatgut-Recht. Bergen: Agrimedia.

- Saini S.S., Ish Kumar, Gagneja M.R. 1974. A study on heterosis in rice // *Euphytica*. Vol.23. P.219–224.
- Salazar A.M., Hallauer A.R. 1986. Divergent mass selection for ear length in maize // *Rev. Brasil. Genet.* Vol.9. P.281–294.
- Sattelmacher B., Horst W.J., Becker H.C. 1994. Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants // *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* Bd.157. P.215–224.
- Sattelmacher B., Klotz F., Marchner H. 1990. Influence of the nitrogen level on root growth and morphology of two potato varieties differing in nitrogen acquisition // *Plant and Soil*. Vol.123. P.131–137.
- Schnell F.W. 1982a. A synoptic study of the methods and categories of plant breeding // *Z. Pflanzenzüchtg.* Bd.89. P.1–18.
- Schnell F.W. 1982b. Züchtung syntetischer Sorten. I. Begriff und Methodik // *Vortr. Pflanzenzüchtg.* Bd.1. S.5–21.
- Schuphan W. 1961. Zur Qualität der Nahrungspflanzen. München: BVL-Verlag.
- Shahidi F. 1990. Canola and Rapeseed: Production, Chemistry, Nutrition, and Processing Technology. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Shearman V.J. 2001. Changes in the yield limiting processes associated with the genetic improvement of wheat. PhD thesis. Univ. Nottingham.
- Smith S.N. 1934. Response of inbred lines and crosses in maize to variation of nitrogen and phosphorus supplied as nutrients // *J. Am. Soc. Agron.* Vol.26. P.785–804.
- Stam P., Zeven A. 1981. The theoretical proportion of the donor genome in nearisogenic lines of self-fertilizers bred by backcrossing // *Euphytica*. Vol.30. P.227–238.
- Suzuki D.T., Griffiths A.J.F., Miller J.H., Lewontin R.C. 1989. An Introduction to Genetic Analysis. 4<sup>th</sup> Ed. New York: Freeman.
- Tanksley S.D., McCouch S.R. 1997. Seed banks and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild // *Science*. Vol.227. P.1063–1066.
- Tanner A.H., Smith O.S. 1987. Comparison of half-sib and S 1 recurrent selection in the Krug Yellow Dent maize populations // *Crop Sci.* Vol.27. P.509–514.
- Tesemma T., Becker H.C., Belay G., Mitiku D., Bechere E., Tsegaye S. 1993. Performance of Ethiopian tetraploid wheat landraces at their collection sites // *Euphytica*. Vol.71. P.221–230.
- Thies W. 1994. Die wertbestimmenden Komponenten des Rapsschrotes // *Vortr. Pflanzenzüchtg.* Bd.30. S.89–97.
- U. N. 1935. Genimic analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation on *B. napus* and peculiar mode of fertilization // *Japan J. Bot.* Vol.7. P.389–452.
- Zhao J., Becker H.C., Zhang D., Zhang X., Ecke W. 2005. Oil content in an European x Chinese rapeseed population: QTL with additive and epistatic effects and their genotype-environment interactions // *Crop Sci.* Vol.45. P.51–59.
- Zimmerman G. 1990. Erfahrungen mit Low-input-Eigenschaften von Sorten bei Winterweizen // *Arbeitstagung AG Saatzuchtleiter Gumpenstein*. S.39–56.

## Предметный указатель

### А

Автополиплоидия 246  
Аддитивная дисперсия 322  
Аддитивный эффект 155  
Аллополиплоидия 248  
Алюминиевая толерантность 117  
Амфидиплоиды 248  
Анализ локуса количественных признаков (QTL-анализ) 156  
Апелляционные семена 48  
Апомиксис 308  
Апробация сортовых посевов 46  
Ассоциативное изображение 161  
*Agrobacterium* 258  
*Arabidopsis* 254, 377

### Б

Базовая коллекция 215  
Биогаз 25  
Биодизель 25  
Биоинформатика 386  
Биологическое разнообразие 27  
Бомбардировка частицами 261  
Бонитет 59

### В

Взаимодействие 147  
Взаимосвязь 331  
Влияние окружающей среды 61, 139

Возвратные скрещивания 225  
Возобновляемые источники 78  
Восстановитель 324  
Выбор родителей 300  
– для клоновой селекции 300  
– для линейных сортов 301  
Выход биомассы 55  
Выход энергии 56

### Г

Гаметоциты 322  
Гаплоидия 244  
Гарантированный урожай 152  
Ген вирулентности 100  
Генетическая конструкция 259  
Генетические ресурсы 222  
– с использованием фермерских хозяйств 217  
Генетическое разнообразие 29  
Генная инженерия 253  
– и стерильность пыльцы 322  
Генные мутации 236  
Генный банк 214  
Генный центр (центр происхождения) 397  
Геномика 376  
Геномная селекция 382  
Геномные мутации 243

Геномный анализ 381  
Генотипическая ценность 155  
Генотипическое отклонение 156  
Генотип–среда взаимодействие 147  
Генофонд 205  
Гены-кандидаты 383  
Гетерогенность (неоднородность) 292  
Гетерозиготность 292  
Гетерозис 192  
– гипотезы объяснения 196  
– и родительская средняя 311  
– фиксированный 197  
Гибрид  
– лицензионное производство 343  
– стоимость семян 48  
Гибридная селекция 13  
Гипотеза ген на ген 100  
Глиадин 86  
Глюкозинолат 82  
Глютенин 86  
Гомогенность (однородность) 372  
Горох  
– безлисточковый 239  
Государственный сортовой реестр 43  
ГТОИ (GURT) 27

### Д

Десенсибилизирующие приемы 260

- Доминантная дисперсия 156  
Доминантный эффект 154  
Доминирование  
– гипотеза гетерозиса 192  
Донор, при возвратных скрещиваниях 225  
– при слиянии протопластов 221  
Допуск сортов 42  
Дрейф 129
- З**  
Закон о генной инженерии 281  
Закон о движении семян 42  
Закон гомологических рядов 210  
Закон « О защите сорта » 38  
Закрепитель стерильности 323  
Защита сорта 40  
Зеленая революция 21  
Зимостойкость 114
- И**  
Идеотип 73  
Изменчивость климата 387  
Индекс урожая 55  
Индивидуальный отбор 308  
Интенсивность отбора 170  
Инцухт (инбридинг) 192  
Инцухт-депрессия (инбредная депрессия) 192  
Инцухт-коэффициент 128  
Инцухтированные линии (инбредные линии) 202  
Использование фермерских хозяйств 217
- К**  
Картофель 88  
Категории семян 46
- Клеточная культура  
– меристемная культура 303  
– мутагенез 237  
– селекция 182  
– эмбриокультура 228  
Клоновый сорт 294  
Количественная изменчивость 138  
Колхицин 245  
Комбинационная способность  
– общая (ОКС) 329  
– специфическая (СКС) 329  
Коммерческие семена 48  
Компоненты урожая 58  
Корневая система 64  
Короткостебельный сорт 206  
Коэффициент размножения 37  
Коэффициент отбора 131  
Кукуруза  
– растительные ресурсы 334  
– скрещивания 162  
Культура клеток  
– меристемная культура 303  
– мутагенез 237  
– эмбриокультура  
Культура микроспор 244  
Культура пыльников 244  
Культура ткани, *см. культура клеток* 303
- Л**  
Линейный сорт 290  
Люпин сладкий 406
- М**  
Маркер  
– возвратные скрещивания 225  
– генная инженерия 253  
– гены устойчивости  
– гетерозис 191  
– линейная селекция  
– маркерная селекция  
– микроспутники (микросателлиты) 159  
– перенесенная связь  
– QTL-анализ  
Массовая селекция 306  
Массовый отбор 306  
Массовый отбор однократный 306  
Меристемная культура 303  
Местный сорт 209  
Местная оценка культуры 46  
Местные сортоиспытания 44  
Метаболомика 376  
Метод-педигри 305  
Метод половинок 350  
Механизм создания гибридов 321  
Микроспутники (микросателлиты) 159  
Многолинейные сорта 110  
Молекулярно-биологическое обнаружение мутаций (TILLING) 241  
Молекулярный маркер, *см. Маркер* 30  
Моногенная устойчивость 99  
Мужская стерильность 270  
Мутагенная обработка 242  
Мутации  
– генные 133  
– геномные 2433  
– соматональная изменчивость 237  
– транслокация 243  
– хромосомные 241
- Н**  
Наследуемость 145
- О**  
Ограниченное использование селекционных достижений 40  
Односемянность 139  
ОКС. *см. Комбинацион-*

- ная способность* 329  
 Олигогенная наследственность 143  
 Основные семена 46  
 Отбор полных sibсов 361  
 Ошибка опыта 62
- П**
- Панмиксия 125  
 Парниковый эффект 24  
 Патентная защита 40
- Перенесённая связь 231  
 Перенос генов  
 – прямой/непрямой 257  
 Плейотропия 176  
 Площадь листьев 70  
 Поддерживающая селекция  
 – гибридов  
 – клоновых сортов 301  
 – линейных сортов 301  
 – популяционных сортов 290  
 – синтетических сортов 351  
 Поддерживающие сорта 45  
 Полевая апробация 52  
 Полевые опыты 62  
 Полигенная наследственность 141  
 Полигенная устойчивость 99  
 Поликросс 353  
 Полиплоидия  
 – автополиплоиды 246  
 – аллополиплоиды 248  
 – у картофеля 299  
 Полусестринский отбор 360  
 Популяция 121  
 Популяционный сорт 290  
 Пошлина за репродукционное размножение 50  
 Права селекционера 41  
 Права фермера 41  
 Пребридинговая подготовка 206  
 Пригодность 87
- Признаки из Реестра 39  
 Прирост гетерозиса (эффект гетерозиса) 192  
 Проверка качества семенного материала 52  
 Продовольственная безопасность 21  
 Промотор 259  
 Протеомика 376  
 Протопласты  
 – генная инженерия 233  
 – слияние 231  
 Пшеница  
 – качество протеина 92  
 – хлебопекарное качество 77  
 – электрофорез 87
- Р**
- Равновесие Харди-Вайнберга 126  
 Размер популяции 221  
 Размножение 37  
 Рапс  
 – глюкозинолат 82  
 – двулулевые сорта 81  
 – ресинтез 227  
 – устойчивость к киле 227  
 – эруковая кислота 81  
 Растения — источники энергии 28  
 Регистрационные испытания 43  
 Рекуррентная селекция  
 – линейных сортов 358  
 – перекрестноопыляемых растений 359  
 – реципронная 317  
 Репродуктивная система растений 121  
 Репродукционное размножение 50  
 – гибридов 50  
 Ресинтезированный рапс 248  
 Реципронная рекуррентная селекция 364
- С**
- Самонесовместимость 122  
 Самоопылитель 124  
 Сахарная свекла 17  
 – озимая 272  
 Сверхвосприимчивость (сверхчувствительность) 119  
 Сверхдоминирование 196  
 – гетерозис 191  
 Секвенирование ДНК 384  
 Селекция  
 – индекс 182  
 Селекция животных 36  
 Селекционные категории 14  
 Селекционный дифференциал 169  
 Селекционный индекс 182  
 Селекционный успех 168  
 – желаемый 168  
 – наблюдаемый 170  
 – непрямой 175  
 – прямой 175  
 Семена  
 – апелляционные 48  
 – затраты 48  
 – коммерческие 48  
 – основные 46  
 – по лицензии от собственного урожая 48  
 – сертифицированные (С) 46  
 – стандартные 47  
 – элита (оригинальные) 46  
 Сертифицированные семена 46  
 Синтения 378  
 Синтетический сорт 351  
 Скрещивание  
 – для создания гибридов 409  
 СКС, см. *комбинационная способность* 329  
 Случайные скрещивания 125  
 Соматическая изменчивость 237  
 Соматическая гибриди-

- зация 233  
Сорт  
– Государственный сортовой реестр 43  
– Европейский реестр сортов 44  
– многолинейный 339  
– неизменность 39  
– однородность 39  
– отличимость 39  
– поддерживающие сорта 45  
– признак из реестра 39  
Сортоиспытание 44  
Сортосмена 49  
Сортосмесь 111  
Состав жирных кислот 79  
Состав крахмала 79  
Сохранение  
– ex-situ 212  
– in-situ 212  
Среда как фактор селекции 92  
Стандартные семена 42  
Степень доминирования 154  
Стерильность пыльцы 322  
Стрессоустойчивость 267  
– генная инженерия 253  
S<sub>1</sub>-отбор 360
- Т**  
Теосинте *Teosinte* 10  
Тестовые скрещивания 357  
Технология-терминатор (ГТОИ) (GURT) 271  
TILLING 241  
Тип сорта 369  
Типы гибридов 338  
Типы сортов 370  
Топкросс 353  
Трансген 256  
Трансформации 257
- Транскриптомика 376  
Трансформация пластид 261  
Тритикале 396
- У**  
Удвоенные гаплоиды 245  
– при селекции линейных сортов 245  
– у рапса 246  
Устойчивость  
– сверхвосприимчивость  
– ген вирулентности 100  
– ген на ген 100  
– генная инженерия 253  
– in vitro селекция  
– к насекомым 265  
– моногенная 99  
– пирамида 110  
– полигенная 99  
Устойчивость к гербицидам 255  
Устойчивость к насекомым 265
- Ф**  
Фаза неравновесного сцепления 158  
Фазы селекции 365  
Федеральная сортовая служба 42  
Феномика 376  
Фенотип 141  
Фенотипирование 162  
Фенотипическая дисперсия 151  
Фермерская льгота 50  
Физиологические основы урожая 62  
Физиологический покой семян 11  
Физиология растений 72  
Фиксированный гетерозис 179  
Фотосинтез
- источник и накопитель 71  
– С3 и С4 растений 71  
Функциональная пища 76
- Х**  
Хлебопекарное качество 77  
Хромосомные мутации 241
- Ц**  
Цисген 259  
ЦМС 124
- Ч**  
Чутье селекционера 60
- Э**  
Эволюция 9  
Экологическое земледелие 185  
Экспрессия гена 257  
Эмбриокультура 228  
Эпигенетика 392  
Эпистаз 155  
– гипотеза гетерозиса 192  
Эпистатическая дисперсия 156  
Эруковая кислота 81  
Эффект (влияние) окружающей среды 61  
Эффективность использования 68  
Эффективность питания 68  
– индекс питательных веществ в урожае 55  
Эффективность усвоения 68
- Я**  
Ячмень 397  
– гаплоиды у него 244